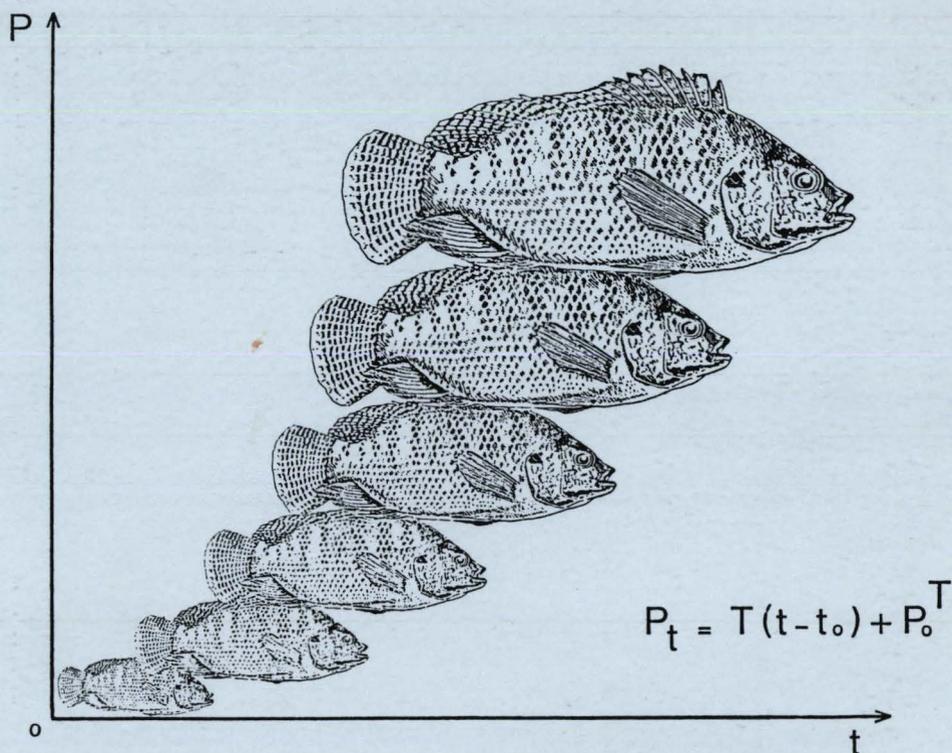


CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et
au contrôle des ressources et productions animales
Collection Enquêtes et Dossiers : 10



LES BASES BIOLOGIQUES DE L'ELEVAGE INTENSIF DU TILAPIA DU NIL

par
Ch. MELARD
Docteur en Sciences Zoologiques,
Université de Liège

Préface : J.CI. PHILIPPART

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Sous le haut patronage d'un

COMITE D'HONNEUR INTERNATIONAL

G.P. BAERENDS (Gröningen, Pays-Bas), G.W. BARLOW (Berkeley, USA), F. BOURLIERE (Paris, France), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Yvoy-le-Pré, France), B. CONDE (Nancy, France), D.W. FÖLSCH (Zürich, Suisse), M. FOX (Washington, USA), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), K. IMMELMAN (Bielefeld, RFA), B. KRAFFT (Nancy, France), J. de LANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parme, Italie), H. MONTAGNER (Besançon, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Avec la collaboration d'un

COMITE DE LECTURE

L. BODSON (Liège), J.C. BREMONT (Nogent le Roi), J. BURTON (Namur), W. DELVINGT (Namur), A. DEMARET (Liège), S. FETTER (Liège), J.Ch. GUYOMARC'H (Rennes), M. LETOCART (Malmédy), R.M. LIBOIS (Liège), G. MEES (Cureghem-Bruxelles), J.C. MICHA (Namur), F. MOUTOU (Maisons Alfort), B. NICKS (Cureghem-Bruxelles), J.M. PASTEELS (Bruxelles), P.P. PASTORET (Cureghem-Bruxelles), J.C. PHILIPPART (Liège), J. VOSS (Liège).

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION :

J.CI. RUWET

Chaire d'Ethologie et Psychologie animale
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

CONDITIONS DE PUBLICATION :

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. Etre titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 200 FB/page.

Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts; Centre National de la Recherche Scientifique; Centre National de Recherches Zootechniques; Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de l'URSS; Institut National de Recherches Agronomiques; Swiss Wildlife Information Service; Zoological Record.

Le Service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et productions animales. Elle s'intitule :

LES CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE

Le service, organisé autour de la chaire d'Ethologie, est composé essentiellement de zoologistes naturalistes se consacrant par priorité à l'étude du comportement, des structures sociales et de la dynamique des populations des vertébrés sauvages. Il pratique donc la recherche de terrain, en milieu rural et forestier, comme dans les sites privilégiés que sont les réserves naturelles et parcs nationaux, en Europe et en Afrique. Il se voue à la conservation des milieux naturels et à la protection des espèces.

Le service a de lourdes charges d'enseignement et s'adresse à un large éventail d'étudiants susceptibles d'utiliser l'éthologie dans leur métier (zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires). Il est l'émanation des milieux académiques et a d'étroits contacts avec des associations d'amateurs (ornithologues, aquariophiles, pêcheurs). Il côtoie des fondamentalistes, théoriciens et expérimentateurs, comme des praticiens, producteurs, gestionnaires, décideurs. De ce fait, le service a le souci de prolonger ses recherches fondamentales et réflexions théoriques par un engagement dans la pratique et l'action. Il aborde ainsi des problèmes liés à l'étude des animaux domestiques et du gibier, au contrôle et à la gestion des populations animales, à l'aménagement du milieu rural, à la valorisation des ressources et productions animales.

Dans sa composition, le service est d'ailleurs le point de rencontre d'individualités et d'unités de recherche qui traduisent différentes attitudes vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit. Il est ainsi un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'Ecologie et de l'Ethologie, de la Zoologie et de la Zootechnie, de la Protection et de la Production, des Sciences naturelles, économiques ou humaines, des Sciences douces, fondamentales ou appliquées.

C'est pour faire connaître cette part de notre activité qui prolonge nos recherches à caractère plus fondamental par des engagements dans le concret, et pour dégager les problèmes déontologiques et d'éthique du chercheur et du praticien que ces engagements supposent que sont créés les **CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE**. Ils s'adressent à tous ceux - naturalistes, zoologues, zootechniciens, vétérinaires, agronomes, forestiers, aquariophiles, ornithologues, pêcheurs, pisciculteurs, producteurs, éleveurs, amateurs ou professionnels - qui recherchent un contact constructif avec les animaux sauvages ou domestiques, qu'intéressent la conservation et la protection des espèces sauvages et de leur habitat, la gestion des parcs et réserves, l'aménagement du milieu rural, l'utilisation rationnelle des ressources animales, la promotion raisonnable des productions animales, le bien-être des animaux domestiques.

La langue des **CAHIERS D'ETHOLOGIE APPLIQUEE** est le français. Notre engagement scientifique et déontologique se double en effet d'un engagement pour la défense et l'illustration de notre langue comme instrument de conception et de diffusion de la pensée et de l'action. Si notre revue est prévue avant tout pour assurer la publication des travaux du laboratoire d'Ethologie et de ses associés et collaborateurs, ses pages sont ouvertes et accessibles à tous ceux qui partagent nos idéaux.

Les **Cahiers d'Ethologie appliquée** paraissent en **4 livraisons annuellement** : deux fascicules d'**articles et chroniques** (sous couverture verte) et deux fascicules d'une **collection "Enquêtes et Dossiers"** traitant un sujet d'une manière approfondie (sous couverture bleue). L'ensemble est numéroté de 1 à 4.

Toute correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

Cahiers d'Ethologie appliquée - Service d'Ethologie - Institut de Zoologie de l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.

ABONNEMENTS (en F.B.) :

	<u>1986</u>	<u>1987</u>
Institutions, Associations, Laboratoires	1.000	2.500
Particuliers	750	1.000
Etudiants	500	750

Hors Marché Commun, le prix de l'abonnement est majoré du montant des frais de port par voie de surface (envoi par avion sur demande uniquement) soit :

Institutions	1.250	2.750
Particuliers	1.000	1.250
Etudiants (et diplômés depuis moins de deux ans)	750	1.000

PRIX DE VENTE AU NUMERO :

Fascicules sous couverture verte : Marché Commun :	250	350
Hors Marché Commun :	350	400
Fascicules sous couverture bleue :	variable suivant les coûts	

MODE DE PAIEMENT :

Belgique : Par chèque bancaire ou par virement postal ou bancaire au compte n° 340-0000044-82 du Patrimoine de l'Université de Liège chez la Banque Bruxelles-Lambert, siège de Liège-Opéra, avec la mention : "Cpte 6114/P07 Cahiers d'Ethologie appliquée"

Etranger : La majoration éventuelle (hors Marché Commun) du prix ne couvre que les frais de port. Paiement exclusivement par mandat postal international; en cas de paiement par chèque bancaire, augmenter le montant de 250 F.B.

APPEL AU MECENAT : Abonnement annuel de soutien : 5.000 F.B.

Rédacteur en chef - Editeur responsable :

Prof. J.CI. RUWET
Chaire d'Ethologie et Psychologie animale
Université de Liège - Institut de Zoologie
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

Secrétariat - Administration : Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE

Montage : Mme D. CASEAU

Ont également participé à la réalisation de ce fascicule :

Mmes V. MAES-HUSTINX, C. DEFAWE, A VAN LEEUW, A.M. MASSIN et
Mr M. BOCKIAU

Photos : Mr J.M. DAVENNE

Dépôt légal : D/1986/0480/28

CAHIERS d'ETHOLOGIE APPLIQUEE

à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et
au contrôle des ressources et productions animales
Collection Enquêtes et Dossiers : 10

LES BASES BIOLOGIQUES DE L'ELEVAGE INTENSIF DU TILAPIA DU NIL

par
Ch. MELARD
Docteur en Sciences Zoologiques
Laboratoire de Démographie des Poissons
et de Pisciculture Expérimentale,
Service d'Ethologie, Université de Liège

citation complète :

Recherches sur la biologie d'*Oreochromis* (*Tilapia*) *niloticus* L. (Pisces Cichlidae) en élevage expérimental : reproduction, croissance, bioénergétique

Dissertation présentée et défendue publiquement le 17 novembre 1986
à l'Université de Liège
devant le jury d'examens composé de :
MM. Ch. JEUNIAUX (ULg), Président; J.Cl. MICHA (FNDP-Namur);
J. VOSS (ULg); J.Cl. PHILIPPART (ULg), directeur de la recherche;
M. CHARDON (ULg); J.Cl. RUWET (ULg), promoteur

Ouvrage publié dans la série des
Travaux du service d'Ethologie et Psychologie animale
Musée de Zoologie - Aquarium
Institut de Zoologie de l'Université de Liège
Quai Van Beneden, 22
B-4020 LIEGE
BELGIQUE

Remerciements

A l'issue de ce travail, il m'est particulièrement agréable de remercier toutes les personnes qui ont d'une manière ou d'une autre contribué à sa réalisation.

Tout d'abord, je tiens à remercier le professeur J.Cl. RUWET, promoteur de cette étude, qui m'a offert la possibilité de travailler au sein de son service depuis bientôt 9 ans et m'a accordé toute sa confiance.

J'exprime ma profonde gratitude au Dr J.Cl. PHILIPPART, chercheur qualifié du FNRS et directeur de cette recherche pour l'enthousiasme qu'il m'a communiqué et pour les conseils judicieux qu'il m'a toujours prodigués au cours de cette étude ; je le remercie également d'avoir accepté de relire et de critiquer le manuscrit de cette thèse.

Ce travail n'aurait pas été possible sans les appuis financiers et logistiques de la société d'électricité INTERCOM représentée par M. L. ORBAN, directeur commercial à Liège et M. J. GODEFROID, de la sprl GABRIEL à Ligneuville, de la société PISCIMEUSE à Tihange et de l'IRSIA.

Je remercie le professeur Ch. JEUNIAUX d'assurer la présidence de mon jury ainsi que les professeurs J.Cl. MICHA et M. CHARDON et le docteur J. VOSS d'avoir accepté d'en faire partie.

J'exprime ma reconnaissance à tous ceux qui, scientifiques, techniciens, secrétaires et stagiaires, ont participé à ce travail. Je pense notamment à C. DUCARME, R. GILSON, G. RIMBAUD, P. PONCIN, M. LIBOIS, J. VOSS, C. VERTHE, H. MICHEL, D. BISSCHÖPS, M. KEIRSSCHIETER, S. LEFEVRE, S. HOUBART, A. VAN BRABANT.

Pour l'initiation à l'utilisation du logiciel de traitement statistique du Centre de Calcul, je remercie tout particulièrement R. LIBOIS.

P. LEPRINCE du laboratoire de Biochimie a assuré les analyses permettant la détection des phéromones, je l'en remercie.

Il m'est agréable de remercier C. DEFAWE pour le soin qu'elle a apporté à la dactylographie de ce manuscrit pas toujours aisé à déchiffrer.

V. MAES et D. CASEAU ont assuré avec minutie la réalisation des figures, je leur adresse mes remerciements.

Enfin, la patience, le soutien et la compréhension de mon épouse Dominique m'ont permis de mener à bien ce travail ; c'est pourquoi je lui dédie cette thèse.

Charles MELARD

PREFACE

TILAPIA : vers la pisciculture des années 2000

Avec une production annuelle approchant les 10 millions de tonnes (dont environ 4 millions sous forme de poissons), l'aquaculture mondiale ne représente encore que 12 pourcents (5 pour la pisciculture) des 80 millions de tonnes récoltées par la pêche. Mais alors que le produit de celle-ci se maintient à 70-80 millions de tonnes / an depuis les années 1970, la production aquicole progresse à un rythme qui correspond approximativement à un doublement tous les 5 ans (HUISMAN, 1986).

Pour les pays où l'on dispose de statistiques fiables, la production piscicole des eaux douces porte essentiellement sur la carpe commune, les truites, les anguilles et, en quatrième position (80.000 tonnes /an), les tilapias. Le reste de la production piscicole mondiale réalisée par des pays tels que la Chine populaire, l'Inde, le Pakistan, la Thaïlande, l'Indonésie et l'URSS d'Asie se monte à près de 2-3 millions de tonnes /an, principalement sous la forme de "carpes chinoises", de cyprinidés des genres *Puntius* et *Cirrhina*, du poisson-chat *Clarias batrachus* et de diverses espèces de tilapia (BROWN, 1983). Globalement donc, on peut considérer qu'avec les "carpes", les truites, les cyprinidés des genres *Puntius* et *Cirrhina*, les poissons-chat et les anguilles, les tilapias constituent l'un des six principaux groupes de poissons d'eau douce faisant l'objet d'un élevage de grande importance au niveau mondial. Certains auteurs pensent même que les tilapias sont, avec les carpes et les truites, les trois groupes présentant le plus de potentialités pour l'avenir. Cet intérêt pour la pisciculture des tilapias s'est traduit par l'organisation en 1980 d'une première conférence internationale sur le thème "Biology and culture of Tilapia" (PULLIN et LOWE-McCONNEL, 1981), suivie en 1983 par un symposium "Tilapia in Aquaculture" tenu à Nazareth en Israël; un deuxième symposium aura lieu en mars 1987 à Bangkok, Thaïlande.

Laboratoire de démographie des poissons et de pisciculture
expérimentale de l'Université de Liège
Service d'éthologie - Aquarium, 22 Quai Van Beneden, 4020 LIEGE
CERER - Pisciculture, 8 b Chemin de la Justice, 5201 TIHANGE

Tableau 1 : Principaux avantages des tilapias pour la pisciculture (d'après MELARD et PHILIPPART, 1981 b)

1. Reproduction naturelle aisée en captivité et succession rapide des générations (quelques mois).
2. Croissance rapide même avec une alimentation pauvre en protéines.
3. Se nourrissent de végétaux (algues, plantes supérieures) et de micro-organismes, ce qui leur confère une grande efficacité écologique potentielle par une position aux premiers niveaux des chaînes alimentaires.
4. Existence d'un large éventail d'espèces adaptées à des environnements très variés, y compris l'eau saumâtre et la mer.
5. Grande résistance au manque d'oxygène, aux autres agents chimiques ainsi qu'aux maladies.
6. Supportent bien les manipulations fréquentes et s'adapte aux conditions de l'élevage intensif, notamment l'alimentation artificielle.
7. Bonne qualité alimentaire et organoleptique.
8. En Afrique, poissons connus des populations qui les exploitent dans les pêcheries.

Il est établi que les tilapias (*Sarotherodon niloticus*, notamment) étaient élevés - à des fins ornementales semble-t-il, par les anciens égyptiens, il y a près de 4000 ans, soit 1000 ans avant que l'élevage des carpes ne se développe en Chine (FAO, 1981). Mais il faut toutefois attendre 1924 pour voir rapportée l'existence du premier essai d'élevage contemporain des tilapia au Kenya, alors colonie britannique (BALARIN et HATTON, 1979). A cette action pionnière succèdent dans les années quarante, les essais réalisés dans la province du Katanga de l'ex-Congo belge (HALAIN, 1972, RUWET *et al.*, 1983) par les colons belges, bientôt relayés par les autorités officielles qui créent la station piscicole de la Kipopo (DE BONT, 1948, 1950; HUET, 1957) puis étendent les expériences à d'autres régions du pays (GOSSE, 1963). En 1949, les expériences belges et britanniques sont confrontées lors d'une "Conférence Piscicole Anglo-belge" qui marque réellement l'ère de la pisciculture du tilapia en Afrique.

A peu près au même moment, les tilapias sont introduits en Extrême-Orient (LING, 1977) où se développe rapidement une pisciculture qui, par la suite, deviendra très florissante dans des pays tels que Taiwan (CHEN, 1976), les Philippines, la Thaïlande ainsi que le Japon qui pratique la culture des tilapias dans les eaux chaudes géothermales et les effluents thermiques industriels (KURODA, 1977). Au début des années soixante, les tilapias sont introduits aux Iles Hawaii et en Amérique du Nord (IVERSEN, 1976) où se développe, mais beaucoup plus lentement que dans le Sud-Est asiatique, une industrie de pêche (par

exemple, dans les lacs de Floride) et de pisciculture intensive en eau chaude naturelle (états du Sud), industrielle (HUBERT, 1978) et géothermale (LAUENSTEIN, 1978). A partir des USA et spécialement du Centre d'Aquaculture d'Auburn, Alabama, la pénétration des tilapias se poursuit vers l'Amérique centrale et du Sud.

En Europe, l'acclimatation des tilapias a d'abord été pratiquée en aquarium et en station de recherche pourvue de systèmes de réchauffement artificiel de l'eau. Ainsi, en Belgique, les premiers tilapias originaires du Congo furent conservés dans les installations de la Station de recherches des Eaux et Forêts à Linkebeek (Prof. M. HUET) avant de parvenir à l'aquarium de l'Université de Liège vers 1961. Les essais d'élevage de tilapias dans des effluents thermiques industriels eurent lieu dans plusieurs pays : dans un étang près de Londres au début des années soixante (BALARIN et HALLER, 1982), à l'usine de Lacq dans le Sud-Ouest de la France (KIENER et LAMARQUE, 1969), en Allemagne et en URSS (ASTON et BROWN, 1978; KIRK, 1972) et finalement au CERER-Tihange en 1977 (PHILIPPART et MELARD, 1980; MELARD et PHILIPPART, 1981 a,b).

De nos jours, les tilapias sont présents dans près de 120 pays (BALARIN, 1984) et leur production mondiale se situe entre 0,1 et 0,2 millions de tonnes. Mais, paradoxalement, la plus grande partie de cette production a lieu hors d'"Afrique" (excepté Israël qui produit une dizaine de milliers de tonnes) où l'approvisionnement en tilapias consiste essentiellement en poissons pêchés dans les eaux naturelles ou dans les lacs de barrage (environ 0,2 millions de tonnes, BALARIN, 1984). Cette faiblesse de la tilapiaculture africaine - alors que le potentiel est énorme : 8 millions de tonnes d'après une estimation d'experts de la FAO citée par BALARIN (1984) - peut s'expliquer par plusieurs facteurs i) le processus historique de la décolonisation qui a mis un frein au développement de la pisciculture sur les bases (au Congo belge, il existait 4.000 ha d'étangs en 1957), selon les méthodes et avec les moyens du régime colonial, ii) le fait, qu'à cause de la méconnaissance de la biologie des espèces, des erreurs ont été commises, avec comme conséquence que les bons résultats obtenus en stations d'essais et avec certaines espèces n'ont pas pu être reproduits ailleurs et avec d'autres espèces, ce qui a découragé les initiatives (RUWET *et al.*, 1976; RUWET, 1981) et iii) le fait que la majorité des africains - sauf à la limite, certains peuples comme ceux qui exploitent les acadja ou parcs à poissons dans les lagunes du Bénin (VINCKE et PHILIPPART, 1984) sont culturellement peu prédisposés à devenir pisciculteurs, contrairement aux asiatiques et spécialement aux Chinois qui ont derrière eux une tradition piscicole millénaire. Au cours des dernières années, toutefois, cette situation de sous-exploitation des potentialités piscicoles énormes de l'Afrique est en train de changer progressivement, avec la découverte de la possibilité d'appliquer de nouvelles techniques d'élevage, qu'il s'agisse de formes plus industrielles de production de tilapias à proximité des grands centres urbains ou d'une intégration de la pisciculture des tilapias à d'autres activités agricoles comme la riziculture et l'élevage comme source de fertilisants organiques (VINCKE, 1976).

Parallèlement à cette formidable radiation géographique des tilapias et au développement de leur élevage dans une multitude de situations, on a enregistré un extraordinaire accroissement de la productivité des élevages (tableau 2) dont le maximum peut atteindre aujourd'hui l'équivalent de 2000 tonnes /ha /an dans les systèmes super-intensifs comme ceux développés au CERER-Tihange (MELARD et PHILIPPART, 1981, a, b) puis à PISCIMEUSE ou à la Boobab Farm au Kenya (BALARIN et HALLER,

1979, 1982). Cet accroissement de la productivité des tilapias a été rendu possible grâce à la mise en oeuvre de techniques d'élevage réalisant une maximalisation (reproduction, vitesse de croissance) et une optimisation (densité du peuplement, efficacité de la conversion alimentaire) des processus biologiques fondamentaux de l'espèce qu'il faut bien connaître afin de pouvoir les manipuler efficacement dans les systèmes de production. C'est ce type d'étude biologique que Ch. MELARD a réalisé chez le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*), comme base au développement de la pisciculture commerciale de Tihange (MELARD, 1986).

Menée avec maîtrise de 1977 à 1983 dans le cadre d'un contrat de recherches appliquées IRSIA - INTERCOM - ULg, cette étude est riche d'enseignement à divers points de vue que nous allons brièvement passer en revue.

Tableau 2.: Ordre de grandeur de la productivité des tilapias dans des systèmes d'élevage d'intensité et de complexité technologique croissante.
(d'après BALARIN et HALLER, 1982, simplifié et complété).

SYSTEME D'ELEVAGE	PRODUCTION (tonnes/ha/an)		
1. Pêche en lacs et rivières	0,2	-	1,5
2. Elevage en rizières	0,3	-	1,5
3. Peuplement des lacs de barrage	0,3	-	1,5
4. Elevage en étang			
- de subsistance	0,2	-	2,0
- semi-intensif	1,0	-	5,0
- intensif	5,0	-	12,0
- super-intensif	10,0	-	25,0
5. Enclos en lagune (sud Bénin)	10,0	-	90,0
6. Cages flottantes en étang ou lac	10,0	-	700,0
7. Bassins et chenaux	20,0	-	2000,0

En premier lieu, elle constitue une contribution scientifique significative à la connaissance de la biologie d'*O. niloticus*, les aspects les plus importants abordés étant la modélisation du processus de croissance et l'estimation du bilan énergétique, deux domaines encore peu connus chez les poissons.

On retiendra aussi le souci constant de l'auteur de faire appel à l'éthologie pour expliquer ou interpréter certains résultats relatifs, par exemple, à l'effet de la densité de peuplement sur la production de jeunes, sur la vitesse de croissance et sur la maturation sexuelle des femelles. Il apparaît d'ailleurs que les facteurs comportementaux jouent un rôle parfois majeur dans ces processus et que, par conséquent, leur prise en compte devient une nécessité dans le contexte du développement de la pisciculture des tilapias mais aussi des autres espèces. Ethologie et pisciculture : un beau programme en perspective !

L'étude du Dr MELARD révèle aussi, et cela entraîne beaucoup d'implications, que l'expérimentation en station d'essai - en pré-pisciculture - apporte sur de nombreux problèmes éco-éthro-physiologiques (reproduction, croissance, respiration) des informations plus fiables que celles habituellement obtenues lors d'expériences réalisées en laboratoire classique où règnent des conditions (confinement en aquarium ou en respiromètre, petit lots de poissons) qui perturbent excessivement les poissons et donnent lieu à des mesures (par exemple les consommations d'oxygène en respiromètre) qui ne sont pas applicables aux mêmes organismes dans leur milieu naturel. Elevés en effectifs nombreux (minimum 100 individus) et dans des bassins de grande capacité, les tilapias étudiés par Ch. MELARD expriment des comportements et des activités physiologiques (respiration, alimentation à la demande) qui sont probablement très proches de ce qui se passe dans la nature.

Au sujet du sens profond de la recherche, il nous plaît de rappeler son caractère tout-à-fait exemplaire au plan des relations entre la recherche fondamentale, la recherche appliquée et le développement industriel. D'abord, il faut insister sur le fait que la recherche conduite au CERER-Tihange depuis 1977 a débouché rapidement sur un développement commercial : le projet pilote Tate and Lyle en 1981-1983 (déjà évoqué dans le rapport de MELARD et PHILIPPART, 1981 b) auquel a succédé, en 1983, la S.A. PISCIMEUSE qui a produit près de 200 tonnes de tilapias depuis juin 1984. Sur ce plan de la contribution universitaire au développement économique régional, la recherche biologique et éco-éthologique s'est montrée d'une grande efficacité. En second lieu, il est bon de rappeler que l'innovation représentée par la création d'une pisciculture de tilapias en Belgique - chose qui maintenant paraît déjà un peu banale ! - n'a été possible que grâce à un contexte unique constitué par l'existence de l'Aquarium et du Service d'Ethologie et d'une expertise "es tilapia" acquise de 1960 à 1975 à l'occasion de missions d'exploration en Afrique (RUWET, 1961, 1962, 1963) poursuivies par des recherches éthologiques fondamentales en aquarium (travaux de RUWET, VOSS, HANON, BALTHAZAR, etc, voir tableau 3).

Le travail du Docteur MELARD ne se situe pas seulement dans la continuité des recherches du Service d'Ethologie-Aquarium de l'Université de Liège mais il s'inscrit aussi dans toute une tradition belge du "tilapia" qui se traduit par le fait que les scientifiques - zoologistes et agronomes - de ce pays ont joué par le passé et continuent à jouer, à différents niveaux, un rôle majeur dans l'histoire de l'étude et de la culture des tilapias (tableau 3).

Tableau 3 : Participation des scientifiques belges aux différentes étapes de l'étude et de la culture des tilapias (non exhaustif).

DOMAINES	REFERENCES PRINCIPALES
Phase pionnière de la pisciculture dans l'ex-Congo belge	DE BONT, 1948,1950 GOSSE, 1963 HALAIN, 1972 HUET, 1957
Etude de la distribution, de la systématique et de l'éco-éthologie des tilapias en Afrique dans les années 1950-1960	MAGIS, 1961 RUWET, 1961, 1962, 1963, 1968 THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1963, 1968
Recherches éthologiques à l'Université de Liège de 1960 à ce jour	BALTHAZAR, 1972, 1973 BURTON, 1970 DESTEXHE-GOMEZ et RUWET, 1967 HANON, 1975 MONFORT et RUWET, 1968 MONFORT-BRAHAM et VOSS, 1969 VOSS, 1976, 1980 VOSS et RUWET, 1966 N'GOKAKA, 1983
Activités récentes dans le domaine des formes classiques et modernes de la culture des tilapias et des problèmes écologiques associés	COCHE, 1977 FRANSEN et LAPERCHE, 1980 MICHA, 1974 MELARD, 1986 MELARD et PHILIPPART, 1981 a,b PHILIPPART et MELARD, 1980 PHILIPPART et RUWET, 1981 VINCKE (M.M.J.), 1976 VINCKE (P.), 1985 VINCKE et PHILIPPART, 1984

Cela constitue un atout évident au moment où la pisciculture mondiale des tilapias va connaître, sous l'impulsion d'un accroissement de la demande - notamment en Afrique - et grâce à la mise en oeuvre de nouvelles techniques de production, un essor considérable dans les prochaines années.

Mais si la communauté scientifique et technique belge veut continuer à participer à cette aventure, il faut impérieusement qu'elle s'organise mieux et coopère i) pour maintenir une activité de recherche originale et de haut niveau sur les tilapias afin de rester concurrentielle par rapport à d'autres pays et ii) pour valoriser ses connaissances et son expérience dans des actions de formation (cycles de cours, accueil de chercheurs à l'étranger, stages de formation pratique comme ceux réalisés au CERER-Tihange) ou de transfert de technologie vers les pays tropicaux (projets de coopération au développement, conseils à des bureaux d'étude, etc ...).

Le Colloque "Aquaculture et Développement" qui s'est tenu à Liège le 18 novembre 1986 à l'occasion de la remise du prix de la Fondation Roi Baudoin à l'International Foundation for Science (IFS), semble avoir été, pour beaucoup, le déclencheur d'une prise de conscience de ces potentialités et de ces enjeux. Il ne reste donc plus qu'à concrétiser les opportunités, quasi historiques, qui se présentent ...

J. Cl. PHILIPPART
Liège, le 16 décembre 1986.

BIBLIOGRAPHIE

=====

- ASTON, R.J. et D.J. BROWN, 1978
Heated effluent and fishculture, pp. 39-60. In PASTAKIA, C.M.R. (ed),
Conference on Fishfarming and wastes, Institute of Fisheries Manage-
ment and Society of Chemical Industry, London, 151 pages.
- BALARIN, J.D., 1984
Vers une approche intégrée de l'élevage du tilapia en Afrique.
Courrier ACP, n° 85 : 82-84.
- BALARIN, J.D. et HATTON, J.D., 1979
Tilapia. A guide to their biology and culture in Africa. Unit of
Aquatic Pathobiology, Univ. Sterling, Scotland, 174 pages.
- BALARIN, J.D. et HALLER, R.D., 1979
Africa tilapia farm shows the profit potential.
Fish Farming int., 6 (2) : 16-18.
- BALARIN, J.D. et HALLER, R.D., 1982
The intensive culture of Tilapia in tanks, raceways and cages,
pp. 265-355. In : J.M. MUIR and R.J. ROBERTS (eds), Recent advances
in aquaculture. Westview Press, Boulder, Colorado.
- BALTHAZAR, J., 1972
Validité de l'application de l'analyse factorielle à l'étude causale
d'une séquence comportementale avec un essai d'analyse du comporte-
ment agonistique chez le Tilapia macrochir (Boulenger, 1912).
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 102 (1-2) : 3-34.
- BALTHAZAR, J., 1973
Analyse factorielle du comportement agonistique chez Tilapia macrochir
(Boulenger, 1912). Behaviour, 46 (1-2) : 37-72.
- BARDACH, J.E.; RYTHER, J.H. et McLARNEY, W.D., 1972
Aquaculture : The Farming and Husbandry of Freshwater and Marine
Organisms, Wiley-Interscience, New-York and London, 868 pages.
- BROWN, E.E., 1983
World Fish Farming : Cultivation and Economics (Second Edition).
AVI Publishing Company, Westport, Connecticut, USA, 516 pages.
- BURTON, J., 1970
Etude critique de l'analyse factorielle de la rivalité territoriale
chez Tilapia mossambica Peters (Poisson Cichlidae).
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 100, 1-2 : 5-47.
- CHEN, T.P., 1976
Aquaculture practices in Taiwan. Fishing News Books Ltd., Farnham,
Surrey, England.
- COCHE, A.G., 1977
Premiers résultats de l'élevage en cages de Tilapia nilotica (L.)
dans le lac de Kossou, Côte d'Ivoire.
Aquaculture, 10 (2) : 109-140.

- DE BONT, A.F., 1948
Fish farming in the Belgian Congo. Nature, Lond. 162, 998-999.
- DE BONT, A.F., 1950
La reproduction en étangs du Tilapia melanopleura (Dum) et macrochir (Blgr). Compte rendu de la Conférence piscicole Anglo-belge, 1949, Communication n° 8 : 303-312.
- DESTEXHE-GOMEZ, Fr. et RUWET, J.C., 1967
Imprégnation et cohésion familiale chez les Tilapia (Poissons Cichlides). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 3 : 161-173.
- F.A.O., 1981
Développement de l'aquaculture continentale en Chine. FAO Doc. Tech. Pêches, (215) : 152 pages.
- FRANSEN, J. et LAPERCHE, J.P., 1980, Bioproduktivité d'un étang à Sarotherodon niloticus et Tilapia tholoni dans la région de Kinshasa. Bull. Soc. Roy. Sc. Liège, 49 (11-12) : 433-435.
- GOSSE, J.P., 1963
Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. Ann. Mus. R. Afr. Cent.(Sér. 8 Sci. Zool.), 116 : 113-249.
- HALAIN, C.P., 1972
La lutte contre la faim dans le monde. Déficit protéique et pisciculture. Monographie. Document du CEDESA (Centre de documentation économique et sociale africaine, Bruxelles), fasc. 3 : 65 pages.
- HANON, L., 1975
Adaptations morphologiques et comportementales à l'incubation buccale chez les poissons Cichlidae, oeufs et alevins. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 105 (1-2) : 169-192.
- HUBERT, W., 1978
Waste heat projects - State of the art in aquacultural uses. TVA/EPRI Workshop on factors affecting power plant waste heat utilization, 28 Novembre 1978, A Hanta, GAAD, 4, 10 : 101.
- HUET, M., 1957
Dix années de pisciculture au Congo belge et au Ruanda-Burundi : Compte rendu de mission piscicole. Station de recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal, 154 pages.
- HUISMAN, E.A., 1986
Aquaculture development and the role of the International Foundation for Science (IFS), Communication au Colloque "Aquaculture et développement" organisé sous l'égide de la Fondation Roi Baudoin, à Liège le 18 novembre 1986.
- IVERSEN, E.S., 1976
Farming the edge of the sea. Fishing News Books Ltd / Whitefriars Press Ltd, London, 436 pages.
- KIENER A. et LAMARQUE, P., 1969
Note sommaire sur un élevage de tilapia dans un milieu particulier du sud-ouest de la France. Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol., 17 (2) : 662-664.

KIRK, R.G., 1972

A review of recent developments in Tilapia culture, with special reference to fish farming in the heated effluents of power stations. Aquaculture, 1 (1) : 45-60.

KURODA, T., 1977

Japanese aquaculture with thermal water from powerplants. Present conditions and problems. Atoms in Japan (Japanese Atomic Industrial Forum, Inc.), vol. 21, n° 8 : 6 p.

LAUENSTEIN, P.C., 1978

Intensive culture of Tilapia with geothermally heated water, pp.82-85. In : R.O. SMITHERMAN, W.L. SHELTON and J.H. GROVER (eds), Culture of exotic fishes symposium proceedings, Fish culture section, American Fish. Soc., Auburn, Alabama : 257 pages.

LING, S.W., 1977

Aquaculture in Southeast Asia : A historical overview. Univ. of Washington Press, Seattle, Washington, 120 pages.

MAGIS, N., 1961

La pêche dans les lacs de retenue de Koni et N'Zilo 1 (haut Katanga). Ed. FULREAC, Univ. Liège, 53 pages.

MELARD, Ch., 1986

Recherches sur la biologie d'Oreochromis niloticus (Tilapia) niloticus L. (Pisces Cichlidae) en élevage expérimental : reproduction, croissance, bioénergétique. Thèse de doctorat en Sciences zoologiques, Université de Liège, 192 pages.

MELARD, Ch. et PHILIPPART, J.C., 1981 a

Pisciculture intensive du Tilapia Sarotherodon niloticus dans les effluents thermiques d'une centrale nucléaire en Belgique. pp. 637-658. In : Proceedings world symposium on aquaculture in heated effluents and recirculation systems, Stavanger (Norway), 28-30 May 1980, vol. 1, Berlin.

MELARD, Ch. et PHILIPPART, J.C., 1981 b

La production de tilapia de consommation dans les rejets industriels d'eau chaude en Belgique.
Cahiers d'éthologie appliquée, 1 (suppl. 2) : 7-122.

MICHA, J.C., 1974

Fish populations study of Ubangui river : trying local wild species for fish culture. Aquaculture, 4 : 85-87.

MONFORT, A. et RUWET, J.C., 1968

Patrons moteurs et mouvements d'expression chez les Tilapia rendalli (Blgr, 1896) et tholloni congica (sauvage, 1884). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 99 (1-2) : 59-82.

MONFORT-BRAHAM, N. et VOSS, J., 1969

Contribution à l'éthologie des poissons Cichlides : Tilapia tholloni (Sauvage, 1884). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 99 (1-2) : 59-82.

N'GOKAKA, Christophe, 1983

Contribution à l'étude des mécanismes éthologiques de l'isolement reproducteur des poissons Cichlidae africains. Analyse du comportement de parade sexuelle chez Sarotherodon niloticus (L.) et Sarotherodon mossambicus (Peters). Thèse de doctorat en Sciences Zoologiques, Université de Liège, 216 pages.

PHILIPPART, J.C. et MELARD, Ch., 1980

Belgian power plant heats tilapia tanks. Fish. Farming Int. (U.K.), 7 : 14-15.

PHILIPPART, J.C. et RUWET, J.C., 1981

Distribution and ecology of tilapia, pp. 15-59. In : PULLIN, R.S.V. & LOWE-McCONNEL, R.H. (eds), The biology and culture of tilapias, ICLARM Conference Proceedings 5 (Bellagio, Italy, 2-5 septembre 1980), International Center for Living Aquatic Resources Management, Manilla, Philippines.

PILLAY, T.V.R., 1977. Planing of aquaculture development, an introductory guide. Fishing News (Books), Lond., 71 pages.

PULLIN, R.S.V. et LOWE-McCONNEL, R.H., 1981

The biology and culture of tilapia. ICLARM Conference Proceedings 7. International Center fo Living Aquatic Ressources Management, Manilla, The Philippines.

RUWET, J.C., 1961

Contribution à l'étude des problèmes piscicoles au lac de retenue de la Lufira (Katanga). Ed. FULREAC, Univ. Liège, 82 pages.

RUWET, J.C., 1962

La reproduction des Tilapia macrochir (Blgr) et de T. melanopleura (Dum) (Pisces Cichlidae) au lac de barrage de la Lufira (Katanga). Rev. Zool. et Bot. africaines, LXVI, Fasc. 3-4 : 243-271.

RUWET, J.C., 1963

Observations sur le comportement sexuel de Tilapia macrochir (Blgr) (Pisces Cichlidae) au lac retenue de la Lufira (Katanga). Behaviour, XX, 3-4 : 242-250.

RUWET, J.C., 1968

Familial behaviour of tilapia (Pisces : Cichlidae) and its implications. Nature (Lond.), 9 : 977.

RUWET, J.C., 1981

Etude et culture des Tilapia, ou les leçons de l'histoire exemplaire d'une domestication (Préface de l'article de MELARD et PHILIPPART, 1981 b). Cahiers d'éthologie appliquée, 1 (suppl. 2) : 1-6.

RUWET, J.C.; VOSS, J.; HANON, L. et MICHA, J.C., 1976. Biologie et élevage du tilapia, pp. 332-364. In : Symposium on aquaculture in Africa, CIFA Tech. Pap., 4 (suppl. 1) : 791 pages.

RUWET, J.C.; PHILIPPART, J.C.; MELARD, Ch. et BISSCHOPS, D., 1983

Scénario et commentaire du film "Etude et culture des tilapia : Histoire d'une domestication". Cahiers d'éthologie appliquée, 3 (1) : 115-130.

- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.F., 1963
 La distribution géographique des Tilapia au Congo. Bull. Acad. Roy. Sc. Outre Mer (N.S.), 9 : 570-605.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.F., 1968
 An annotated bibliography of Tilapia (Pisces : Cichlidae). Docum. Zool. Mus. r. Afr. Centr., 14 : 406 pages.
- VINCKE, M.M.J., 1976
 La rizipisciculture et les élevages associés en Afrique. CIFA Tech.Pap., 4 (suppl. 1) : 659-707.
- VINCKE, P., 1985
 La pisciculture de Tilapia nilotica (=Sarotherodon niloticus) dans les eaux continentales de la Côte d'Ivoire. Tropicultura 3 (3) : 93-103
- VINCKE, P. et PHILIPPART, J.C., 1984
 Mission d'évaluation de la pisciculture en République populaire du Bénin. Université de Liège, Centre de Coopération au Développement (CECODEL), 132 pages + annexes.
- VOSS, J., 1976
 Contribution à l'éthologie comparée des poissons Cichlides africains. Tome 1 et 2. Thèse de doctorat en Sciences zoologiques, Faculté des Sciences de l'Université de Liège.
- VOSS, J., 1980
 Color patterns of african Cichlids. T.F.H., New Jersey, 126 p.
- VOSS, J. et RUWET, J.C., 1966. Inventaire des mouvements d'expression chez Tilapia guineensis (Blgr, 1883) et T. macrochir (Blgr, 1912) (Poissons Cichlides). Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 96(2-3) : 146-187.

SUMMARY. Biology of *Oreochromis (Tilapia) niloticus* L. (Pisces Cichlidae) in experimental culture : reproduction, growth and bioenergetics.

Key words : tilapia, *Oreochromis niloticus*, thermal aquaculture, growth models, bioenergetics.

The biological basis of the intensive culture of the tilapia *Oreochromis niloticus* were established in the course of a reasearch on to reproduction, growth and bioenergetic of that fish under experimental culture conditions.

Investigations were carried out at the Tihange warmwater fish culture station (CERER), supplied with a thermal effluent from the Tihange nuclear power plant on the river Meuse.

All the experiments were conducted on large samples of fishes (100 - 3000 ind./m³) reared in 4 m²/1 m³ tanks and in 150 m²/200 m³ spawning ponds at temperatures ranging from 18 to 32 °C.

Fecondity, age and length at maturation were studied at first. Mathematical analyses of results on fry production revealed an effect of the population density of spawners, their body weight and the sex-ratio on fry recruitment.

The growth study was considered in a first step with a series of experiments which allowed the simple effect of various factors (body weight, sex, population density, water temperature, dissolved oxygen and diet -quantity and quality of food, frequency of feeding) to be measured in order to define optimal growth conditions. In a second step, the results were statistically analysed, using regression and partial correlation methods. This treatment produced mathematical models describing the growth rate in relation to the factors quoted above.

Similar studies were applied to the other physiological processes like oxygen consumption (influence of body weight, water temperature, diet and dissolved oxygen), nitrogen excretion (effect of body weight, water temperature and feeding level) and finally food consumption and conversion efficiency (effect of body weight, water temperature and nutrition rate).

Original data furnished by a study of the daily energetic budget were combined with results of the investigations on growth, oxygen consumption and nitrogen excretion. By that way, we established a growth bioenergetic model for *O. niloticus* :

$$\Delta B_{26^{\circ}C} = C - [(1-0,553 \cdot P^{-0,052}) \cdot C + 82,702 \cdot P^{0,472} + 2,09 + 0,048 \cdot C]$$

where

ΔB = growth in cal/day, C = food consumption in cal/day and P = body weight in g.

In addition to establishing this model, our research demonstrated that growth rate, oxygen consumption (metabolism), nitrogen excretion and optimal food ration are to a certain extent independent of temperature when body weight increases. That constitutes, in relation with the tilapia way of life (daily migration of the fry from the deep coldwaters during the night to the shallow warm waters during the day; spatial stability of the larger fishes in the deep coldwaters), an ecophysiological adaptation allowing a better growth to take place through an energy saving system.

RESUME

Les bases biologiques de l'élevage intensif d'*Oréochromis niloticus* ont été définies lors d'une recherche sur les aspects fondamentaux de la reproduction, de la croissance et de la bioénergétique. Les recherches ont été menées à la station expérimentale de pisciculture en eau chaude de Tihange (CERER) qui utilise les effluents thermiques de la centrale électro-nucléaire de Tihange au bord de la Meuse. Les expériences ont été réalisées à une température de 18 à 32 °C en bassins de 4 m²/1m³ et en étangs de reproduction de 150 m²/200 m³, toujours sur des grands nombres de poissons (100 à 3000 ind/m³).

La fécondité, l'âge et la taille de maturation ont été étudiés. De plus, on a mis en évidence, par une analyse statistique multivariée, l'effet de la densité de peuplement en géniteurs, de leur poids corporel et du sex-ratio, sur le recrutement d'alevins.

L'étude de la croissance a d'abord été envisagée au moyen d'une série d'expériences dont le but était i) de mesurer l'effet de six facteurs principaux :

1. poids corporel;
2. sexe;
3. densité de peuplement;
4. température de l'eau;
5. teneur en oxygène dissous;
6. alimentation (quantité, qualité, mode de distribution).

et ii) de définir les conditions optimales de croissance.

Ensuite, les résultats de ces expériences ont été traités statistiquement au moyen d'analyses de régression multiple et de corrélation partielle. On a obtenu une série de modèles mathématiques décrivant la vitesse de croissance en fonction des facteurs cités plus haut.

Nous avons aussi abordé les aspects bioénergétiques de la croissance. En premier lieu, nous avons étudié la manière dont la consommation d'oxygène était influencée par le poids corporel, la température de l'eau, l'alimentation et la teneur en oxygène dissous.

En deuxième lieu, nous avons caractérisé l'excrétion azotée en fonction du poids corporel, de la température de l'eau et du taux de nutrition.

En troisième lieu, a été étudiée l'influence du poids corporel, de la température de l'eau et de la ration alimentaire sur la consommation et l'efficacité de conversion de la nourriture.

Finalement, en combinant les résultats d'une étude du budget énergétique journalier et l'ensemble des résultats relatifs à la croissance, à la consommation d'oxygène et à l'excrétion azotée, il a été possible d'établir un modèle bioénergétique de croissance d'*O. niloticus*:

$$\Delta B_{26^{\circ}\text{C}} = C - [(1-0,553 \cdot P^{-0,052}) \cdot C + 82,702 \cdot P^{0,472} + 2,09 + 0,048 \cdot C]$$

où

ΔB : croissance en cal/j, C : ration alimentaire en cal/j et P : poids du corps en g.

En outre, cette étude a mis en évidence un phénomène très important, l'indépendance partielle de la vitesse de croissance, de la consommation d'oxygène (métabolisme), de l'excrétion azotée et de la ration optimale de nourriture, à l'égard de la température lorsque le poids corporel augmente; cela constitue, en relation avec le mode de vie du tilapia (migration journalière des juvéniles des zones fraîches la nuit vers les zones plus chaudes la journée et stabilité spatiale des adultes dans les zones fraîches et profondes), une adaptation écophysiological permettant d'optimiser la croissance par économie d'énergie.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
1. Objectifs généraux de l'étude	1
2. Importance de l'aquaculture comme système de production	1
3. Importance du "tilapia" en aquaculture	2
4. Orientation de notre recherche	3
5. Choix de la méthodologie	3
6. Structuration de l'étude	4
PREMIERE PARTIE : MATERIEL ET ETUDE DU MILIEU	5
Chapitre I : Matériel	7
1.1. Présentation de <u>O. niloticus</u>	7
1.1.1. Position systématique	7
1.1.2. Diagnose	7
1.1.3. Dimorphisme sexuel	7
1.1.4. Distribution géographique	7
1.1.5. Exigences écologiques	9
1.1.6. Nutrition	9
1.1.7. Biologie de la reproduction	9
1.1.8. Biologie des populations	10
1.2. Infrastructure de recherche	11
Chapitre II : Caractéristiques thermiques et chimiques de l'eau	15
2.1. Température	15
2.2. Oxygène dissous	15
2.3. Caractéristiques chimiques naturelles de l'eau, pollution organique et eutrophisation	19
DEUXIEME PARTIE : RESULTATS ET DISCUSSIONS	
Chapitre I : Fécondité et reproduction	21
1.1. Introduction	21
1.2. Biologie de la reproduction : fécondité, âge et taille de maturation	21
1.2.1. Matériel et méthodes	21
1.2.2. Résultats	23
1.2.2.1. Age et taille à la première maturation	23
1.2.2.2. Fécondité	23
1.2.3. Discussion	25

1.3. Analyses des facteurs influençant le recrutement des alevins	28
1.3.1. Matériel et méthodes	28
1.3.2. Résultats	29
1.3.2.1. Production journalière d'alevins par unité de surface	29
1.3.2.2. Production journalière d'alevins par kg de femelle	35
1.3.2.3. Proportion de femelles ayant pondu	35
1.3.2.4. Durée de la période avant l'observation de la première ponte	39
1.3.3. Discussion	39
1.4. Conclusion	45
Chapitre II : Croissance	47
2.1. Introduction	47
2.2. Matériel et méthodes	48
2.3. Résultats	57
2.3.1. Dimorphisme sexuel de la croissance	57
2.3.2. Croissance pondérale et linéaire	57
2.3.2.1. Croissance selon le milieu	57
2.3.2.2. Croissance moyenne et croissance maximale	57
2.3.2.3. Relation poids-longueur	61
2.3.3. Influence des principaux facteurs environnementaux et biotiques sur la croissance	61
2.3.3.1. Température de l'eau et poids du corps	61
2.3.3.2. Oxygène dissous	70
2.3.3.3. Densité et biomasse de peuplement	70
2.3.3.4. Alimentation	75
2.3.4. Modélisation mathématique de la croissance d' <i>O. niloticus</i> en élevage expérimental. Mise en évidence de l'importance relative des facteurs intrinsèques et extrinsèques de la croissance	83
2.4. Discussion	88
2.5. Conclusions	103
Chapitre III : Consommation d'oxygène	111
3.1. Introduction	111
3.2. Matériel et méthodes	111
3.3. Résultats	116
3.3.1. Effet du poids corporel et de la température sur la consommation d'oxygène	116
3.3.2. Effet de la concentration en oxygène dissous dans l'eau	120
3.3.3. Effet du nourrissage	124
3.3.4. Effet du jeûne prolongé	131
3.3.5. Cycles journaliers de consommation d'oxygène dans les bassins d'expérimentation	131
3.3.6. Effet du sexe	134
3.4. Discussion	134
3.5. Conclusions	145

Chapitre IV : Excrétion	147
4.1. Introduction	147
4.2. Matériel et méthodes	147
4.3. Résultats	148
4.3.1. Effet du poids corporel	148
4.3.2. Effet du nourrissage	150
4.4. Discussion	154
4.5. Conclusions	156
Chapitre V : Consommation et efficacité de conversion de la nourriture. Budget énergétique	157
5.1. Introduction	157
5.2. Matériel et méthodes	158
5.3. Résultats	161
5.3.1. Effet de la ration alimentaire sur l'efficacité de conversion. Estimation des rations de mainte- nance, optimale et maximale	161
5.3.2. Autres facteurs influençant l'efficacité de conversion	167
5.3.3. Analyse des facteurs influençant la consommation de nourriture d' <u>O. niloticus</u>	171
5.3.4. Budget énergétique <u>journalier</u>	171
5.3.4.1. Composition d' <u>O. niloticus</u>	171
5.3.4.2. Budget énergétique <u>journalier</u>	177
5.4. Discussion	183
5.5. Conclusions	193
 CONCLUSIONS GENERALES	 195
 <hr/> BIBLIOGRAPHIE	 198

INTRODUCTION GENERALE

1. Objectifs généraux de l'étude.

Ce travail constitue d'abord une recherche fondamentale sur la biologie du "tilapia" O. niloticus en élevage expérimental. Mais, en orientant notre étude vers des aspects tels que la reproduction et le recrutement d'alevins, la croissance, la consommation d'oxygène et la bioénergétique, nous avons collecté une masse considérable de résultats qui constituent les bases biologiques de l'élevage intensif d'O. niloticus. De la sorte, nous pensons avoir réalisé un travail à la fois de biologie fondamentale et d'aquaculture.

2. Importance de l'aquaculture comme système de production.

Dans le passé, le poisson a toujours été considéré comme une nourriture abondante et inépuisable, qu'il provienne de la mer ou de l'eau douce. Mais, la réalité actuelle est complètement différente : nous sommes en effet confrontés au fait que beaucoup de stock de poissons marins sont surexploités par les techniques modernes de pêche. De même, pour les poissons d'eau douce, la destruction des habitats favorables, par la pollution organique et chimique ainsi que par les barrages et la régularisation (disparition des plaines l'inondation) des cours d'eau, a réduit considérablement les populations de poissons exploitables. Cette érosion progressive des stocks de poissons est une des raisons majeures du développement actuel de la biologie moderne des pêches et de l'aquaculture (BARDACH et al., 1972), mélange de concepts fondamentaux et d'application pratiques (GERKING, 1978). On a aussi vu se développer une prise de conscience de la nécessité de passer de la simple cueillette des produits aquatiques à leur élevage rationnel (aquaculture).

Depuis 1979, la production des poissons d'eau douce (24 % de la production aquatique totale) et de mer plafonne aux alentours de 70 millions de tonnes. Selon GERKING (1978), il faudrait multiplier par 15 (de 700.000 à 10,5 millions de tonnes) les productions issues de l'aquaculture d'ici l'an 2000, objectif qui n'est réalisable qu'en augmentant les surfaces de production mais aussi en améliorant les rendements.

L'élément commun à ces demandes est le contrôle de la production qui dépend elle-même de la croissance en poids, de l'assimilation de la nourriture, de la reproduction et de la mortalité, c'est-à-dire de la dynamique et de la bioénergétique des populations. L'approche scientifique consiste donc à identifier ces processus, à déterminer leur importance relative et à étudier les facteurs qui les limitent. L'étude de la production des poissons constitue donc bien un problème biologique fondamental (GERKING, 1978).

En pisciculture, la production définie (production écologique) comme la quantité totale de tissus élaborés pendant une période donnée (CHAPMAN, 1968) ou comme une différence de biomasses (YIELD) sont synonymes puisque, en pratique, la mortalité, contrôlée, est négligeable.

Dans le milieu naturel, ni la survie, ni la reproduction ne sont directement contrôlées et, pour mesurer la production totale d'une population, il est nécessaire de tenir compte que tous les poissons ne sont pas capturés lors du contrôle et que des individus sont morts entre deux contrôles. Ceci exige l'utilisation de techniques de mesure indirectes pour caractériser la population en terme d'effectifs, de biomasse, de croissance et de survie (PHILIPPART, 1977 ; BUNGISABO, 1986). Dans ce contexte, les études du métabolisme et de la croissance des poissons sont primordiales pour la compréhension des phénomènes de production en milieux naturels et artificiels (pisciculture).

L'analyse des chiffres évoqués précédemment révèle donc que l'aquaculture est amenée à s'accroître de plus en plus (particulièrement dans les pays en développement). Cette "révolution bleue" qu'est devenue l'aquaculture revêt de multiples aspects selon les régions du globe considérées (BARDACH et al., 1972 ; BILLARD, 1979). Pour les pays industrialisés à climat froid ou tempéré, une voie particulièrement prometteuse est l'exploitation des quantités importantes d'eaux résiduelles à basse température (15-50°C) produites en tant que déchets physiques par diverses industries (sidérurgie, verreries, industries alimentaires) et surtout par les centrales électriques classiques et nucléaires (BACKIEL, 1981 ; PHILIPPART, 1981).

En mars 1977, à l'initiative de la société de production d'électricité INTERCOM et avec l'appui de l'IRSIA, nous avons entrepris des recherches qui ont porté sur l'élevage intensif de plusieurs espèces tropicales et, en l'occurrence, sur *Oreochromis niloticus* ("tilapia" du Nil), en vue de la production d'un poisson de "table". Ces recherches, qui avaient pour but initial la valorisation par la pisciculture des effluents thermiques des centrales électriques, ont été réalisées sur le site de la centrale nucléaire de Tihange, au bord de la Meuse (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b ; PHILIPPART et MELARD, 1980 a et b).

3. Importance du "tilapia" en aquaculture.

Pour qu'un poisson se prête bien à l'élevage intensif, il doit remplir plusieurs conditions (cf. HUET et TIMMERMANS, 1970) :

- taux de croissance élevé
- reproduction aisée en captivité
- accepte les aliments artificiels
- supporte des densités d'élevage importantes
- résiste aux maladies.

Les "tilapias" et plus particulièrement *O. niloticus* (cf. PULLIN, 1983) remplissent ces conditions. Les premiers essais systématiques de production de "tilapias" ont débuté vers 1943 au "Katanga" dans l'ex-Congo belge. Les rendements intéressants (4 à 5 tonnes/ha. an) obtenus permirent le développement de nombreuses piscicultures rurales. Toutefois, après un essor foudroyant, la pisciculture du tilapia a connu une désaffection rapide car les bons rendements obtenus en station expérimentale ne furent pas reproduits en milieu rural (RUWET, 1981). De plus, les espèces de tilapia élevées n'étaient pas

toujours adaptées aux conditions locales. En fait, l'insuffisance des connaissances biologiques n'a pas permis de maintenir le succès de la pisciculture du tilapia ; c'est pourquoi de nombreuses recherches fondamentales ont été entreprises notamment sur la systématique, la distribution géographique (TREWAVAS, 1933, 1966, 1978, 1982 ; THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1963, 1964, 1971 a et b), l'écologie (LOWE MCCONNELL, 1953, 1955, 1958, 1982) et l'éthologie des "tilapias" (RUWET, 1961, 1963, 1968 ; VOSS, 1969, 1972 a et b).

Ces recherches ont permis de connaître les cycles de reproduction, le comportement social et parental, les exigences alimentaires et les préférences quant aux conditions du milieu des "tilapias".

4. Orientation de notre recherche.

Lorsque une espèce intéressante comme *O. niloticus* a été identifiée selon les données de bases de sa biologie, il faut ensuite, afin d'éviter les erreurs décrites plus haut, définir pour les différentes phases d'élevage, les possibilités et les contraintes, de manière à élaborer un programme scientifique de production.

L'élevage d'un poisson commence nécessairement par la production d'alevins qui sont obtenus grâce à différentes méthodes allant de la capture en milieu naturel jusqu'au contrôle artificiel de la reproduction. Pendant la période de croissance de l'alevin jusqu'au stade adulte, plusieurs facteurs agissent : lors de la prise de nourriture, les processus de digestion, d'assimilation et les pertes métaboliques correspondantes, déterminent dans quelle mesure des tissus sont gagnés ou perdus. Tous ces processus sont influencés par des facteurs biotiques (poids du corps, sexe) et environnementaux (température, oxygène, disponibilité et qualité de la nourriture, ...) dont les actions se combinent pour déterminer le potentiel de croissance du poisson.

Afin de faciliter l'étude complexe de la croissance des poissons en élevage expérimental, les questions suivantes peuvent être posées (cf. HOGENDOORN, 1983 b) :

- quelle est le potentiel de croissance (bioénergétique)?
- quelles sont ses limites (facteurs limitants et croissance maximale) ?
- quelles sont les conditions optimales de croissance (température, densité de peuplement, alimentation) et de reproduction (densité de peuplement, taille des géniteurs, sex-ratio, ...) ?

5. Choix de la méthodologie.

Dans cette étude centrée sur *Oreochromis niloticus* (L.), nous nous sommes efforcés de répondre aux questions posées plus haut - qui avaient déjà trouvé des éléments de réponse dans les travaux de MICHA (1973) et COCHE (1977, 1982) - grâce à des expériences réalisées non pas dans les conditions classiques du laboratoire (petits aquarium, petit nombre de poissons) mais dans la situation semi-naturelle (grands bassins, étangs et grand nombre de poissons) (cf. KNIGHTS, 1985) existant à la station expérimentale de pisciculture en eau chaude

industrielle de Tihange (C.E.R.E.R. - Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles).

Le contexte dans lequel l'étude dût être menée (recherche appliquée dans le cadre d'un projet IRSIA) nous a partiellement orienté vers le choix de la méthodologie générale qui consiste à réaliser des analyses statistiques de régression multiple pour interpréter plusieurs centaines d'expériences de base réalisées au cours d'une période de 6 ans.

6. Structuration de l'étude.

L'étude qui suit est subdivisée en trois parties.

La première partie est une présentation de l'espèce O. niloticus et une description du matériel ainsi que des conditions du milieu.

La deuxième partie consiste en une étude biologique de base d'O. niloticus. Nous décrivons la fécondité ainsi que le taux de reproduction. Nous abordons ensuite l'analyse de l'influence des facteurs environnementaux et biotiques sur la croissance et établissons des modèles mathématiques de croissance. Dans cette partie, nous envisageons aussi les aspects bioénergétiques de la croissance en décrivant le métabolisme de routine (respiration) ainsi que le taux d'excrétion azotée. Nous cloturons cette deuxième partie en établissant des budgets énergétiques et un modèle bioénergétique de croissance.

La troisième et dernière partie est réservée aux conclusions générales. En réalisant la synthèse de notre travail, nous tentons de voir dans quelle mesure nous avons répondu aux questions de base posées dans l'introduction et quelles sont les implications biologiques fondamentales mais aussi pratiques (technologie piscicole) qui en découlent.

Concernant la forme et l'agencement du texte, nous tenons à préciser que chaque chapitre de la deuxième partie a été conçu de manière à former un ensemble complet comprenant : introduction, matériel-méthodes, résultats et discussion, en vue de publications ultérieures rapides. Cette présentation entraîne inévitablement quelques répétitions dans certains paragraphes (spécialement dans les paragraphes matériel-méthodes et discussion).

PREMIERE PARTIE

Matériel et étude du milieu

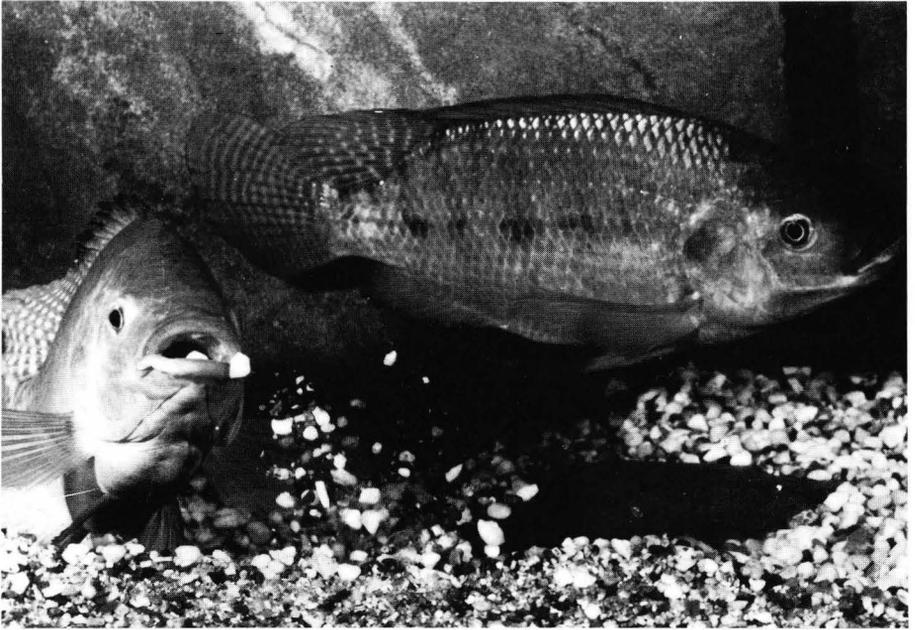


Photo 1. Oreochromis niloticus

CHAPITRE I

Matériel

1.1. Présentation d'*Oreochromis niloticus* (L.)

1.1.1. Position systématique

Oreochromis niloticus (L.) est un "tilapia" incubateur buccal appartenant à la famille des Cichlidae. Nous avons adopté la distinction générique, proposée par TREWAVAS (1982), qui sépare les tilapias incubateurs buccaux en *Sarotherodon* et en *Oreochromis*.

Les synonymes de cette espèce sont *Tilapia nilotica* (L.) et *Sarotherodon niloticus* (L.).

1.1.2. Diagnose

Les rayures verticales blanches et noires de la nageoire caudale sont la principale caractéristique d'*O. niloticus* (photo 1). La nageoire dorsale formée d'une seule pièce comprend une partie épineuse présentant 17 ou 18 épines et une partie molle comptant 12 à 14 rayons souples. La ligne latérale supérieure comporte 21 à 24 écailles, la ligne latérale inférieure 14 à 18. Les branchiospines sont au nombre de 21 à 26 en bas et 5 à 7 en haut.

1.1.3. Dimorphisme sexuel

Chez *O. niloticus*, le dimorphisme sexuel apparaît principalement au niveau de la papille génitale : chez les mâles, celle-ci est allongée alors que chez les femelles elle est fort courte et présente en son milieu une fente transversale (oviducte) située entre l'anus et l'orifice urétral. Cette caractéristique permet de séparer aisément les mâles et les femelles lorsqu'ils atteignent un poids de 25-30 g et une taille de 10 à 12 cm.

1.1.4. Distribution géographique

Comme le montre la figure 1, *O. niloticus* présente, du fait des interconnexions entre les bassins du Tchad et du Nil, une très large distribution couvrant les bassins du Tchad, du Nil, du Niger et du Jourdain. Originnaire du Haut-Nil, l'espèce a d'abord progressé vers le sud colonisant tous les lacs du Graben jusqu'au lac Tanganika ; par les bassins du Tchad et du Niger, elle a aussi colonisé l'Afrique Centrale et de l'Ouest. Son expansion est encore en cours, notamment dans les rivières côtières de l'Afrique Occidentale et dans certains affluents du Haut-Niger (PHILIPPART et RUWET, 1982).

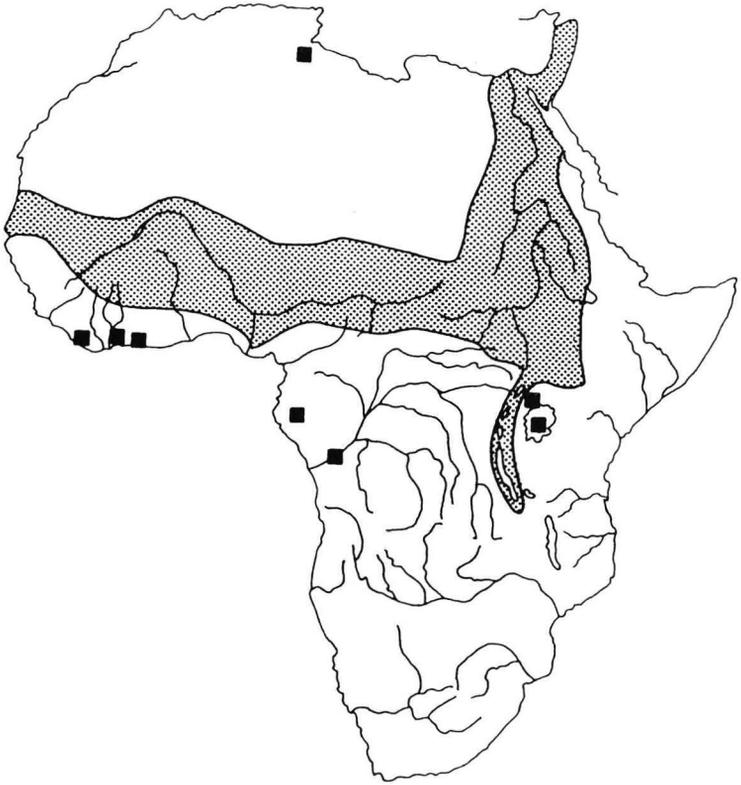


Fig. 1. : Distribution naturelle et introduction d'*O. niloticus*
(d'après PHILIPPART et RUWET, 1982)

Les *O. niloticus* utilisés lors de notre étude proviennent en partie du stock qui existait à l'Aquarium de l'Institut de Zoologie (origine : station piscicole de Bangui, République Centrafricaine) et en partie d'une récolte effectuée en mars 1977 dans une pisciculture de Kinshasa au Zaïre ; les points de récolte des poissons sont situés dans le bassin du Zaïre, le premier à l'intérieur de l'aire de répartition originelle de l'espèce (fig. 1), le second en dehors (transfert).

1.1.5. Exigences écologiques

O. niloticus est un poisson thermophile dont la distribution géographique est principalement déterminée par la température et surtout par les basses températures. Dans l'habitat naturel, cette espèce peut rencontrer des températures comprises entre 14 et 33°C, mais dans des conditions de laboratoire, *O. niloticus* tolère des températures extrêmes de 7°C et 41°C pendant plusieurs heures (BALARIN et HATTON, 1979).

O. niloticus vit dans des eaux dont la salinité est comprise entre un minimum de 0,015 ‰ et un maximum de 30 ‰ (PHILIPPART et RUWET, 1982) et dont le pH varie de 8 à 11 (GEORGE, 1976).

O. niloticus survit durant plusieurs heures à des teneurs en oxygène dissous très faibles de l'ordre de grandeur de 0,1 PPM (MAGID et BABIKER, 1975 ; MELARD et PHILIPPART, 1981a et b).

Cette extrême tolérance à l'égard des conditions du milieu explique qu'*O. niloticus* a colonisé des habitats très différents (rivières rapides, lentés, lacs profonds, peu profonds, eaux très faiblement ou très fortement minéralisées, etc...) qui correspondent à des conditions physiques (température, turbidité, ...) et chimiques (oxygène, pH, salinité, ...) extrêmement variées (espèce eurytope).

1.1.6. Nutrition

O. niloticus est principalement phytoplanctonophage (MORIARTY et MORIARTY, 1973a) mais peut aussi ingérer des algues bleues (MORIARTY, 1973), du zooplancton ainsi que les sédiments riches en bactéries et diatomées.

1.1.7. Biologie de la reproduction

Comme énoncé antérieurement, *O. niloticus* appartient au groupe des tilapias incubateurs buccaux (RUWET et al., 1976 ; VOSS, 1976 ; PHILIPPART et RUWET, 1982). La reproduction a lieu quant la température dépasse + 22°C. Les mâles se réunissent sur une zone de nidification à faible profondeur et sur un substrat meuble (gravier, sable, argile, ...). Chaque mâle porteur d'une coloration caractéristique (VOSS, 1980) délimite et défend un territoire et aménage un nid où il tentera d'attirer et de retenir une femelle mûre ; il s'agit d'une organisation sociale en arène de reproduction. Les femelles qui vivent en bande à proximité de l'aire de reproduction n'effectuent que de brefs séjours sur les arènes. Allant d'un territoire à l'autre, elles sont courtisées par des mâles successifs jusqu'au moment où, s'arrêtant au-dessus de la cuvette d'un nid, elles forment chacune un

couple éphémère. Après une parade de synchronisation sexuelle, la femelle dépose un lot d'ovules, le mâle les féconde immédiatement, puis la femelle les reprend en bouche pour les incuber. Cette opération très brève peut être recommencée, soit avec le même mâle, soit avec un autre mâle dans un territoire voisin (polygynie et polyandrie successives ; RUWET, 1963). Finalement, la femelle s'éloigne de l'arène où les mâles demeurent cantonnés et emporte en bouche les oeufs fécondés qu'elle va incuber dans des zones abritées.

L'éclosion a lieu dans la bouche de la femelle 4 - 5 jours après la fécondation et la vésicule vitelline est complètement résorbée à l'âge de 11 - 12 jours ; la durée de cette phase dépend principalement de la température. Dès que la vésicule vitelline est résorbée et que les alevins sont capables de prendre de la nourriture exogène, la femelle laisse s'échapper de la bouche un nuage d'alevins qui s'oriente par rapport à la mère et se réfugie dans sa bouche au moindre danger et à l'appel de ses mouvements (VOSS et RUWET, 1966).

Lorsque les alevins atteignent une taille de 9 - 10 mm, ils s'affranchissent définitivement de leur mère ; celle-ci les libère en eau peu profonde (sur les bords) où ils s'organisent en banc et continuent leur croissance.

Une femelle en bonne condition peut se reproduire avec une périodicité de 30 - 40 jours (RUWET et al., 1976) quand la température est de 25 - 28°C ; une même femelle peut produire 7 - 8 pontes par an mais toutes les femelles d'un lot sont loin de se reproduire aussi fréquemment (MIRES, 1982).

1.1.8. Biologie des populations

Une étude détaillée sur la biologie des populations d'O. niloticus, réalisée par LOWE-McCONNELL (1958, 1982) dans plusieurs lacs ougandais, a permis d'établir une série de constatations :

1. la taille maximale et la taille de maturation sexuelle varient pas tement : les poissons des grands lacs mûrissent à une longueur plus grande et grandissent jusqu'à une taille plus importante que ceux des lagons, étangs ou rivières ;
2. en lacs, la taille de maturation et la longueur maximale des mâles et des femelles ne diffèrent pas. Par contre, dans les petites étendues d'eau ou les milieux surpeuplés, les mâles grandissent plus vite que les femelles dont la taille de maturation est inférieure à celle des mâles.
3. les poissons en mauvaise condition (rapport poids-longueur) mûrissent à une taille plus petite que ceux en bonne condition ;
4. si on trouve des individus en état de reproduction toute l'année, il existe néanmoins des pics de reproduction qui coïncident avec les deux saisons des pluies en eau équatoriale ou à l'unique saison des pluies sous d'autres latitudes.

La croissance d'O. niloticus est extrêmement variable d'un milieu à l'autre, ce qui suggère que la taille maximale est plus dépendante des conditions environnementales que d'éventuelles différences génétiques. Par exemple, dans le lac Tchad en Ouganda, O. niloticus

atteint 30 cm au bout de 3 ans alors que dans le lac Mariout en Egypte, 5 ans sont nécessaires pour arriver à la même taille (LOWE McCONNELL, 1982).

On note que, dans les mêmes milieux, la croissance d'O. niloticus est supérieure à celle d'autres espèces de "tilapias", comme T. zillii, S. galilaeus et O. aureus.

Il existe peu d'études permettant d'estimer la production de "tilapias" en milieu naturel. Cependant, les résultats obtenus par GWAHABA (1975) dans le lac George en Ouganda et modifiées ensuite par BURGIS et DUNN (1978) montrent que pour une biomasse totale d'O. niloticus de $3,8 \text{ g/m}^2$, la production écologique atteint $22 \text{ g/m}^2 \cdot \text{an}$. Dans ce lac, le rapport production d'O. niloticus - production primaire est inférieur à 1 %, mais O. niloticus ne représente qu'une partie de la production totale des poissons herbivores.

1.2. Infrastructure de recherche

L'eau utilisée dans cette étude sur O. niloticus provient d'un rejet thermique industriel, en l'occurrence les eaux de refroidissement de la centrale électronucléaire de Tihange I qui, en activité optimale, rejette $33 \text{ m}^3/\text{sec}$. d'eau réchauffée de 12°C par rapport à la température naturelle de la Meuse.

Une partie de cette eau est pompée à raison de $150 \text{ m}^3/\text{h}$ à la sortie du condenseur de la centrale avant les rejets autorisés d'eau tritiée et envoyée sans filtration préalable vers les bassins et étangs expérimentaux. Un système de régulation thermique automatique, composé d'un chauffage d'appoint au fuel (300.000 Kcal), d'une source froide (eau de Meuse) et de vannes mélangeuses automatiques, permet de maintenir la température entre 17 et 31°C .

On dispose en outre d'un système de recyclage d'eau comprenant un décanteur ($1,5 \text{ m}^3$) ainsi qu'un filtre biologique (4 m^3), permettant pour certaines expériences d'alimenter les bassins avec de l'eau provenant d'un circuit fermé.

L'infrastructure d'élevage expérimental (fig. 2 + photo 2) comprend :

- une serre abris ($7,5 \text{ m} \times 33 \text{ m}$) contenant 18 bassins de 2 m^3 maximum/ 4 m^2 destinés aux expériences de croissance et de bioénergétique (photo 3), 3 bassins d'alevinage de $1 \text{ m}^3/3 \text{ m}^2$;
- 2 grands bassins circulaires de 10 m^3 destinés aux expériences de croissance à grande échelle ainsi que 3 bassins longitudinaux de $2 \text{ m}^3/4 \text{ m}^2$;
- 3 étangs en terre de 150 m^2 destinés aux reproductions, à l'alevinage et la croissance.

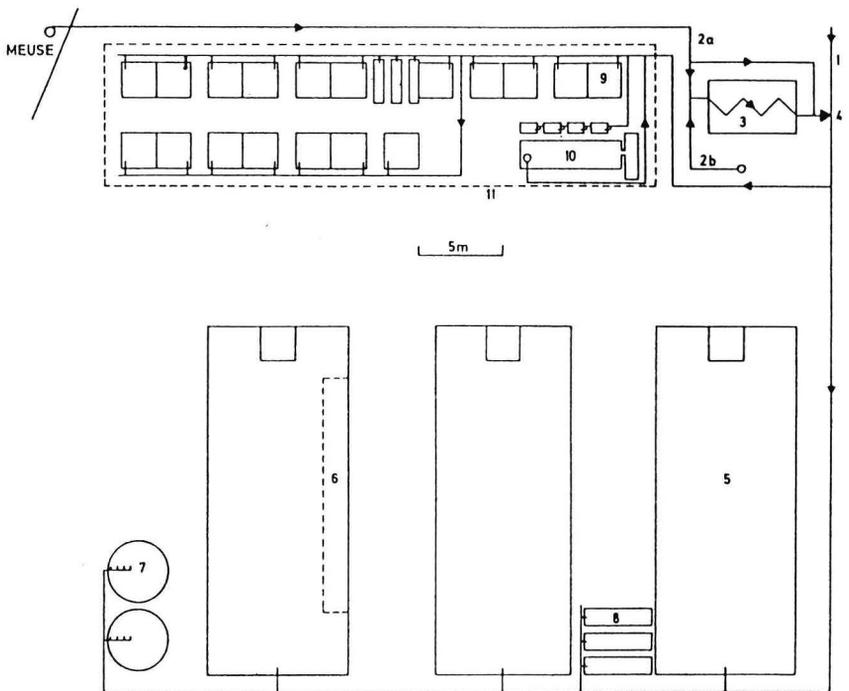


Fig. 2. : Station expérimentale de pisciculture en eau chaude industrielle de Tihange.

1. Eau de centrale
2. Eau froide (a : Meuse ; b : nappe)
3. Chaudières d'appoint
4. Vanne régulatrice de température
5. Etang en terre de 150 m²
6. Enclos de reproduction
7. Bassin circulaire 7 m³
8. Bassin longitudinal 2 m³
9. Bassin en fibre de verre 4 m²/2 m³
10. Filtre biologique
11. Serre



Photo 2. Vue générale de la serre abri



Photo 3. Vue sur un bassin d'expériences

CHAPITRE II

Caractéristiques thermiques et chimiques de l'eau

2.1. Température

L'eau ayant servi au refroidissement des condenseurs de la Centrale de Tihange I est normalement réchauffée de 12°C par rapport à la température de la Meuse ; compte-tenu du régime thermique naturel de celle-ci, on dispose d'eau à plus de 20°C pendant une période de 9 à 10 mois (mars-décembre), soit trois fois plus que naturellement (fig. 3). En hiver cependant, sauf arrêt ou fonctionnement non optimal de la centrale, la température ne descend pas en dessous de 15-16°C. A la fin de l'été et au début de l'automne, la température de l'eau à la sortie du condenseur peut atteindre 35-40°C, lorsque la température naturellement élevée de la Meuse, le faible débit ou la turbidité excessive de l'eau exigent le fonctionnement du circuit de refroidissement semi-fermé de la centrale (réfrigérant atmosphérique). En conditions normales de fonctionnement de la centrale, les fluctuations de la température au cours d'une journée sont très faibles ($\leq 1^\circ\text{C}$).

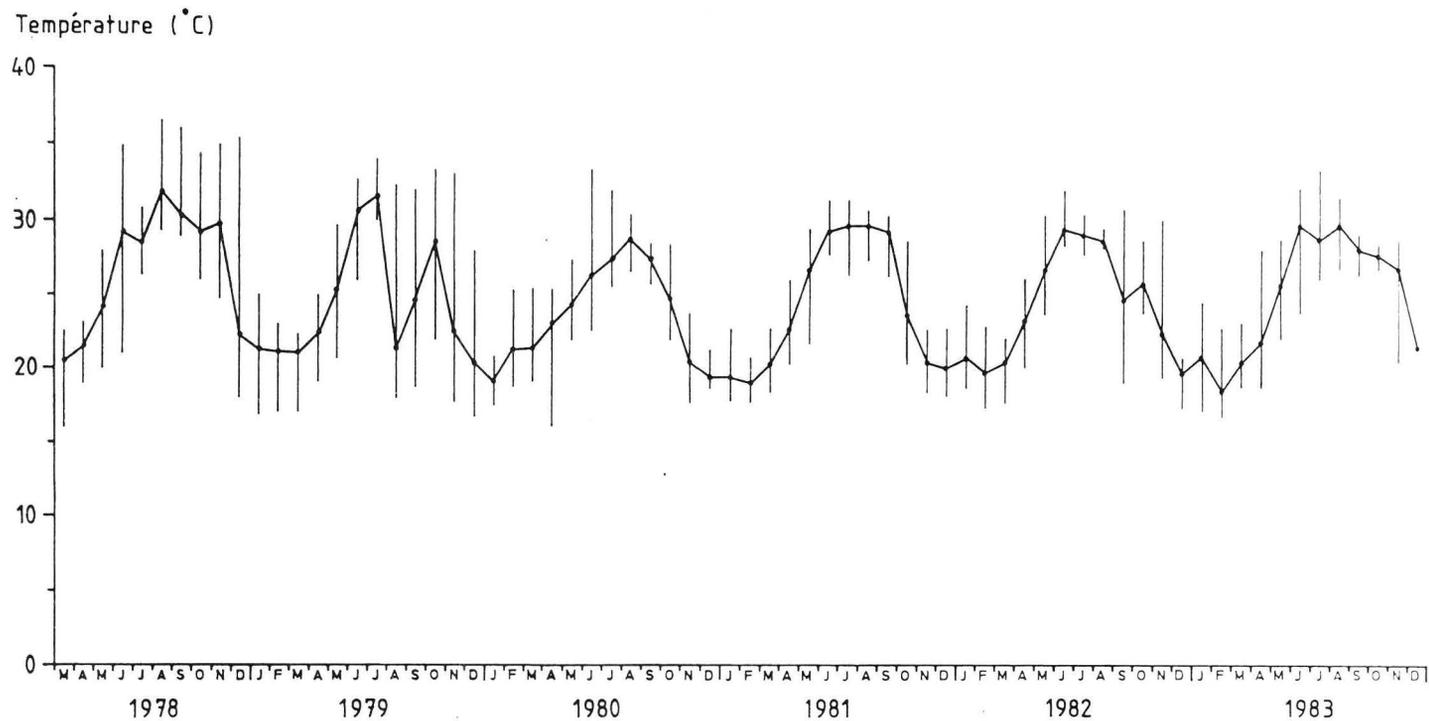
Les cycles de températures moyennes mensuelles de l'eau alimentant les bassins expérimentaux (fig. 4) mettent en évidence l'évolution progressive (parallèlement au régime thermique de la Meuse) des températures au cours de l'année. Grâce à la mise en oeuvre d'un système de régulation automatique, la température moyenne descend rarement en dessous de 19°C (moyenne minimale : 18,2°C) et dépasse peu fréquemment 30°C (moyenne maximale : 31,8°C) ; ces températures sont compatibles avec la survie d'*O. niloticus*. Notons enfin que la variation mensuelle maximale de température est de 14,7°C.

A titre de comparaison, les températures annuelles sont comprises entre 23 et 35°C dans le lac George en Ouganda (BURGIS et DUNN, 1978) et entre 16 et 24°C dans les rivières au Shaba (Zaïre ; PHILIPPART, communication personnelle). La gamme de variation des températures enregistrées lors de notre étude est donc comparable à celle du milieu naturel où vit *O. niloticus*.

2.2. Oxygène dissous

Comme le montre la figure 5, la teneur en oxygène dissous - élément-clef dans l'élevage de poissons en milieu confiné - dans l'eau alimentant les bassins expérimentaux varie au cours des saisons essentiellement en fonction inverse de la température. La variation mensuelle maximale est de 6,6 mg/l.

Même pendant les mois les plus chauds, la concentration en oxygène ne tombe pas en dessous de 6 mg/l.



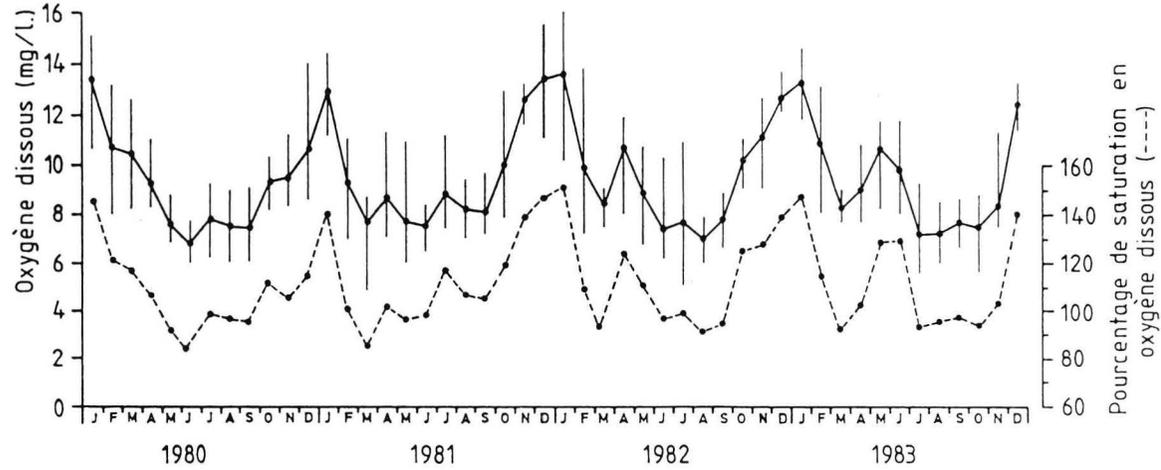


Fig. 5. : Cycles annuels d'oxygène dissous dans l'eau alimentant les bassins expérimentaux (moyennes mensuelles ; traits verticaux : minima - maxima absolus)

Tableau 1 : Evolution mensuelle de la qualité chimique de l'eau alimentant les bassins expérimentaux.
Période du 20.02.85 au 11.12.85. Moyenne de 4 analyses/mois.

Mois	Température	Oxygène dissous	pH	Alcalinité (1)	Conductivité	Dureté (1) totale calcique		Ammoniacque (1)	Nitrites (1)	Nitrates (1)
	°C	mg/l		mg CaCO ₃ /l	µS/cm	mg CaCO ₃ /l		mg NH ₄ ⁺ /l	mg NO ₂ /l	mg NO ₃ /l
Février	16,5	14,7	7,85	175	500	238	210	0,710	0,099	10,7
Mars	20,0	11,7	8,13	165	567	231	213	1,612	0,164	9,5
Avril	22,2	12,0	8,13	136	444	194	165	1,303	0,158	11,3
Mai	25,5	11,3	8,26	160	582	230	200	1,336	0,274	11,3
Juin	27,0	9,0	8,01	170	627	260	227	1,158	0,337	9,0
Juillet	28,5	9,9	8,22	168	643	253	207	0,973	0,321	12,4
Août	28,6	8,7	8,12	175	627	247	212	0,894	0,288	9,2
Septembre	27,5	8,9	8,18	182	735	295	248	1,122	0,781	9,2
Octobre	26,0	7,1	8,00	198	872	290	250	1,258	0,530	10,1
Novembre	25,5	10,1	8,11	190	840	299	251	1,193	0,489	9,1
Décembre	26,0	10,5	7,72	173	703	258	225	1,115	0,429	7,8

(1) Analyses effectuées au moyen de la trousse Hach

La saturation en oxygène dissous dépasse fréquemment 100 %, atteignant des maxima de 150 % en janvier 1981. Cette sursaturation s'explique par le réchauffement sous pression de l'eau de la Meuse dans les condenseurs de la centrale (PETERSEN, 1980). Le léger déficit de saturation qui apparaît de mai à septembre traduit l'existence d'une assez forte eutrophisation de la Meuse en période de faible débit.

2.3. Caractéristiques chimiques naturelles de l'eau, pollution organique et eutrophisation.

Le tableau 1 indique la composition chimique de l'eau alimentant les bassins expérimentaux ; celle-ci ne variant pas essentiellement d'une année à l'autre (voir MELARD et PHILIPPART, 1981 b), nous avons utilisé, en raison du grand nombre de mesures effectuées, les résultats des analyses de 1985.

Pour la détermination des niveaux de pollution et de la qualité piscicole de l'eau, nous nous référons aux normes de NISBET et VERNEAUX (1970). D'après la valeur du pH, de la dureté et de l'alcalinité totales, la Meuse à Tihange est biologiquement très productive. La teneur en ammoniacque ainsi que la conductivité élevée traduisent néanmoins un certain degré de pollution organique (eutrophisation) et chimique (excès de sels minéraux et principalement de chlorures : 14-145 mg/l (DESCY et al., 1981)).

La pollution organique la plus critique apparaît en octobre-novembre et coïncide avec l'activité sucrière à Wanze, à l'amont de Huy.

Une étude sur la qualité globale de l'eau de la Meuse (DESCY et EMPAIN, 1981 ; DESCY et al., 1981), d'après les caractéristiques chimiques, les indices diatomiques et bryophytiques, confirme l'existence d'une pollution moyenne et d'une eutrophisation à Tihange, et le fait que ce tronçon de la Meuse est le moins pollué organiquement de toute la partie du fleuve en aval de Namur. Cela se traduit par la présence d'un grand nombre d'espèces de poissons, parmi lesquelles des espèces assez polluosensibles comme le barbeau fluviatile (Barbus barbus) et le hotu (Chondrostoma nasus).

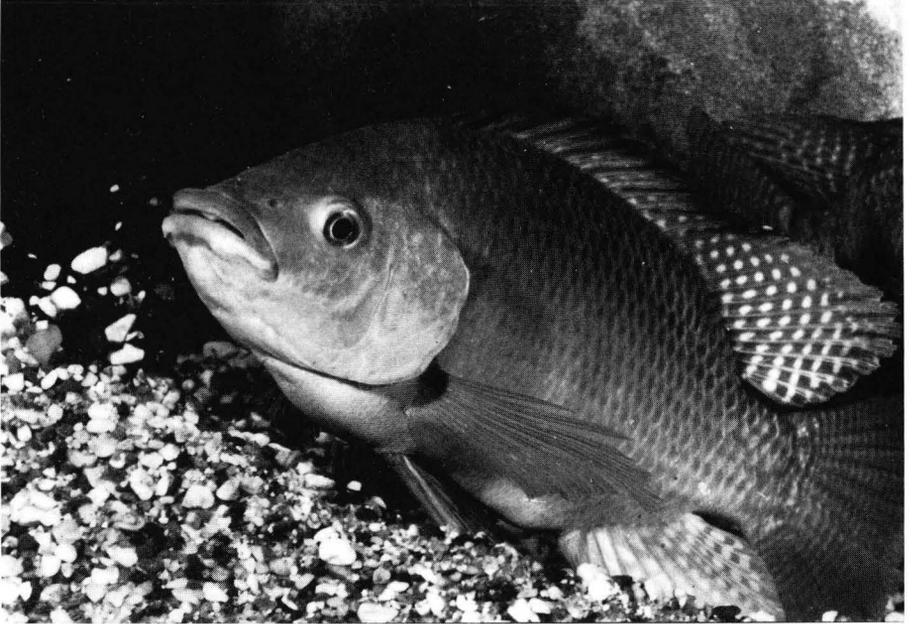


Photo 4. Creusement d'un nid par O. niloticus mâle

DEUXIEME PARTIE

Résultats et discussions

CHAPITRE I

Fécondité et reproduction

1.1. Introduction

O. niloticus ainsi que les autres espèces de tilapias ont un taux de reproduction élevé : la fécondité peut varier de quelques centaines d'oeufs à plusieurs milliers par ponte et la fréquence de ponte fluctue entre 3 et 7 fois par an (MIRES, 1982); en outre, lorsque les conditions sont défavorables (par exemple : étang de pisciculture, zones nouvellement inondées), les tilapias sont susceptibles de se reproduire précocement (FRYER et ILES, 1972 : RUWET et al., 1976). Ceci explique les phénomènes de surpopulation auxquels on assiste rapidement lors de l'élevage des tilapias en étang et qui conduisent à la production de grandes quantités d'alevins de petite taille (RUWET et al., 1976 ; CAULTON, 1979 ; GUERRERO, 1982).

Selon MIRÉS (1982), le recrutement d'alevins chez les Oreochromis dépend en grande partie du taux de reproduction de chaque femelle dans le stock parental ainsi que du nombre d'oeufs pondus à chaque reproduction. Ces deux facteurs sont en outre influencés par la taille et l'âge des géniteurs, la densité de peuplement et le sex ratio des géniteurs, la fréquence de récolte des alevins et des géniteurs, la nourriture, la qualité de l'eau, etc... (MELARD et PHILIPPART, 1981 b ; COCHE, 1982 ; MIRÉS, 1982 : HUGHES et al., 1983).

L'objet de notre étude est de mettre en évidence et de quantifier les paramètres susceptibles d'influencer la fécondité, le taux de reproduction et le recrutement d'alevins chez O. niloticus. En ce qui concerne la fécondité, qui a déjà été étudiée en détail en milieu naturel par d'autres auteurs (cf. BABIKER et IBRAHIM, 1979), nous nous sommes limités à calculer les relations décrivant l'influence du poids et de la taille des femelles sur le nombre d'oeufs produits, de manière à établir des comparaisons avec d'autres milieux et d'autres espèces.

1.2. Biologie de la reproduction : fécondité, âge et taille de maturation.

1.2.1. Matériel et méthodes

- Origine des poissons

Les poissons utilisés lors des analyses sont issus du stock d'O. niloticus de la station expérimentale de pisciculture intensive en eau chaude industrielle de Tihange (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b). Les prélèvements ont été réalisés dans des bassins d'élevage (densité : 50 à 200 individus/m³) lors de la période idéale au point de vue reproduction, à savoir juin, juillet, août et septembre, lorsque la température est élevée et la photopériode longue.

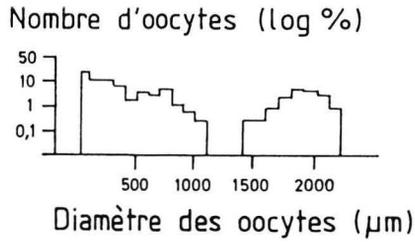


Fig. 6. : Distribution des fréquences des oocytes en fonction de leur taille (d'après BABIKER et IBRAHIM, 1979)

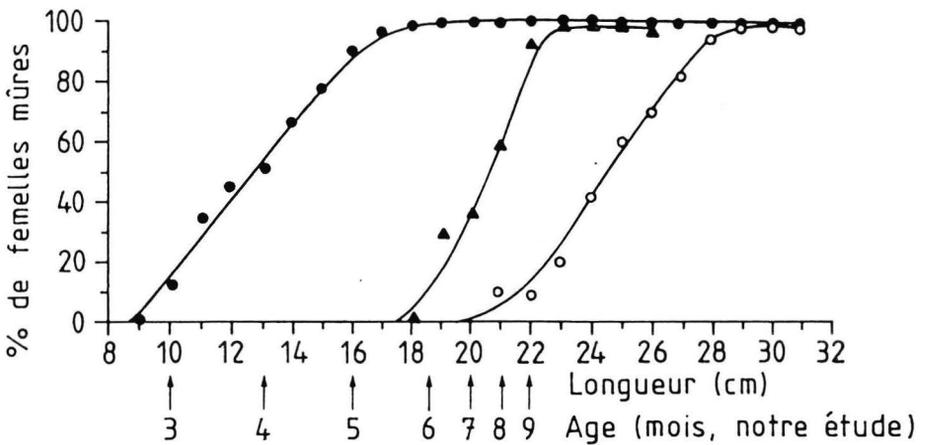


Fig. 7. Relation entre la taille corporelle et la proportion de femelles sexuellement mûres chez *O. niloticus*

- - CERER-Tihange
- - Lac George, Uganda, 1958 (LOWE McCONNELL, 1958)
- ▲ - Lac George, Uganda, 1971-72 (GWAHABA, 1973)

- Mesures

Un total de 113 femelles présentant des signes de maturité (papille génitale saillante) ont été mesurées au mm près (longueur à la fourche) et pesées au dixième de gramme près (triple beam balance Ohaus) ; les ovaires ont été prélevés et pesés au centième de gramme près (balance cent-o-gram Ohaus). L'index gonadosomatique (ou IGS = poids des gonades exprimé en pourcent du poids total du corps) a été calculé pour chaque poisson.

Les femelles mûres présentent une papille génitale protubérante (MIREs, 1982) et une légère pression sur leur abdomen suffit à faire sortir quelques oeufs. Leurs ovaires contiennent des oocytes complètement remplis de vitellus (taille variant entre 1400 et 2200 μm) et des oocytes au stade primaire (fig. 6) (BABIKER et IBRAHIM, 1979).

- Estimation de la fécondité

Les ovaires des femelles mûres sont pesés, disséqués et conservés dans du liquide de Gilson (RICKER, 1968). Après quelques semaines, la plupart des oocytes sont libérés, les autres sont dégagés des tissus ovariens manuellement. Seules les oocytes d'un diamètre supérieur à 1000 μ sont comptés (BABIKER et IBRAHIM, 1979). Le nombre total d'ovules est estimé à partir de deux sous-échantillons prélevés respectivement sur l'ovaire gauche et droit.

- Détermination de l'âge et de la taille de maturation

Un total de 323 poissons dont la taille variait entre 8 et 35 cm ont été disséqués ; leur degré de maturité a été établi en fonction de l'absence ou de la présence de nombreux oocytes primaires au premier stade (BABIKER et IBRAHIM, 1979 ; DADZIE et WANGILA, 1980).

1.2.2. Résultats

1.2.2.1. Age et taille à la première maturation

La plus petite femelle mûre mesure 10,5 cm à un âge d'environ 3 mois. La figure 7 indique que toutes les femelles arrivent à maturité au cours de leur première année de vie. Aucune femelle immature n'a été décelée au-delà d'une longueur corporelle de 16 cm.

1.2.2.2. Fécondité

- Relation avec le poids du corps.

La fécondité absolue minimale observée est de 340 ovules pour un poisson de 28 g, la fécondité maximale est de 3500 ovules pour un poisson de 550 g.

La relation entre la fécondité absolue (F = nombre d'ovules par femelles) et le poids du poisson (P eng) est :

$$F = 38,291 \cdot P^{0,672} \quad \begin{array}{l} \text{Erreur std du} \\ \text{coeff. de régression} \end{array} = 0,030 \quad n = 113$$

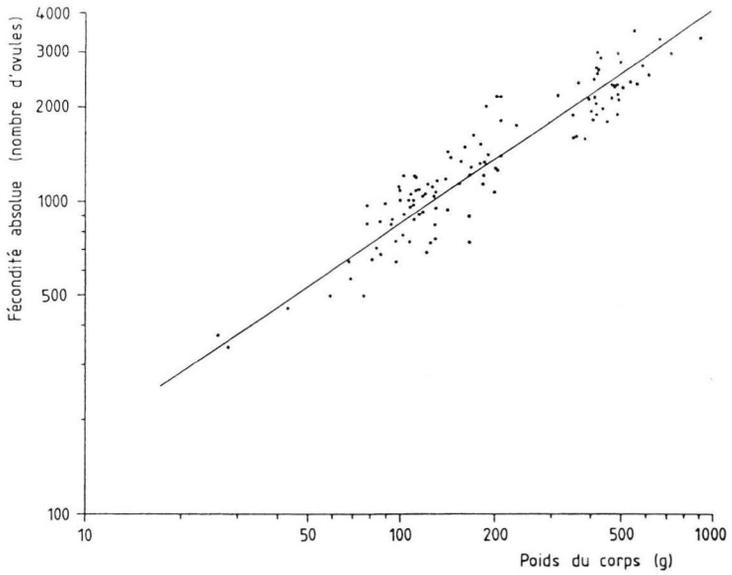


Fig. 8. : Relation entre la fécondité absolue et le poids du corps chez *O. niloticus*

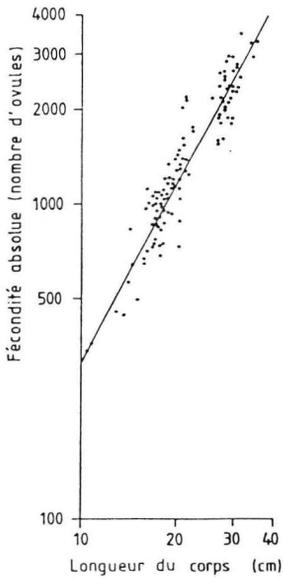


Fig. 9. : Relation entre la fécondité absolue et la longueur du corps chez *O. niloticus*

La figure 8 montre la relation logarithmique linéaire entre la fécondité absolue et le poids du corps ($r = 0,910^{**}$, $P < 0,01$).

Si la fécondité absolue augmente avec le poids du corps, la fécondité relative (nombre d'ovules/kg de poisson) diminue lorsque le poids du corps augmente ; en effet, chez des poissons de 26 g, elle est de 14200 ovules/kg alors qu'elle n'est que de 3700 ovules/kg chez des poissons de 900 g.

- Relation avec la longueur du corps.

Le minimum et le maximum de fécondité absolue observés sont de 340 ovules pour un poisson de 10,7 cm et de 3500 ovules chez un poisson de 31,5 cm. La variation de la fécondité absolue est importante pour des poissons de même taille (tableau ?).

La fécondité absolue s'accroît avec la longueur du corps (L en cm) selon la relation :

$$F = 4,065.L^{1,891} \quad \text{Erreur std du coeff. de régression} = 0,082 \quad n = 113$$

La corrélation positive ($r = 0,912^{**}$, $P < 0,01$) existant entre les valeurs logarithmiques de la fécondité absolue et de la longueur apparaît dans la figure 9.

- Relation avec le poids des ovaires.

La figure 10 indique que la fécondité absolue croît de manière non linéaire en fonction du poids des ovaires, ce qui signifie que la taille des ovules augmente lorsque le poids du corps croît : en effet, un *O. niloticus* de 60 g produit 198 ovules/g d'ovaire, alors qu'un poisson de 900 g ne produit que 97 ovules/g d'ovaire. Une conséquence de ce fait est que la taille des alevins à l'éclosion est plus importante chez les grosses femelles que chez les petites femelles.

1.2.3. Discussion

- Fécondité

Pour ce qui concerne la relation fécondité absolue - taille, le tableau 2 montre qu'il n'existe aucune différence significative entre les résultats de notre étude et celle de BABIKER et IBRAHIM (1979) réalisé sur des *O. niloticus* issus du milieu naturel (Nil Blanc à Khartoum). Toutefois nous ne constatons pas une diminution de la fécondité au-delà de la taille de 33 cm comme le font les auteurs précités ; notons que les poissons examinés par ces derniers sont âgés de plus de 3 ans et qu'il existe peut-être un effet de l'âge sur la fécondité. Les faibles valeurs de l'indice gonado-somatique (I.G.S.) des femelles mûres (tableau 2) sont en accord avec les observations de WELCOMME (1967) qui calcule un I.G.S. de 3 % en moyenne chez les tilapias incubateurs buccaux. En rapport avec l'avantage de survie associé à l'incubation buccale des oeufs et la garde parentale assurée aux alevins, la fécondité/ponte est relativement faible : 320 à 1328 oeufs chez *O. leucostictus* (SIDDIQUI, 1977), 325 à 4392 oeufs chez *O. aureus* (DADZIE, 1970), 325 à 4392 oeufs chez *O. niloticus* (BABIKER et IBRAHIM, 1979), 69 à 1850 oeufs chez *S. galilæus* (BLAY, 1981 ;

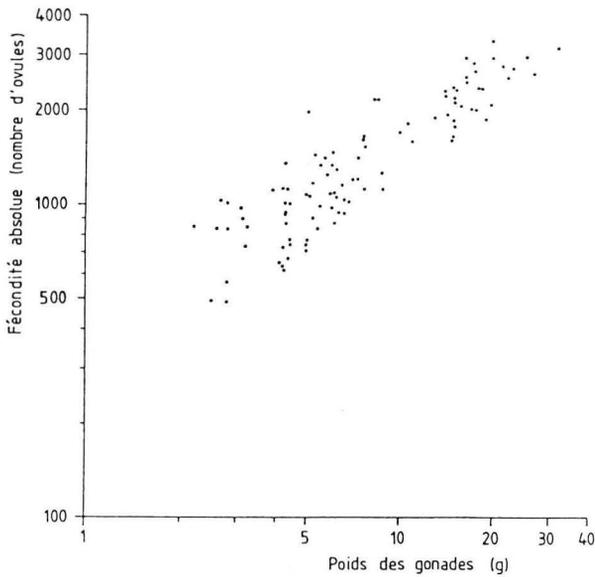


Fig. 10. : Relation entre la fécondité absolue et le poids des gonades chez O. niloticus

Tableau 2 : Variation de la fécondité absolue avec la longueur du poisson.

Classe de longueur	Nombre de poissons	Index gonado-somatique	Fécondité absolue moyenne (ovules/poisson)	Fécondité absolue moyenne (ovules/poisson) dans le Nil -Blanc, Karthoum (Babiker et Ibrahim, 1979)
cm		% ± IC 95 %	± IC 95 %	
10 - 10,9	2	3,9	355	-
11 - 12,9	-	-	-	392
13 - 14,9	5	4,2 ± 1,4	597 ± 170	622
15 - 16,9	12	5,1 ± 1,0	832 ± 117	804
17 - 18,9	28	4,4 ± 0,4	966 ± 63	1025
19 - 20,9	20	3,8 ± 0,5	1265 ± 130	1258
21 - 22,9	8	4,0 ± 0,7	1665 ± 334	1434
23 - 24,9	-	-	-	1654
25 - 26,9	4	4,1 ± 0,7	1799 ± 380	2122
27 - 28,9	16	4,0 ± 0,4	2198 ± 177	2481
29 - 32,9	15	3,3 ± 0,5	2511 ± 239	2800
33 - 39,9	3	3,4 ± 0,7	3165 ± 378	2600
40 - 54,9	-	-	-	2300

ARAWOMO, 1983) et 342 à 3504 chez O. niloticus dans notre étude. Chez les tilapias pondéurs sur substrat, la fécondité absolue est généralement plus élevée : 1000 à 7061 oeufs chez T. zilli (DADZIE et WANGILA, 1980).

Comme chez toutes les espèces (KIPLING et FROST, 1969 ; PHILIPPART, 1977 ; DUNCAN et JONES, 1977 ; WOOTON, 1979), la fécondité absolue des O. niloticus de Tihange s'accroît avec la taille et le poids des femelles. Néanmoins, elle ne varie pas avec le cube de la longueur comme c'est le cas chez d'autres poissons (WOOTON, 1979) et notamment chez les tilapias pondéurs sur substrat (LOWE McCONNELL, 1975 ; DADZIE et WANGILA, 1980) ; les valeurs de l'"exposant longueur" observées chez les tilapias incubateurs buccaux sont de 1,891 (notre étude) et 2,017 (BABIKER et IBRAHIM, 1979) pour O. niloticus, de 2,167 pour O. leucostictus (SIDDIQUI, 1977) et de 2,360 pour S. galilaeus (BLAY, 1981).

- Taille à la première maturation

Les femelles issues du stock expérimental d'O. niloticus de Tihange arrivent à maturité beaucoup plus précocement en âge et en taille que celles du milieu naturel (fig. 7). Par exemple, dans le lac George en Uganda, la taille minimum de maturation était de 20 cm en 1958 (LOWE McCONNELL, 1958) et de 18 cm en 1971-72 (GWAHABA, 1973), alors qu'elle n'est que de 10,5 cm dans notre étude, ce qui est comparable à la taille minimum de maturation obtenue en aquarium (L = 9,0 cm) par BABIKER et IBRAHIM (1979).

En Afrique, la taille de maturation des "tilapias" varie selon que les poissons vivent dans de grands lacs (maturation tardive) ou dans des lagons et des étangs (maturation précoce) : 6 à 26 cm pour O. niloticus, 18 à 20 cm chez O. aureus, 27 cm pour O. andersonii, 12 à 14 cm pour O. mossambicus et 18 à 22 cm chez S. galilaeus (LOWE McCONNELL, 1982). O. esculentus est mûre à 20 cm en lacs et déjà à 10 cm en aquarium (CRIDLAND, 1962).

Selon LOWE McCONNELL (1982), plusieurs facteurs font diminuer la taille de maturation : la mauvaise condition relative, les dimensions réduites du milieu (confinement), la qualité et la quantité de nourriture et la pêche intensive (réaction démographique).

Les tilapias incubateurs buccaux qui vivent en milieu lacustre présentent généralement des traits démographiques K : faible fécondité par ponte, maturité tardive, forte compétition intraspécifique et par conséquent croissance rapide (LOWE-McCONNELL, 1982 ; NOAKES et BALON, 1982). Par contre, lorsque le milieu devient plus instable (plaines inondées, étangs ou bassins de pisciculture) et qu'il est livré à d'incessantes variations (température, niveau d'eau, nourriture, etc...), ces poissons passent de la stratégie K à la stratégie r : fécondité élevée (pontes plus fréquentes), maturité précoce, faible compétition intraspécifique et par conséquent croissance lente.

Ce phénomène qualifié à tort de nanisme et qui peut plutôt être comparé à de la néoténie (FRYER et ILES, 1972 ; RUWET et al., 1976 ; NOAKES et BALON, 1982) est purement phénotypique.

En effet, tout se passe comme si les tilapias incubateurs buccaux répondaient aux situations environnementales par des sauts dans l'ontogénèse (NOAKES et BALON, 1982) ; il ne s'agirait donc pas d'un processus d'inhibition de la croissance somatique mais plutôt d'une accélération de l'ontogénèse, en l'occurrence une maturation plus précoce.

La conclusion pratique est que pour obtenir des femelles *O. niloticus* à maturité retardée (et donc à croissance rapide), il faut augmenter la densité et la compétition et donc orienter ces poissons vers une stratégie K. Cette théorie se vérifie en étang où, lorsque la densité de peuplement est supérieure à 20 individus/m², on observe très peu de reproductions (BALARIN et HATTON, 1979), ainsi qu'en bassins où l'on constate une inhibition totale de la reproduction lorsque la densité de peuplement dépasse 125 ind./m² (notre étude).

1.3. Analyse des facteurs influençant le recrutement des alevins.

1.3.1. Matériel et méthodes

De nombreuses expériences de reproduction ont été réalisées, d'une part, en étangs de 150 à 200 m² ou en chenal de 10 m² (mai à octobre) et, d'autre part, en bassins de polyester de 4 m²/1m³ soumis à un éclairage artificiel (période hivernale).

Les températures moyennes de l'eau lors de ces différentes expériences sont comprises entre 25,2°C et 30,1°C pour les étangs et 22,2°C à 25,6°C pour les bassins, c'est-à-dire des températures toujours optimales (HUET et al., 1970, BARDACH et al., 1972 ; BALARIN et HATTON, 1979 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b). Lorsque les conditions l'exigent (novembre à mars), la photopériode est maintenue artificiellement au moyen d'un éclairage électrique (16 heures d'éclairage). La concentration en oxygène dissous est toujours comprise entre 5,0 et 7,5 ppm O₂.

En vue d'obtenir des reproductions synchronisées, les étangs et bassins sont mis en charge avec des géniteurs *O. niloticus* femelles se trouvant à un stade de maturation avancé (cf. structure de la papille génitale ; MIRES, 1982). Afin de limiter la fréquence des pontes, la vidange des étangs et bassins, ainsi que la récolte des géniteurs et des alevins produits, a lieu au maximum deux mois après la première reproduction. En effet, si la période minimale entre deux pontes peut atteindre 35 à 40 jours pour une faible proportion de la population (RUWET et al., 1976 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b), la moyenne se situe aux alentours de 90 jours, ce qui représente 3 à 4 pontes par an (YASHOUV, 1958 in MIRES, 1982). Dans les étangs, la récolte des alevins et des géniteurs s'effectue au moyen d'un filet à mailles de 5 mm. En bassin, une partie des alevins est récoltées continuellement au moyen d'une épuisette, le reste est recueilli à la vidange.

Dès la mise en étang ou bassin, les géniteurs reçoivent à volonté un aliment artificiel (Til, Trouvit) ; quand apparaissent les premiers alevins, un supplément de nourriture (Trouvit 000, 00) est distribué à la main 2 à 3 fois par jour.

La période de production d'alevins est définie comme étant le nombre de jours entre l'apparition des premiers alevins, augmenté de dix jours (temps nécessaire à l'incubation des oeufs et à la résorption de la vésicule vitelline ; HANON, 1975 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 b) et la vidange de l'étang. Le nombre de jours entre la mise en charge et la première ponte est obtenu en soustrayant de la durée totale de l'expérience la longueur de la période de production d'alevins.

Pour estimer le nombre de femelles ayant pondu lors d'une expérience (cf. LOVSHIN, 1982), on divise le nombre total d'alevins récoltés par le nombre théorique d'alevins produit par femelle (calculé d'après la relation fécondité - poids du corps, § 1.2.2.2.), en supposant que la survie des oeufs et des alevins est de 80 % (MELARD et PHILIPPART, 1981 b). Suivant les essais, le poids moyen des mâles a varié de 145 à 430 g et celui des femelles de 98 à 530 g. Le sex-ratio (\bar{Q} / \bar{O}') a été maintenu entre 2,1 et 10,0 femelle pour un mâle.

La densité des géniteurs (mâles + femelles) a varié entre 0,6 et 8,3 individus /m².

Les analyses statistiques de régression multiple et de corrélation partielle (Programmes GLM et STEPWISE du logiciel SAS ; HELWIG et COUNCIL, 1979) ont été réalisées à partir des données contenues dans le tableau 3.

1.3.2. Résultats

1.3.2.1. Production journalière d'alevins par unité de surface

La production d'alevins par m² et par jour varie entre 1,8 et 36,2 (tableau 3). La figure 11 montre l'effet positif significatif de l'accroissement de la densité de charge en géniteurs sur la production d'alevins ; mais, à partir d'une densité de 5 à 6 ind./m², la production tend à se stabiliser. La relation entre la densité de géniteurs et la production des alevins s'établit comme suit :

$$\text{ind/m}^2.\text{J} = 1,315 + 12,551 \log \text{ge./m}^2 \quad \begin{array}{l} n = 17 \\ R = 0,711^{**} \end{array} \quad (P < 0,01)$$

où ind/m².J : nombre d'alevins produits par m² et par jour
ge./m² : densité de population des géniteurs en individus \bar{O} et \bar{Q} par m²

Une analyse de régression multiple et de corrélation partielle (tableau 4) fait apparaître l'influence d'autres facteurs, notamment le sex-ratio (proportion de $\bar{Q}\bar{Q}$) et le poids des femelles qui exercent un effet négatif sur la production d'alevins, l'un statistiquement significatif ($P < 0,01$), l'autre pas, ainsi que la température qui a un effet positif non significatif.

Les coefficients standards de régression partiels (SNEDECOR et COCHRAN, 1967) indiquent l'importance relative de l'influence des différents facteurs et mettent en évidence l'effet prépondérant de la densité des géniteurs sur la production d'alevins par unité de surface.

Tableau 3 : Résultats des productions d'alevins obtenus pour différentes conditions d'élevage.

Surface	Température moyenne	Densité de peuplement des géniteurs	Poids corporel des femelles	Sexe ratio	Nombre d'alevins produits	Nombre d'alevins produits/kg de femelles	Proportion de femelles s'étant reproduites	Nombre de jours avant la première reproduction	Température moyenne pendant cette période
m ²	(° C)	(ind/m ²)	(g) ± IC 95 %	♀/♂	(ind/m ² .jour)		(%)	(jours)	(°C)
4	22,5	5,8	220 (± 5,9)	6,7	23,8	21,7	20,0	66	20,7
4	22,2	3,8	530 (± 10,2)	4,0	5,6	3,6	8,3	53	-
4	23,1	3,0	319 (± 7,1)	3,0	11,6	16,2	22,2	41	-
4	25,6	4,5	208 (± 5,9)	5,0	36,2	46,5	40,0	35	25,3
4	25,6	8,3	98 (± 4,1)	10,0	25,0	34,0	33,3	28	25,3
10	27,3	3,0	155 (± 7,1)	2,8	16,7	48,9	54,5	13	27,0
10	25,2	3,8	180 (± 4,9)	3,8	35,0	64,9	43,3	38	-
10	26,4	4,3	180 (± 5,1)	4,4	22,5	35,7	25,7	19	-
150	25,6	0,6	315 (± 6,2)	2,1	1,8	14,5	35,0	28	21,2
150	26,1	1,7	256 (± 6,0)	3,2	9,0	27,6	27,2	12	28,3
150	28,3	2,5	282 (± 5,9)	4,4	5,3	9,4	7,4	15	22,8
150	30,1	2,4	420 (± 8,9)	4,6	6,5	7,9	6,5	7	28,3
150	29,0	1,1	287 (± 6,1)	3,8	3,1	12,9	10,3	13	23,1
150	28,0	1,6	206 (± 5,7)	3,0	9,5	39,0	30,2	2	28,0
150	23,0	2,1	114 (± 3,9)	3,0	3,0	17,0	15,2	23	22,0
150	29,0	2,0	179 (± 4,2)	3,0	6,5	24,2	17,3	6	28,0
200	30,0	2,5	125 (± 6,1)	3,0	7,5	32,0	26,0	17	22,0

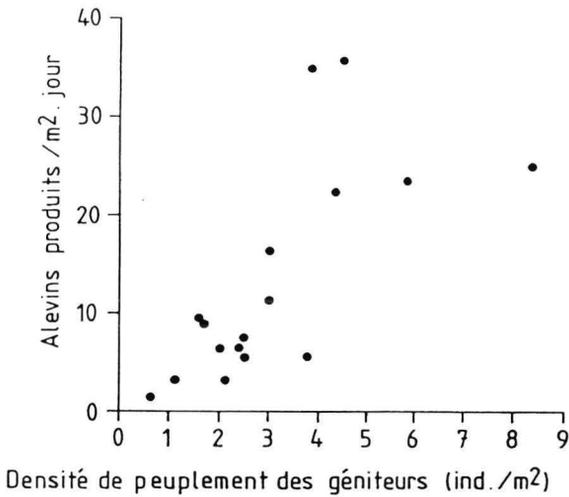


Fig. 11. : Influence de la densité de peuplement des géniteurs sur la production moyenne journalière d'alevins par unité de surface chez O. niloticus

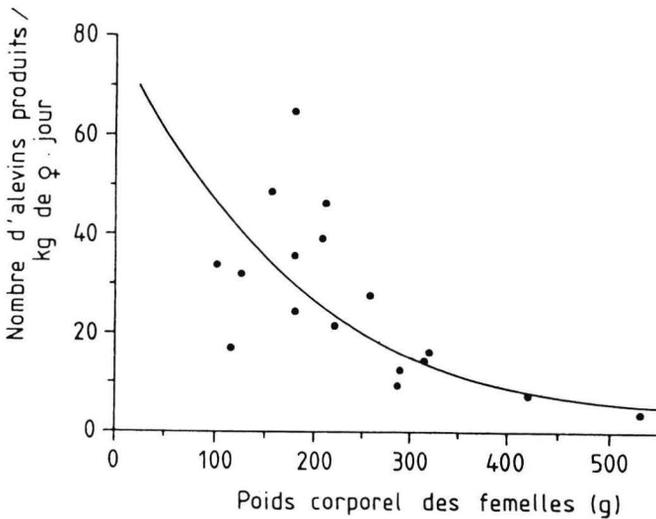


Fig. 12. : Influence du poids corporel des femelles sur la production journalière d'alevins par kg de femelle chez O. niloticus

Tableau 4 :

Coefficients de régression partiels et de corrélation simple et partielle pour la relation entre le logarithme du nombre d'alevins produits par m² par jour (log ind/m².J) et la densité de géniteurs ge./m²), le sex-ratio (SR : ♀ / ♂), la température moyenne de l'eau (T en °C) et le poids moyen des femelles (P en g).

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels
a : ordonnée à l'origine

Variabiles	Coefficients de régression partiels	Coefficients standards de régression partiels	Coefficients de corrélation simple	Coefficients de corrélation partielle
a	-0,3512			
ge./m ²	0,3487 (0,0887)**	1,97	0,73**	0,75**
SR	-0,2013 (0,0807)*	0,97	-0,51*	-0,58*
T	0,0427 (0,0291)	0,28	0,19	0,39
P	-0,0002 (0,0006)	0,06	-0,37	-0,11

Coefficient de détermination multiple : 0,720

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : F = 7,73** à 4 et 12 degrés de liberté

* : P < 0,05

** : P < 0,01

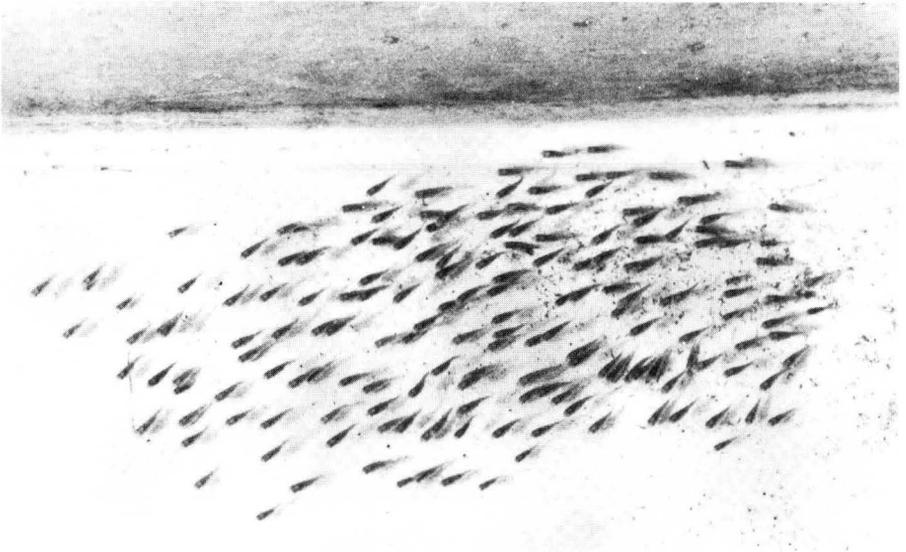


Photo 5. Alevins d'O. niloticus (âge : 1 semaine)

Tableau 5 : Effet de la densité de population sur la territorialité,
la reproduction et la croissance d'O. niloticus
(Température moyenne 27,7° C)

Densité (Nb.ind./m ²)	50	75	125	250	500	750
Poids corporel initial des mâles et femelles (g) ± IC 95 %	9,9 (+ 0,9)	9,6 (+ 0,9)	9,1 (+ 0,9)	9,6 (+ 0,9)	9,2 (+ 0,9)	9,4 (+ 0,9)
Poids corporel final des mâles (g)	83,2	83,8	83,2	80,2	68,3	62,7
Poids corporel final des femelles (g)	44,1	44,6	46,4	49,3	44,5	41,3
<u>Poids corporel des femelles</u>	0,53	0,53	0,56	0,61	0,65	0,66
Poids corporel des mâles						
Sexe ratio ♀ / ♂	1,04	1,03	1,12	1,02	1,10	1,11
% de mâles territoriaux	7,8	3,2	3,4	0,3	0,1	0,0
Nombre d'alevins produits/m ² .jours	4,0	3,4	2,0	0,0	0,0	0,0

Tableau 6 :

Coefficients de régression partiels et de corrélation simple et partielle pour la relation entre le logarithme du nombre d'alevins produits par kg de femelle par jour ($\log \text{ ind/Kg.J}$) et le poids moyen des femelles (P en g), la densité de géniteurs (ge./m^2), le sex-ratio ($\text{SR} : \bar{0} / \bar{0}'$) et la température moyenne de l'eau ($T : ^\circ\text{C}$).

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels
a : ordonnée à l'origine.

Variables	Coefficients de régression partiels	Coefficients standards de régression partiels	Coefficients de corrélation simple	Coefficients de corrélation partielle
a	1,3170			
P	-0,0021 (0,0005) **	0,93	0,82**	-0,79**
ge./m ²	0,1273 (0,0712)	0,74	0,24	0,46 (1)
SR	-0,1202 (0,0647)	0,68	0,07	-0,47 (1)
T	0,0235 (0,0234)	0,19	0,13	0,28

Coefficient de détermination multiple : 0,746

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : $F = 8,80^{**}$ à 4 et 12 degrés de liberté

* : $P < 0,05$

** : $P < 0,01$

(1) : $P < 0,09$



Photo 6. Alevins d'O. niloticus (âge : 2 mois)

Le modèle descriptif obtenu par régression linéaire multiple (tableau 4) permet d'expliquer 72 % de la variance de la production journalière d'alevins par unité de surface. Cependant, ce modèle n'est plus applicable lorsqu'on atteint une densité de géniteurs élevée (10 à 15 ind./m²), car à ce moment, celle-ci commence à produire un effet négatif sur le recrutement d'alevins. Cette tendance est confirmée par les résultats d'expériences d'élevage à forte densité, réalisées avec des populations d'*O. niloticus* sexes mélangés (sex-ratio $\bar{O} / \bar{O} = + 1$; tableau 5). Lors de ces essais, des reproductions ont lieu jusqu'à une densité de 125 individus/m², mais la quantité d'alevins produites est faible (200 à 250 alevins par bassins de 4 m² pendant une période de 30 jours, soit l'équivalent de 2 alevins/m². jours. A partir d'une densité de 250 individus/m², plus aucune reproduction n'est observée.

1.3.2.2. Production journalière d'alevins par kg de femelle

De manière à standardiser la production individuelle d'alevins, nous l'avons exprimée par unité de poids (kg) de femelle et par jour. Cette production fluctue au cours des expériences entre 3,6 et 64,9 alevins par kg de femelle et par jour (tableau 3). La figure 12 montre que le poids moyen des femelles a un effet négatif sur la production d'alevins :

$$\log \text{ ind/kg.J} = 1,9 - 0,024.P \quad n = 17$$

$$r = -0,820^{**} \quad (p < 0,01)$$

où

ind/kg.J : nombre d'alevins produits par kg de femelle par jour
 : poids des femelles en g

L'analyse de régression multiple et de corrélation partielle (tableau 6) appliquée aux résultats des expériences, met en plus en évidence l'effet positif de la densité des géniteurs et l'effet négatif du sex-ratio sur la production d'alevins ; les effets de ces deux paramètres sont cependant à la limite de la signification statistique. La température n'a pas d'influence significative.

L'action majeure, par rapport aux autres paramètres, du poids des femelles sur la production d'alevins apparaît lorsqu'on analyse la valeur des différents coefficients standards de régression partiels. Le modèle présenté dans le tableau 6 explique 75 % de la variance de la production journalière d'alevins par kg de femelle.

1.3.2.3. Proportion de femelles ayant pondu

La proportion estimée des femelles s'étant reproduites a fluctué entre 6,5 % et 54,5 % (tableau 3) ; comme le montre la figure 13, cette proportion est influencée négativement par le poids des femelles :

$$\log \% f = 1,69 - 0,0015 P \quad n = 17$$

$$r = -0,620^{**} \quad (P < 0,01)$$

où % f : proportion de femelles s'étant reproduites en %
 P : poids des femelles en g.

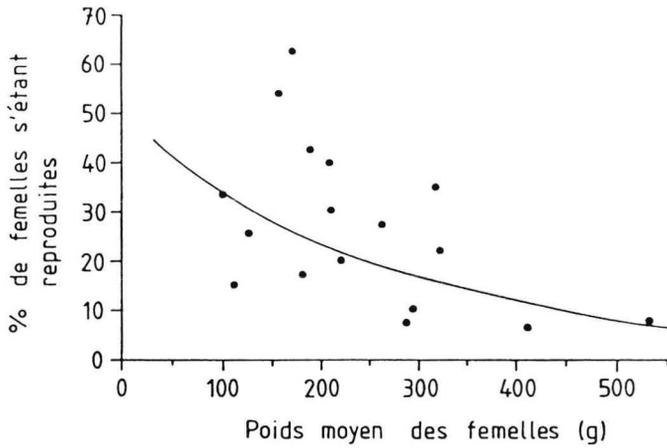


Fig. 13. : Influence du poids moyen des femelles sur la proportion de femelles s'étant reproduites chez O. niloticus

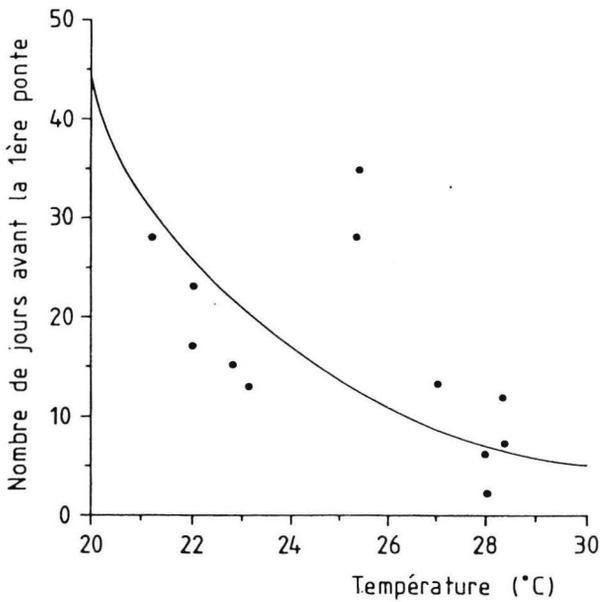


Fig. 14. : Effet de la température de l'eau sur la durée de la période avant l'observation de la première ponte chez O. niloticus

Tableau 7 :

Coefficients de régression partiels et de corrélation simple et partielle pour la relation entre le logarithme de la proportion de femelles s'étant reproduites ($\log \% f$) et le logarithme du sex-ratio ($\log SR : \frac{\text{♀}}{\text{♂}}$), la densité de géniteurs (ge./m^2), le poids moyen des femelles (P en g) et la température moyenne de l'eau (T en °C).

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels
a : ordonnée à l'origine.

Variabiles	Coefficients de régression partiels	Coefficients standards de régression partiels	Coefficients de corrélation simple	Coefficients de corrélation partielle
a	2,0827			
log SR	-2,0428 (0,7293)*	1,17	-0,12	-0,63*
ge./m ²	0,1709 (0,0701)*	1,15	0,22	0,58*
P	-0,0011 (0,0005)*	0,44	-0,62**	-0,53*
T	0,0058 (0,0238)	0,05	-0,14	0,07

Coefficient de détermination multiple : 0,662

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : $F = 5,88^{**}$ à 4 et 12 degrés de liberté

* : $P < 0,05$

** : $P < 0,01$

Tableau 8 :

Coefficients de régression partiels et de corrélation simple et partielle pour la relation entre le logarithme du nombre de jours observés avant la première ponte ($\log J$) et le logarithme de la température moyenne de l'eau avant la première ponte ($\log TP$), la densité de géniteurs ($ge./m^2$), le sex -ratio ($SR : \frac{\sigma}{\sigma}$) et le poids moyen des femelles (P en g).

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels.
a : ordonnée à l'origine.

Variabiles	Coefficients de régression partiels	Coefficients standards de régression partiels	Coefficients de corrélation simple	Coefficients de corrélation partielle
a	8,0534			
$\log TP$	-5,2412 (1,2395)**	1,70	-0,70**	-0,83**
$ge./m^2$	0,2558 (0,1132)	1,24	0,51	0,62 ⁽¹⁾
SR	-0,1547 (0,1040)	0,75	0,43	-0,47
P	0,0014 (0,0010)	0,41	-0,18	0,45

Coefficient de détermination multiple : 0,784

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : $F = 7,26^{**}$ à 4 et 8 degrés de liberté.

* : $P < 0,05$

** : $P < 0,01$

(1) $P < 0,06$

L'analyse de régression multiple et de corrélation partielle (tableau 7) fait en plus apparaître un effet négatif du sex-ratio ($P < 0,05$) et un effet positif de la densité des géniteurs ($P < 0,05$). La température n'a pas d'effet significatif.

La proportion de femelles s'étant reproduites peut être évaluée au moyen du modèle présenté dans le tableau 7 qui explique 66 % de sa variance.

1.3.2.4. Durée de la période avant l'observation de la première ponte

Le nombre de jours nécessaires avant que la première ponte n'ait lieu varie de 2 à 66 jours (tableau 3). La durée de cette période de latence dépend principalement de la température moyenne de l'eau (fig. 14) comme l'indique la relation :

$$J = 301,4 \cdot 10^6 \cdot TP^{-5,25} \quad \begin{array}{l} n = 12 \\ r = -0,700^{**} \quad (P < 0,01) \end{array}$$

où J : nombre de jours observés avant la première ponte
TP : température moyenne de l'eau pendant cette période (°C)

L'analyse multivariée (tableau 8) révèle que la densité des géniteurs a un effet positif (à la limite de la signification statistique) sur la durée de la période de préreproduction ; les paramètres sex-ratio et poids moyen n'ont pas d'effet significatif. La valeur des coefficients de régression partiels confirme l'influence primordial de la température de l'eau sur la durée de la période nécessaire avant le déclenchement de la première reproduction.

Le modèle de régression multiple qui fait intervenir les quatre variables explicatives citées plus haut explique 78 % de la durée de la période de préreproduction.

1.3.3. Discussion

- Comparaison des résultats de reproduction obtenus avec différents systèmes d'alevinage

Le tableau 9 reprend les résultats de notre étude ainsi que quelques données récentes de la littérature concernant le rendement de la production d'alevins d'*O. niloticus*. Cette comparaison démontre que, quel que soit le système d'alevinage - étang, bassin ou cage -, les meilleurs rendements sont obtenus avec les densités de géniteurs les plus élevées et les femelles de petite taille. Ces résultats confirment donc les tendances observées lors de notre étude.

- Effet de la densité de peuplement des géniteurs

La corrélation positive entre la densité de géniteurs et le nombre d'alevins produits par m² par jour et par kg de femelle par jour, peut s'expliquer par le simple accroissement du nombre de géniteurs par unité de surface. Toutefois, à partir d'une certaine densité (5 à 6 ind./m²), la production d'alevins se stabilise puis commence à diminuer pour être totalement inhibée au-delà de 200 ind./m². Un

Tableau 9 : Production d'alevins d'*O. niloticus* selon différentes méthodes.

Système d'élevage	Surface (m ²)	Densité de géniteurs (ind/m ²)	Poids moyen des femelles (g)	Sex-ratio ♀ / ♂	Nombre d'alevins produits /m ² .mois	Auteurs
Etang en terre	600,0	0,5	700	5 : 1	4,2	Campbell, 1978b
Etang en terre	4500,0	0,1 - 0,3	250	3 : 1	15,6 - 22,9	Broussard et al, 1983
Etang en terre	150,0	0,6 - 4,3	155 - 420	2:1 - 4,6:1	54,0 - 1050,0	Notre étude
Etang en terre	10,0					
Etang en beton	55,0	4,4 - 6,5	200 - 400	5 : 1	690,0 - 1380,0	Campbell, 1978a
Bassin en polyester	4,0	3,0 - 8,3	98 - 530	3:1 -10:1	168,0 - 1086,0	Notre étude
Happas ⁽¹⁾	3,3	3,0 -10,0	46 - 185	2:1 - 3:1	560,0 - 2179,0	Hughes et Behrends, 1983
Cage	1,5	5,3 - 8,0	90 - 135	3:1 - 5:1	940,0 - 950,0	Guerrero, in Coche, 1982
Cage	48,0	4,0	50 - 103	3 : 1	87,4 - 226,7	Guerrero et Garcia, 1983
	48,0	4,0	207 - 224	3:1 - 5:1	38,3 - 64,8	

(1) La production est très élevée dans ce cas, car la récolte des alevins, des larves et des oeufs fécondés est fréquente (tous les 10 à 18 jours).

effet inhibiteur des fortes densités sur la reproduction des Oreochromis avait déjà été mis en évidence par plusieurs auteurs. Testant des densités de peuplement de géniteurs O. niloticus de 3 à 10 ind./m², HUGHES et BEHREND (1983) constatent que les meilleurs rendements sont obtenus pour une densité de 5 ind./m². SILVERA (in HUGHES et BEHREND, 1983) observe une diminution de la production d'alevins d'O. niloticus quand la densité des géniteurs dépasse 8 ind./m². ALLISON et al (1976) n'observent pratiquement plus de reproduction chez O. aureus à une densité supérieure à 20 ind./m². D'autres auteurs constatent une inhibition presque totale de la reproduction de diverses espèces du genre Oreochromis élevées à forte densité en cage (PAGAN, 1969, 1975 ; COCHE, 1977, 1979, 1982 ; GUERRERO, 1980). Des constatations analogues ont été faites dans d'autres familles, par exemple chez Gasterosteus aculeatus (WOOTTON, 1982), Poecilia reticulata (WARREN, 1973 ; DAHLGREN, 1979) et Esox lucius (KIPLING et FROST, 1969).

L'effet positif de l'accroissement de la densité des géniteurs sur la proportion de femelles ayant pondu et sur la quantité d'alevins produits par kg de femelle, peut s'expliquer par le fait que la dispersion moins importante des poissons augmente la fréquence des contacts entre les géniteurs mâles et femelles. En confirmation de cette hypothèse, il faut rappeler que plusieurs auteurs (ARONSON, 1951, POLDER, 1971 ; MARSHALL, 1972, CHIEN, 1973 ; CRAPON DE CRAPONA, 1980) ont montré que la fréquence de reproduction chez les Cichlidae augmentait avec l'accroissement de facteurs tels que les stimuli visuels, les contacts latéraux, la production de sons et la communication chimique (phéromones). Chez la plupart des espèces d'Oreochromis, les femelles sont capables de pondre même quand elles sont isolées, mais la fréquence de ponte est plus faible et la première maturation est plus tardive qu'en situation normale de présence des mâles (ARONSON, 1945 ; MARSHALL, 1972 ; SILVERMAN, 1978 a et b). LILEY (1982) a mis en évidence l'effet primordial sur le comportement sexuel des mâles O. mossambicus, de l'"odeur" de la femelle ovulée. ROTHBARD (1979) a constaté que l'activité sexuelle des mâles de différentes espèces d'Oreochromis s'accroît quand la densité de population des femelles augmente. SILVERMAN (1978 a) a observé une augmentation de l'activité sexuelle des mâles O. mossambicus lorsque ceux-ci sont mis en présence directe des femelles plutôt qu'en simple contact visuel.

On ne peut attribuer uniquement au cannibalisme la faible quantité d'alevins produite lorsque la densité de peuplement des géniteurs s'accroît au-delà de 10 à 20 ind./m². On constate en effet (voir tableau 5) que les femelles ont une croissance relative (calculée par rapport à celle des mâles de manière à éliminer l'effet négatif du stress des hautes densités sur la croissance) plus élevée à forte densité qu'à faible densité. Il s'agirait donc bien d'un phénomène d'inhibition de la reproduction, puisque l'énergie normalement utilisée pour former des oeufs est dans ce cas détournée vers la croissance somatique. En effet, lorsque le stress social lié à la densité de population excessive devient très important, on constate chez les poissons une atrophie folliculaire et une inhibition de la reproduction (WOOTTON, 1979).

SWINGLE (1956, 1960) et PAGAN (1969) suggèrent chez diverses espèces d'Oreochromis l'existence de "facteurs répressifs" qui provoquent une altération du comportement sexuel. Chez O. mossambicus, on a décelé dans le mucus de la peau la présence d'une substance

provoquant une réponse auto-allergique (HENDERSON - ARZAPALO et al., 1980) ; des substances similaires sont signalées chez Poecilia reticulata (ROSE, 1959), Salmo trutta (BROWN, 1946), Carassius auratus, Cyprinus carpio et Megastomatobus cyprinella (SWINGLE, 1956).

L'effet inhibiteur des fortes densités de populations sur le taux de reproduction s'exerce aussi chez les mâles O. niloticus (tableau 5). En effet, la proportion de mâles territoriaux (estimée d'après le nombre de "nids" (RUWET et al., 1976) relevé dans le fond des étangs ou bassins d'élevage - surface nettoyée - à l'issue des expériences) et donc sexuellement actifs, diminue progressivement quand la densité augmente et devient nulle au-delà de 250 individus/m². Il peut s'agir d'un phénomène résultant de l'inhibition des femelles. Mais la régression de la territorialité a peut-être aussi un effet réducteur "entraînant" sur le taux de reproduction des femelles. En effet, en situation de haute densité et de non-territorialité, la pression de reproduction des mâles envers les femelles diminue fortement. L'effet inverse, c'est-à-dire une diminution de l'activité sexuelle des mâles causée par une régression de celle des femelles, est finalement peu probable, car on observe presque autant de mâles territoriaux en l'absence ou en la présence des femelles. Ce phénomène de ralentissement de l'activité territoriale des mâles avec l'accroissement de la densité a aussi été constaté chez Gasterosteus aculeatus (WOOTTON, 1982).

L'ensemble de ces résultats est en accord avec la théorie de NOAKES et BALON (1982) qui prévoit que les Oreochromis spp élevés en étang à une faible densité (maximum 5 ind./m²) et nourrit à satiété - situation pouvant être considérée comme l'équivalent écologique de la colonisation d'un nouveau lagon (BALARIN et HATTON, 1979) - adoptent la stratégie r, ce qui implique une fécondité accrue, une maturité précoce, une fréquence de reproduction élevée et donc une croissance lente des femelles. En revanche, si la densité de population augmente au-delà de 100 à 150 ind./m², la compétition intraspécifique s'accroît et l'on retourne à la stratégie K (maturation retardée et faible fécondité) qui est celle la plus couramment adoptée par les incubateurs buccaux dans les milieux naturels (LOWE McCONNELL, 1982).

La facilité de passage de l'une à l'autre forme de stratégie démographique est un facteur qui contribue à la grande radiation adaptative des Cichlidae.

Effet du poids des femelles

L'action négative exercée par l'augmentation du poids moyen des femelles sur le nombre d'alevins produit par kg de femelle et sur la proportion de femelles s'étant reproduites a une triple origine :

- i) la diminution de la fécondité relative avec l'accroissement du poids (BABIKER et IBRAHIM, 1979 ; § 1.2.2.2.) ;
- ii) le fait que la fréquence de ponte des gros géniteurs est moins élevée que celle des petits (LOWE McCONNELL, 1955 ; MIREs, 1982 ; GUERRERO et GARCIA, 1983 ; SIRAJ et al., 1983) ;
- iii) et enfin, le fait que les mâles se reproduisent moins souvent avec les grosses femelles plus agressives que les petites (MELARD et PHILIPPART, 1981 b).

Effet du sex ratio

L'effet négatif de l'accroissement du sex-ratio (Q / σ) sur la production journalière d'alevins et par kg de femelle, ainsi que sur la proportion de femelles s'étant reproduites trouve son origine dans la diminution du nombre de contacts entre les mâles territoriaux et les femelles. Quand la proportion des femelles augmente, il y a de moins en moins de chance que toutes les femelles entrent en contact avec un mâle territorial au moment où elles sont prêtes à pondre (MIREs, 1982) ; de plus, la pression de reproduction globale des mâles envers les femelles devient moins importante. En effet, si toutes les femelles avaient accès à la "capacité fertilisante" des mâles, l'augmentation du sex ratio produirait un accroissement de la capacité reproductive de la population (WOOTTON, 1982), ce qui n'a pas lieu dans la réalité.

Des observations similaires ont été réalisées par HUGHES, et BEHRENDs (1983) chez O. niloticus, où le sex-ratio de 2.1. (Q / σ) donne de meilleurs rendements que 3.1. Lors de l'hybridation de O. niloticus et O. aureus, MIREs (1982) montre que la meilleure production d'alevins est obtenue avec un sexe ratio de 1.1. ; des résultats comparables sont obtenus lors de l'hybridation de O. niloticus et O. hornorum (LOVSHIN, 1982). Par contre, GUERRERO et GARCIA (1983) n'observent pas d'effet significatifs du sex ratio sur la production d'alevins par O. niloticus.

Effet de la température

La température de l'eau a un effet positif peu significatif sur la production d'alevins et sur la proportion de femelles s'étant reproduites parce que les variations de température en cours d'expérience ont été peu importantes (22,2°C à 30,1°C) et se sont toujours situées au-delà de la valeur "seuil" de reproduction à 20-22°C (HUET, et al., 1970 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b ; CHERVINSKI, 1982 ; PHILIPPART et RUWET, 1982). En outre, la température n'affecte pas la fécondité par ponte mais bien la durée des interpontes par inhibition ou ralentissement de la vitellogénèse (JALABERT et al., 1972 ; WOOTTON, 1982 ; BEHRENDs et SMITHERMAN, 1983). Cette observation est confirmée par le fait que la durée de la période nécessaire pour obtenir la première ponte est inversement proportionnelle à la température moyenne de l'eau, une augmentation de celle-ci ayant pour effet d'accroître la vitellogénèse.

On pourrait aussi suspecter que la température de l'eau affecte la durée de la période de préreproduction de manière indirecte, par exemple, en augmentant ou en diminuant la "pression de reproduction" des mâles et en accélérant ou ralentissant la vitesse de synchronisation entre ceux-ci et les femelles.

Autres facteurs

Quelques autres facteurs sont susceptibles d'influencer la reproduction et le recrutement d'alevins d'O. niloticus. Examinons les brièvement.

i) les facteurs individuels : les femelles "dominantes" se reproduisent plus que d'autres (MIRES, 1973 ; ROTHBARD, 1979) ; chez *O. niloticus*, des femelles maintenues dans les mêmes conditions ont des fréquences de ponte individuelles très différentes (RUWET et al., 1976 ; MIRÉS, 1977, 1982). De plus, chez les *O. niloticus* de tailles identiques, on constate une grande variabilité individuelle de la fécondité (20 à 30 %) qui pourrait être d'origine génétique (BABIKER et IBRAHIM, 1979 ; § 1.2.2.2.).

Une partie de la variation de la production d'alevins provient sans doute du fait que certains groupes de géniteurs comptent plus de femelles très fécondes que d'autres groupes qui comprennent une proportion importante de femelles dont l'intervalle de ponte est plus grand. Dans ce cas, certaines femelles n'ont pas la possibilité de se reproduire endéans la courte période (+ 2 mois) d'alevinage en étang.

Enfin, au cours de reproductions successives, on a constaté chez *O. niloticus* une augmentation de la production d'alevins parallèlement à l'accroissement de la taille de l'ovaire (HUGHES et BEHREND, 1983 ; SIRAJ et al., 1983).

ii) Les conditions d'alimentation peuvent influencer la production d'oeufs et d'alevins : chez *O. mossambicus*, les femelles pondent plus fréquemment et produisent plus d'oeufs quand elles sont sous-nourries (MIRONOVA, 1977). Il faut noter que dans notre étude l'alimentation a toujours été maintenue à un niveau optimal.

iii) Les facteurs physico-chimiques : le fait d'augmenter le renouvellement de l'eau et l'évacuation des déchets nocifs (ammoniac, nitrites, ...) dans les étangs ou bassins a un effet favorable sur la reproduction des *Oreochromis* (MIRÉS, 1982). Dans notre étude, le taux de renouvellement d'eau était élevé (minimum une fois par jour).

La reproduction des *Oreochromis* n'est inhibée que par de très hautes salinités : plus de 30 ‰ chez *O. niloticus* (GUERRERO, 1982) et plus de 37 ‰ chez *O. aureus* (CHERVINSKI, 1966). De telles conditions n'existent évidemment pas dans l'eau de la Meuse.

La lumière n'affecte pas la fécondité des poissons mais la fréquence de leurs pontes (WOOTTON, 1979). En Afrique, la photopériode est toujours favorable à la reproduction des *Oreochromis*, mais la fréquence de leurs pontes est maximale lorsque la photopériode l'est aussi (JALABERT et al., 1972). En outre, la lumière peut accélérer la maturité sexuelle (CHIMITS, 1955 in GUERRERO, 1982 ; LOWE-McCONNELL, 1958 ; CRIDLAND, 1962). Dans notre étude, la photopériode estivale était toujours favorable à la reproduction d'*O. niloticus* ; en hiver, des photopériodes de 16 h L étaient maintenues artificiellement.

Signalons enfin qu'en région tropicale, la saison des pluies ou la saison chaude influencent la reproduction (LOWE-McCONNELL, 1958 ; MARSHALL, 1979 ; PHILIPPART et RUWET, 1982).

1.4. Conclusions

Ce chapitre nous a donc permis de mettre en évidence et de préciser chez *O. niloticus*, au moyen d'une analyse statistique détaillée, l'action de diverses variables comme la densité de peuplement, le sex-ratio, le poids du corps, sur le recrutement des alevins. Dans le chapitre suivant, en observant la croissance de ces alevins, puis des poissons adultes dans des conditions expérimentales variées, nous tenterons d'établir des relations générales mais aussi précises, entre la croissance et divers facteurs biotiques et environnementaux.

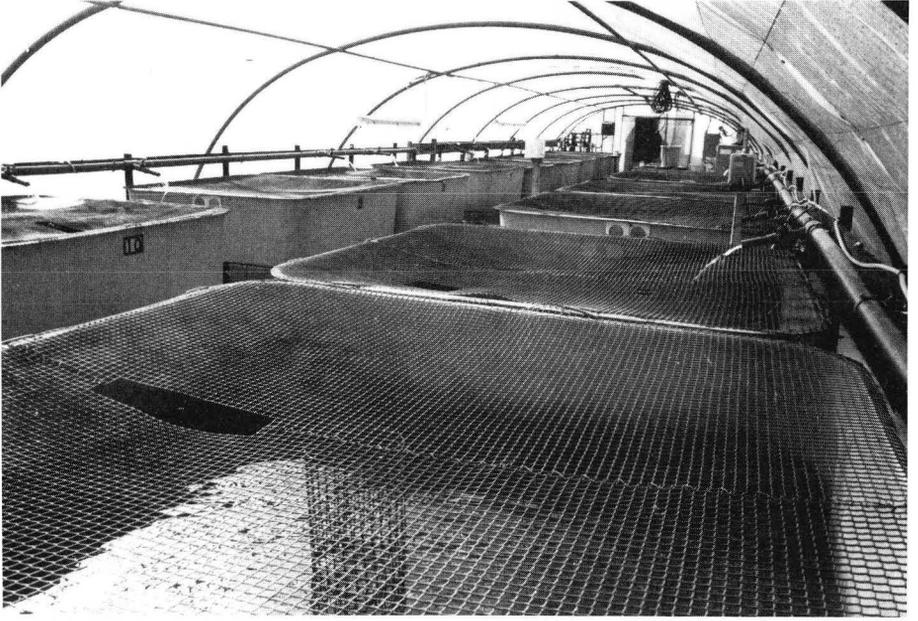


Photo 7. Vue sur les bassins expérimentaux



Photo 8. Vue sur un bassin d'élevage à forte densité de peuplement

CHAPITRE II

Croissance

2.1. Introduction

Selon LOWE-McCONNELL (1958), la taille de maturation ainsi que la taille maximale atteinte par différentes espèces d'Oreochromis en milieu naturel sont plus faibles dans les petites étendues d'eau que dans les grands lacs. En outre, la taille des femelles et des mâles est similaire dans les lacs, alors que dans les petites surfaces, la croissance des mâles est supérieure à celle des femelles.

Chez une même espèce, on peut donc observer des variations de croissance considérables d'un milieu à l'autre : les différences environnementales ont donc un effet plus important que les différences génétiques sur l'âge de maturation ainsi que sur la taille maximale. La grande plasticité de la croissance des Oreochromis spp en milieu naturel témoigne de leur forte dépendance à l'égard des conditions environnementales et sociales. Ces constatations impliquent qu'il est important d'orienter les recherches sur les facteurs environnementaux et comportementaux influençant la croissance (LOWE-McCONNELL, 1982).

De nombreuses études ont montré l'effet de la composition de l'aliment sur la croissance de diverses espèces d'Oreochromis (MELARD et PHILIPPART, 1981 b ; BOWEN, 1982 ; JAUNCEY et ROSS, 1982 ; OBERST, WILLOCK et ROSENTHAL, 1983). L'influence de la densité de peuplement sur la croissance a aussi été mise en évidence chez différentes espèces d'Oreochromis (COCHE, 1976 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b ; GAIGHER, 1983 ; SIN et CHIU, 1983). Quelques auteurs ont fait apparaître l'influence du sexe sur la croissance (MICHA, 1973 ; MELARD, PHILIPPART et RUWET, 1979).

Par contre, il existe chez O. niloticus peu ou pas de résultats précis concernant l'effet sur la croissance de paramètres tels que la température, la teneur en oxygène dissous, l'importance quantitative de la ration alimentaire, la fréquence de nourrissage. C'est pourquoi nous avons entrepris une série d'expériences en milieu contrôlé (bassins), visant à déterminer l'effet précis de ces différents facteurs en plus de la densité du peuplement, du sexe et de la nature de l'alimentation. Pour évaluer l'importance relative de ces différents paramètres et pour faire apparaître l'effet sur la croissance de facteurs plus subtils tels que la luminosité et la teneur en matières en suspension de l'eau, nous avons réalisé un traitement statistique global (régression linéaire multiple) des informations obtenues lors de ces expériences, ainsi que au cours d'essais de croissance-production à grande échelle en cages flottantes, bassins ou étangs.

2.2. Matériel et méthodes

Les poissons utilisés dans ces expériences de croissance sont issus du stock d'*O. niloticus* de la station expérimentale de pisciculture en eau chaude industrielle de Tihange (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b).

Les divers essais ont été réalisés principalement dans des bassins de 4 m²/1m³ pourvus d'une alimentation continue en eau mais aussi dans des cages flottantes de 1m²/0,5 m³ et des étangs en terre de 150 m²/200 m³.

Le contrôle des poissons est effectué à intervalles de 15 ou 30 jours selon les expériences. Le poids moyen est évalué par pesée globale (bascule P.M. 30 kg). Un échantillon de 60 à 120 individus sont mesurés au mm près (longueur à la fourche) et pesés (Triple Beam balance Ohaus) individuellement.

La croissance en poids est exprimée en g/j par individu (g/j.ind.) ou par le coefficient instantané de croissance pondérale au moyen de la relation suivante :

$$G_p (\%/j) = \left(\frac{\ln \text{ poids moyen final (g)} - \ln \text{ poids moyen initial (g)}}{\text{temps en jours}} \right) \times 100$$

Le poids moyen intermédiaire des poissons lors d'une expérience correspond à la moyenne arithmétique entre le poids moyen final et le poids moyen initial : en effet, puisque la ration de nourriture journalière distribuée au cours d'une expérience est constante, on peut considérer que la croissance absolue (en g/j.ind.) l'est aussi (STAPLES et NOMURA, 1976).

- Alimentation

Dans la plupart des expériences, les poissons ont été nourris avec des aliments (farines et granulés) pour truites (45 à 49 % de protéines brutes totales). Différents aliments pour carpe ainsi qu'un aliment spécialement conçu pour les tilapias (Til) furent également testés lors d'expériences de nutrition (Tableau 10).

Les distributeurs automatiques de nourriture électriques (EWOS 505) utilisés lors de la plupart des expériences permettent de régler la fréquence journalière et la durée de chaque nourrissage ainsi que la quantité d'aliment distribué.

Pour certaines expériences, la ration alimentaire journalière est administrée manuellement en 5 fois entre 8 h 30 et 17 h 00.

Enfin, lors de quelques essais de croissance-production à grande échelle et de nutrition, nous avons utilisé les distributeurs à pendule ("Demand feeders") : les poissons sont conditionnés à se nourrir eux-mêmes, l'aliment tombant dans l'eau dès qu'un individu heurte le pendule de l'appareil.

Tableau 10.- Composition des aliments utilisés (Produits TROUW S.A.)

		T000	T00	T0	T1M	T1G	T2	T3	TIL	K30 I	K30 II	K30 IIA
Protéines brutes	%	50,0	48,0	46,0	45,0	30,0	30,0	30,0	29,0			
Matières grasses	%	8,5	7,5	7,0	7,0	10,0	6,5	6,5	9,7			
Sucres + amidon	%	10,0	13,0	13,0	14,0	20,0	28,0	20,0	27,0			
Autres extraits non azotés	%	7,5	8,5	11,0	11,0	16,5	11,5	15,0	6,8			
Cellulose	%	2,0	3,0	3,0	3,0	3,5	4,0	5,5	5,3			
Cendre	%	11,0	10,0	10,0	10,0	9,0	9,0	11,0	10,6			
Humidité	%	11,0	10,0	10,0	10,0	11,0	11,0	12,0	11,6			
Energie brute	cal/g	4241	4204	4151	4137	4057	3861	3677	3864			

L'importance de la ration alimentaire journalière a été établie en utilisant le schéma de nourrissage suivant valable pour une température de 26-31°C (MELARD et PHILIPPART 1981 a et b) :

Poids des poissons (g)	Ration journalière (% du poids corporel)
0,1 - 5	30 - 20
5 - 20	14 - 12
20 - 40	7 - 6,5
40 - 100	6 - 4,5
100 - 200	4 - 2
200 - 300	1,8 - 1,5
300 - 400	1,3 - 1,1

- Conditions physico-chimiques

La température moyenne de l'eau est déterminée au moyen d'enregistrements continus (Thermographe Richard-Pekly T.V.). Au cours de l'année, la température de l'eau fluctue progressivement en fonction du régime thermique naturel de la Meuse (voir 1re partie § 2.1.) ; lors de ces essais, la température moyenne de l'eau a fluctué entre 19,0 et 31,6°C. D'autre part, lors de certaines expériences, nous avons réglé la température de l'eau des bassins en mélangeant eau chaude et eau froide.

De manière à éviter les variations entre les expériences menées en parallèle (effet de la densité, l'alimentation, ...), la teneur en oxygène (mesurée au moyen d'un oxythermomètre Ponsel) ainsi que la température ont été maintenues identiques par ajustement du débit d'eau (taux de renouvellement), lorsqu'il ne s'agissait pas de mesurer l'effet de ces deux paramètres.

Pour évaluer l'impact de la teneur en oxygène dissous sur la croissance, nous avons, toutes autres conditions égales, fait varier le débit d'eau (et donc le taux de renouvellement de l'eau) d'un bassin à l'autre.

La luminosité, dont la fluctuation était naturelle, a été mesurée au moyen d'un solarimètre (solarimètre CM 6 et intégrateur électronique CC-I de Kipp & Zonen) et exprimée en joules/cm².jour. La teneur en matière en suspension de l'eau exprimée en mg/l a été établie avec un spectrophotomètre DR EL 2 Hach.

- Sexage

Jusqu'au poids de 25-30 g, les essais sont réalisés sur des populations ♂ et ♀ (sex-ratio + 1) ; ensuite, à cause du dimorphisme sexuel de la croissance (MICHA, 1973 ; MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b), nous avons dû séparer les sexes (structure de la papille génitale) et effectuer les expériences sur des populations mâles (principalement) ou femelles.

- Densité

La densité de peuplement était en moyenne de l'ordre de grandeur de 250 à 350 individus/m³ pour les expériences sur l'effet de la température de l'oxygène dissous, de l'alimentation, etc... Toutefois, lors d'essais visant à déterminer l'effet de la densité, celle-ci a fluctué entre 100 et 3000 individus/m³. Concernant les expériences plus générales de croissance-production, la densité a varié de 0,1 à 30.560 ind./m³.

Pour la détection de phéromones (1) (voir HENDERSON - ARZAPALO et al., 1980), nous avons prélevé de l'eau (30 l) dans des bassins d'élevage à forte densité de peuplement dont les poissons étaient à jeun depuis 48 heures. Les échantillons ont été filtrés (filtre à bactéries) de manière à retenir les particules de taille supérieure à 0,8 µm et ensuite concentrés par lyophilisation. Ces concentrats ont été remis en solution tampon phosphate (pH 7,2) et ensuite appliqués sur une colonne de GEL-SEPHACRYL S200. L'absorbance des éluants a été mesurée à 280 nm.

- Traitements statistiques et méthodes de calcul

Au départ des expériences, les poissons de même âge sont calibrés (3 à 4 cm de variation pour des poissons de taille moyenne) de manière à obtenir une bonne homogénéité des lots expérimentaux (fig. 15).

Suite aux faibles différences de croissance enregistrées lors d'expériences doublées avec des poissons placés dans des conditions similaires, nous avons décidé, pour un certain nombre d'essais, de ne plus doubler les expériences. Cette absence de différence entre lots dédoublés s'explique par le fait que :

- i) les expériences sont réalisées à l'échelle d'une population homogène de 100 à 3000 individus par bassin (les variations individuelles sont donc "amorties") et que
- ii) ces populations, hormis le facteur testé, sont placées dans des conditions tout à fait comparables en circuit ouvert (oxygène, température, situation du bassin, nourriture, etc...).

Les données de bases utilisées lors du traitement statistique global sont issues de 394 expériences de croissance réalisées sur des poissons de tailles différentes et dans des conditions environnementales variées au point de vue de la température de l'eau, de la concentration en oxygène dissous, de la luminosité, la teneur en matières en suspension, de la densité de peuplement et de l'alimentation.

Les diverses analyses statistiques (analyse de variance, de covariance, de corrélation et de régression linéaire multiple pas à pas et table de contingence ont été réalisées au moyen des programmes GLM et STEPWISE du logiciel SAS (Helwig et Council, 1979) ainsi que des programmes ST 06, 12, 14, 15 de la calculatrice Texas Instruments 59 (Texas Instruments, 1978).

(1) Analyses effectuées par P. LEPRINCE - Laboratoire de Biochimie - Professeur SCHOFFENIELS - U.Lg.

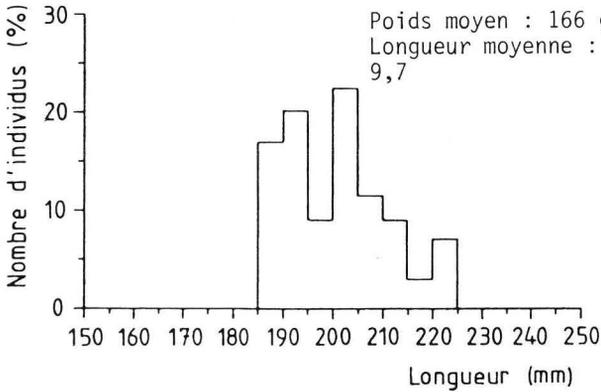
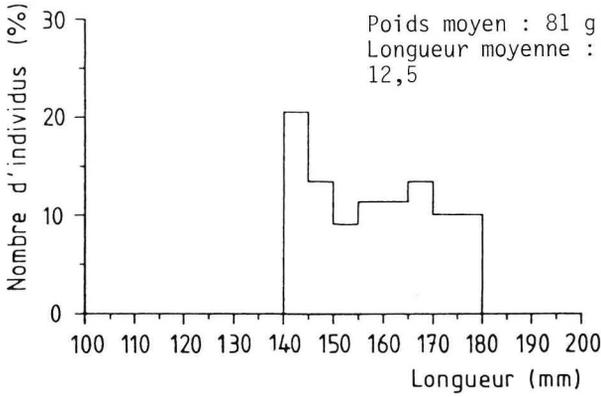
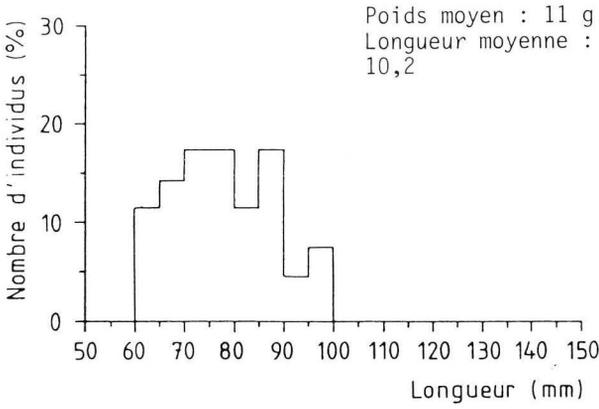


Fig. 15. : Structure par taille au début des expériences de quelques populations d'O. niloticus calibrés

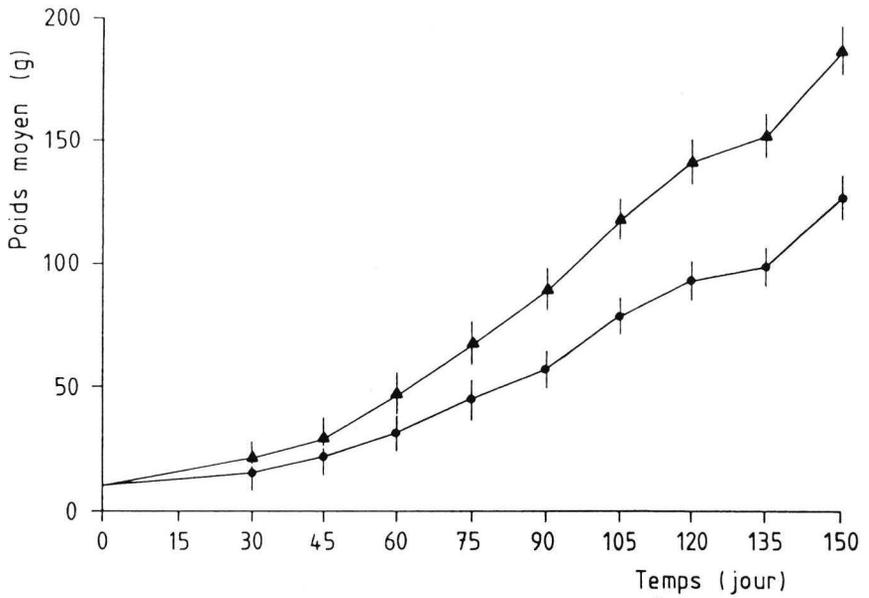


Fig. 16. : Croissance pondérale comparée d'O. niloticus mâle et femelle

▲ mâles (+ $S_{\bar{x}}$) n = 8
 ● femelles (+ $S_{\bar{x}}$) n = 7
 Température moyenne : 28,6°C (21,4°C - 35,8°C)
 Nourriture : aliment T₂ 7-5%/jour
 Aquarium de 150 l ; débit + 150 l/h

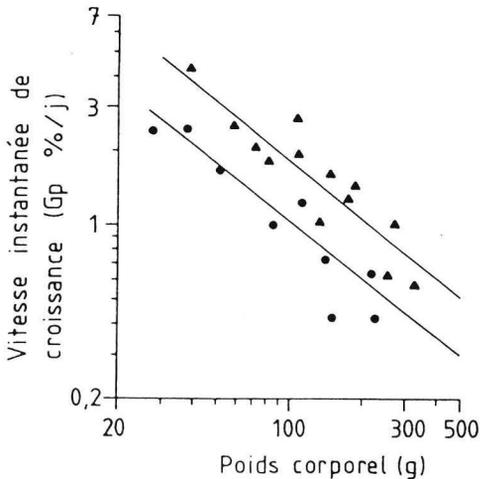


Fig. 17. : Effet du sexe sur la vitesse instantanée de croissance pondérale d'O. niloticus

▲ mâles
 ● femelles

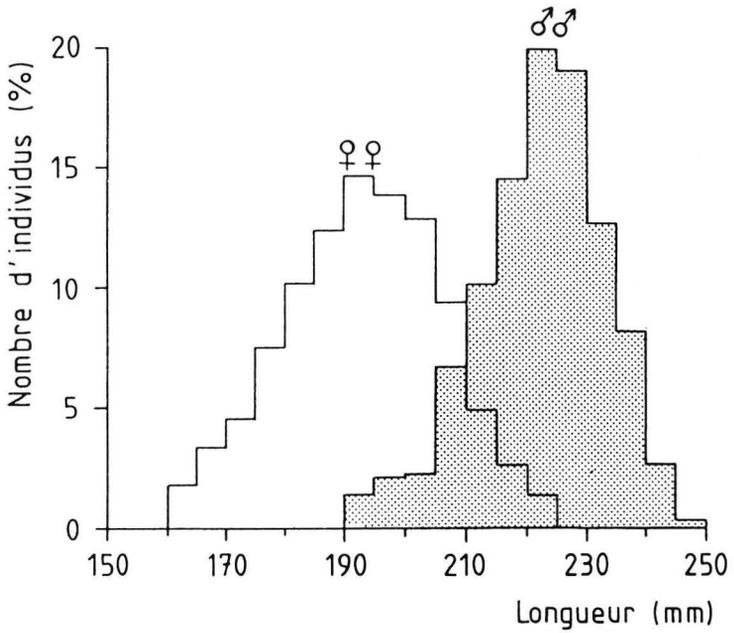


Fig. 18. : Structure par tailles dans une population ♂♂ d'*O. niloticus* issus d'une même ponte, âgés de 175 jours.

Mâles : n = 345 ; poids moyen = 243 g ; longueur moyenne = 221 mm

Femelles : n = 298 ; poids moyen = 153 g ; longueur moyenne = 191 mm

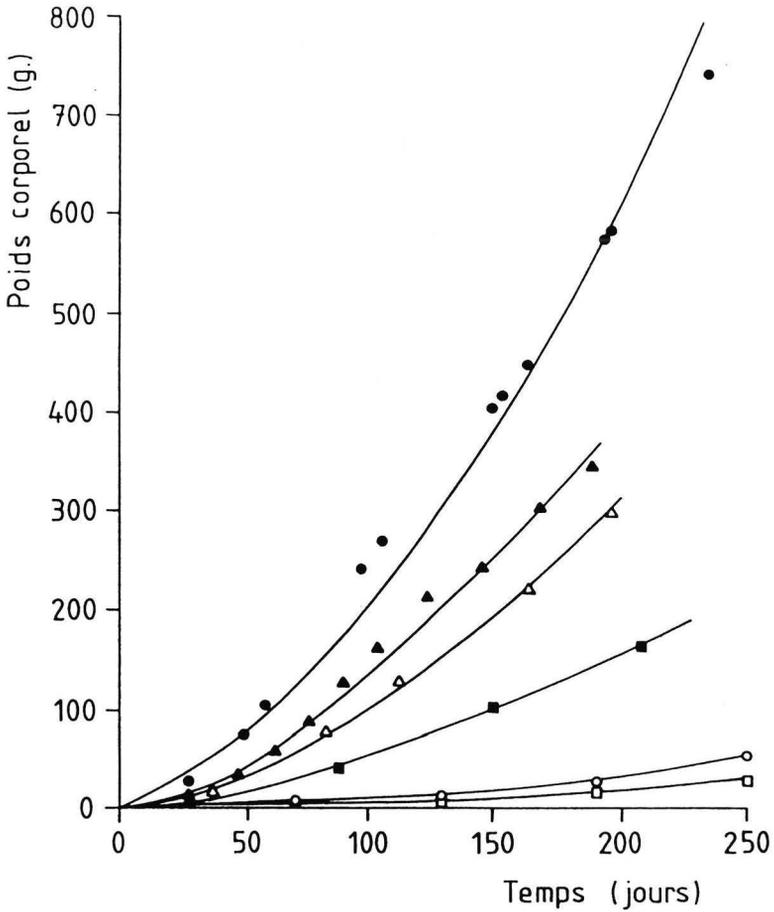


Fig. 19. : Croissance pondérale d'*O. niloticus* ♂ dans différents milieux

- Etang de 150 m², densité faible
- △ Bassin de 1 m³, densité élevée
- ▲ Bassin de 1 m³, densité élevée (individus sélectionnés à croissance rapide)
- Milieu naturel : lac Tchad (d'après LOWE McCONNELL, 1982)
- Milieu naturel : Soudan (d'après BALARIN et HATTON, 1979)
- Cage flottante de 1 m³, densité élevée (d'après COCHE, 1976)

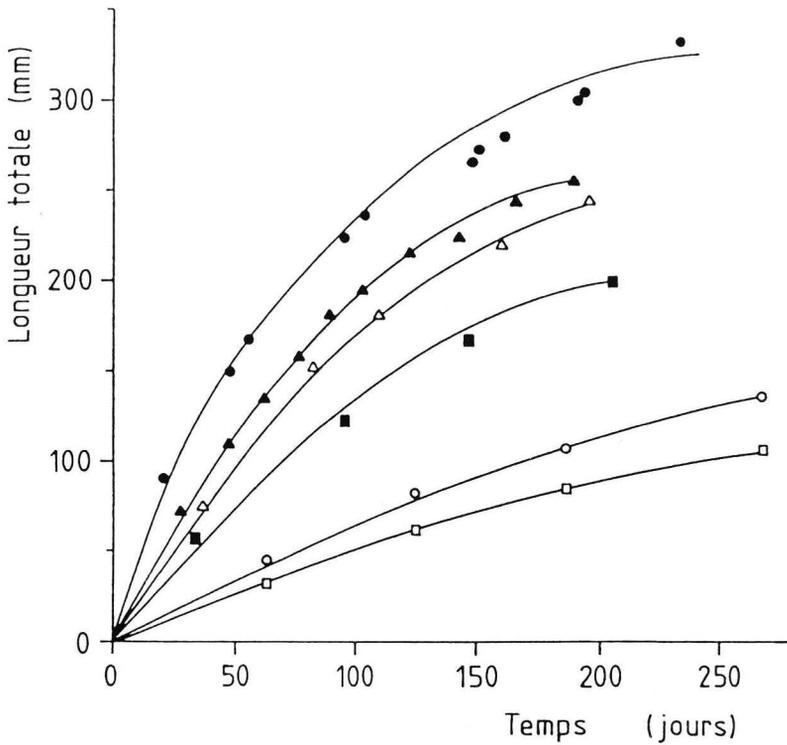


Fig. 20. : Croissance linéaire d'O. niloticus mâle dans différents milieux

- Etang de 150 m², densité faible
- △ Bassin de 1 m³, densité élevée
- ▲ Bassin de 1 m³, densité élevée (individus sélectionnés à croissance rapide)
- Cage flottante de 1 m³, densité élevée (d'après COCHE, 1976)
- Milieu naturel : lac Tchad (d'après LOWE-McCONNEL, 1982)
- Milieu naturel : Soudan (d'après BALARIN et HATTON, 1979)

2.3. Résultats

2.3.1. Dimorphisme sexuel de la croissance

La figure 16 met en évidence une importante différence de croissance entre *O. niloticus* mâle et femelle (significative à $P < 0,05$ à partir du 60^{me} jour d'expérience). Les mâles pèsent en moyenne 50 g de plus que les femelles après 120 jours de croissance ; le taux de croissance absolu maximum est de 2,25 g/j/ind. ($G_p = 1,9 \%/j$) pour les mâles et de 1,91 g/j/ind. ($G_p = 1,6 \%/j$) pour les femelles.

La figure 17, établie en regroupant les résultats de diverses expériences de croissance réalisées avec des individus mâles ou femelles dans des conditions environnementales comparables, indique que la vitesse de croissance des femelles représente environ 60 % de celle des mâles.

En conséquence, la structure par taille d'une population homogène (provenant d'une seule ponte ou de plusieurs pontes rapprochées) d'*O. niloticus* se caractérise par une bimodalité très marquée à partir d'un certain âge (fig. 18).

2.3.2. Croissance pondérale et linéaire

2.3.2.1. Croissance selon le milieu

Des expériences de croissance, réalisées en étang et portant sur des alevins des deux sexes (jusqu'à 50 g) et des mâles juvéniles et adultes, mettent en évidence (tableau 11) une vitesse de croissance initiale très rapide ($G_p = 22,4$) des alevins grâce à la nourriture naturelle abondante, ainsi que les potentialités de croissance (jusqu'à 4 g/jour) d'*O. niloticus* mâles, en conditions optimales (faible densité, nourriture naturelle et abondante).

Les expériences de croissance en bassin de 4 m²/1 m³ révèlent des taux de croissance très variables, selon la taille des poissons et des paramètres tels que la densité et la biomasse par bassin, la disponibilité en oxygène dissous (renouvellement de l'eau) et la température de l'eau. Le tableau 12 présente les meilleurs résultats de croissance obtenus dans les diverses conditions d'élevage. Comme en étang, la vitesse de croissance initiale des alevins est rapide ($G_p = 5,62 \%/j$. pour un poids moyen de 10 g) ; elle diminue ensuite régulièrement en fonction de la taille ($G_p = 0,76 \%/j$. pour un poids moyen de 350 g). La croissance individuelle maximale observée est de 2,77 g/j pour des mâles pesant en moyenne 115 g.

2.3.2.2. Croissance moyenne et croissance maximale

Les différents résultats obtenus lors des expériences de croissance ainsi que les données de divers auteurs sont synthétisés dans les figures 19 (poids) et 20 (longueur). On voit que la croissance pondérale d'*O. niloticus* prend une allure exponentielle tandis que la croissance linéaire tend à diminuer avec l'âge.

Tableau 11 : Croissance pondérale d' *O. niloticus* en étang (surface : 150 m² ; volume : 200 m³ ; débit : 10 à 50 m³/h)

Expérience n°	1	2	3	4	5	6	7	8
Température (°C)	25,9	27,2	24,3	27,8	28,1	25,1	21,9	28,9
Durée (jours)	30	27	35	45	40	43	26	38
Nourriture	Algues + plancton	Algues + plancton	Algues + plancton + farine	Algues + plancton + farine	Algues + plancton	Algues + plancton + farine	Aliment T ₂	Aliment T ₂
Sexe	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♀	♂ ♂	♂ ♂	♂ ♂	♂ ♂
Densité initiale (ind/m ²)	50,0	14,0	34,5	21,3	0,4	2,4	5,6	7,9
Poids moyen initial (g)	0,005	0,8	2,2	4,3	52,7	67,1	218,0	258,4
Poids moyen final (g)	4,2	21,4	13,6	31,6	210,7	136,9	294,3	406,0
Biomasse initiale (kg)	0,04	1,68	11,34	13,79	3,43	24,15	182,70	325,37
Biomasse finale (kg)	31,50	37,75	67,11	85,06	13,69	45,87	244,30	502,22
Croissance (g/j.ind)	0,14	0,76	0,33	0,61	3,95	1,60	2,94	3,88
G _p (%/J)	22,44	12,17	5,22	4,43	3,46	1,66	1,15	1,19
Mortalité (%)	-	17,0	4,9	15,7	0	6,9	1,0	1,3

Tableau 12 : Croissance pondérale d'*O. niloticus* en bassin (surface 4 m²; volume : 1 m³)

Expérience n°	1	2	3	4	5	6
Température (°C)	26,4	28,7	28,5	28,3	25,2	23,6
Débit (m ³ /h)	0,88	1,33	3,73	3,16	2,59	2,67
Oxygène dissous (mg/l)	5,4	3,9	4,4	2,9	5,8	7,7
Durée (jour)	31	45	30	28	23	15
Nourriture	Aliment T ₂	Aliment T ₂	Aliment T ₂	Aliment TIL	Aliment TIL	Aliment T ₂
Ration (% poids corporel)	15,00 à 12,00 %	13,00 à 5,50 %	5,80 à 4,00 %	1,95 %	1,97 %	1,34 %
Sexe	♂ ♀	♂ ♀	♂	♂	♂	♂
Densité initiale (ind/m ³)	1000	500	300	250	336	243
Poids corporel initial (g/± IC 95 %)	3,1(± 0,3)	9,1(± 1,0)	73,7(± 3,1)	175,6(± 3,7)	240,6(± 6,1)	329,1(± 6,8)
Poids corporel final (g/± IC 95 %)	17,7(± 1,5)	63,9(± 5,6)	156,8(± 7,8)	233,6(± 5,8)	291,3(± 7,2)	368,6(± 8,2)
Biomasse initiale (g)	3.076	4.560	22.100	43.910	80.842	79.960
Biomasse finale (g)	17.570	31.940	47.030	58.400	97.877	88.830
Croissance (g/j.ind)	0,47	1,22	2,77	2,07	2,20	2,63
G _p (%/J)	5,62	4,33	2,52	1,02	0,83	0,76
Mortalité (%)	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

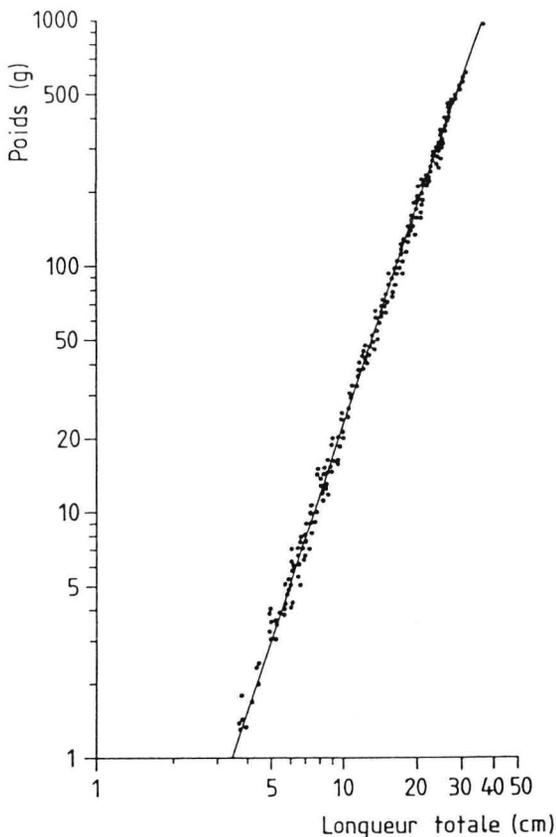


Fig. 21. : Relation entre le poids et la longueur d'*O. niloticus*

Tableau 13 : Influence de la température sur la croissance d'*O. niloticus* 0'0'

Température moyenne (°C)	22,7	27,0	30,7
Temps (jours)	19	19	19
Ration de nourriture journalière (% B)	12,8	12,8	12,8
Densité (ind/m ²)	250	250	250
Poids corporel initial (g) (± IC 95 %)	17,1(± 1,2)	17,5(± 1,1)	16,7(± 1,3)
Poids corporel final (g) (± IC 95 %)	35,7(± 2,4)	47,5(± 2,8)	45,1(± 2,2)
Taux de croissance (g/j/ind)	0,98	1,58	1,49
Vitesse instantanée de croissance (Gp : % / j)	3,88	5,27	5,22
Coefficient de conversion de la nourriture	2,23	1,38	1,46
Oxygène dissous moyen (mg/l)	6,1	3,7	3,6
Débit moyen (l/h)	3.913	3.834	3.970

A l'âge de 7 mois, le poids du corps présente, selon les milieux, une extrême variabilité : 650 g en étang riche en nourriture naturelle et à faible densité de peuplement (pas de compétition), 300 g pour des poissons élevés en bassin à forte densité et recevant une alimentation artificielle abondante (cette valeur correspond à la croissance moyenne obtenue lors de diverses expériences réalisées en bassin) et 18 g en milieu naturel (Lac Tchad ; LOWE-McCONNELL, 1982) où la nourriture est moins abondante et la compétition plus intense.

O. niloticus présente donc une extrême plasticité de la croissance en fonction des conditions environnementales.

Lorsqu'on observe la croissance des individus sélectionnés (poids du corps 400 g), on remarque que celle-ci peut également être influencée par des facteurs individuels.

2.3.2.3. Relation poids-longueur

La relation poids-longueur de la forme générale $P = aL^b$ ou $\log P = \log a + b \cdot \log L$ (P = poids en g, L = longueur en cm, a et b = constantes) a été calculée au moyen de 238 valeurs individuelles obtenues chez des *O. niloticus* de 4,6 à 37,0 cm (fig. 21). Elle s'établit comme suit :

$$P = 0,0276 L^{2,900} \quad r = 0,998^{**} \quad (P < 0,01)$$

Erreur std. du
coeff. de régression = 0,041

Les limites de confiance à 95 % du coefficient $b = 2,900$ sont 2,878 et 2,922.

2.3.3. Influence des principaux facteurs environnementaux et biotiques sur la croissance

2.3.3.1. Température de l'eau et poids du corps

Une première expérience de croissance comparée réalisée en bassins de 4 m²/1m³ contenant chacun 1000 *O. niloticus* démontre l'effet positif de l'augmentation de la température sur la croissance (fig. 22 et tableau 13). L'analyse de variance révèle que les croissances sont statistiquement différentes ($F_{2,9,7}^2 = 22,2^{**}$; $P < 0,01$). On observe toutefois une stabilisation de la croissance au-delà de 27°C : en effet, les croissances à 27 et 31°C ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre.

Afin de préciser l'effet de la température sur la croissance pour une gamme de poids et de température plus étendue, nous avons exploité les résultats de 394 expériences de croissance réalisées dans des conditions environnementales variables, notamment au point de vue de la température. La figure 23 met en évidence l'influence très dépendante du poids corporel de la température de l'eau sur la vitesse de croissance d'*O. niloticus*. Celle-ci varie de 0,4 à 7,5 %/j pour des températures de respectivement 19,2 et 28,5°C et pour des poissons de 3 à 5 g et seulement de 0,2 à 1,1 %/j pour des poissons de 250-300 g à des températures de respectivement 20,5 et 28,5°C ; les facteurs de variation de G_p sont 19 fois dans le premier cas et 5,5 fois dans le second.

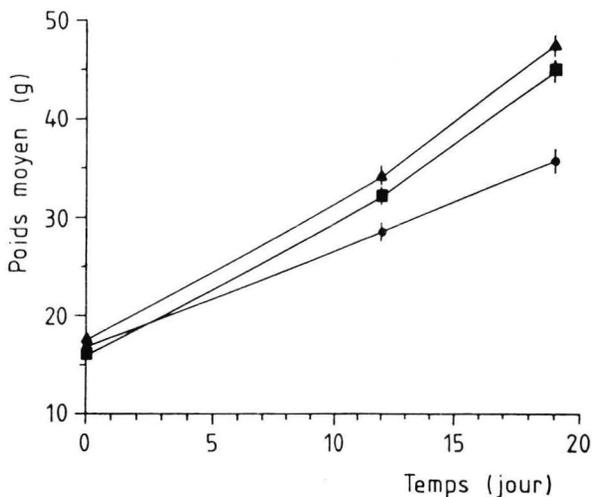


Fig. 22. : Influence de la température sur la croissance d'*O. niloticus* mâle

- température moyenne 22,7°C ($\pm S_{\bar{x}}$)
- ▲ température moyenne 27,0°C ($\pm S_{\bar{x}}$)
- température moyenne 30,7°C ($\pm S_{\bar{x}}$)

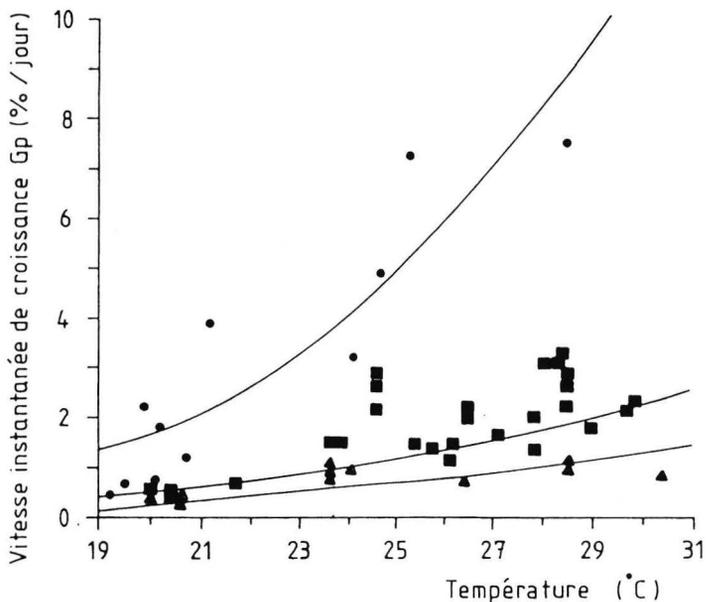


Fig. 23. : Influence de la température sur la vitesse instantanée de croissance d'*O. niloticus*

- 3 ≤ poids moyen < 5
- 80 ≤ poids moyen ≤ 100
- ▲ 250 ≤ poids moyen ≤ 300

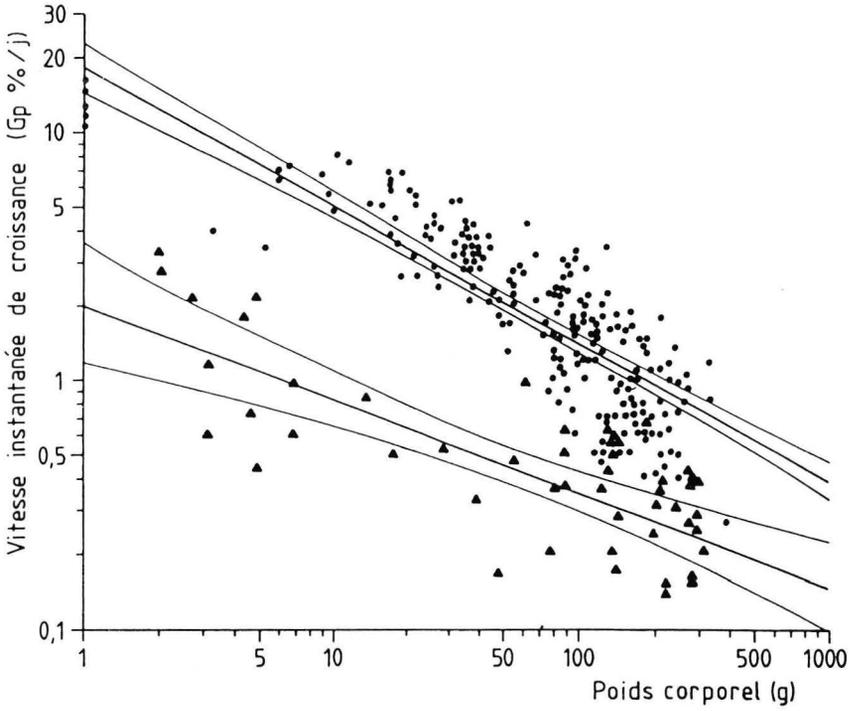


Fig. 24. : Vitesse instantanée de croissance pondérale d'*O. niloticus* en fonction du poids corporel et de la température de l'eau

▲ 19 - 21°C

● 26 - 31°C

Hyperboles : intervalle de confiance de l'estimation à 95 %

Le déclin de la vitesse et des potentialités de croissance avec l'accroissement du poids corporel est un phénomène bien connu qui peut se décrire par une équation générale de la forme (JOBLING, 1983) :

$$G_p = m \cdot P^d \quad \text{ou} \quad \log G_p = \log m + d \cdot \log P$$

G_p = vitesse instantanée de croissance (%/j)

P = poids du corps (g)

d = exposant (négatif)

Le tableau 14 donne les valeurs du coefficient d de cette relation pour différentes températures dans la gamme 19-32°C. Il apparaît que la valeur de d diminue quand la température augmente (minimum significatif = -0,60 et maximum significatif = -0,36). Bien que l'analyse de covariance ne fait pas apparaître de différence globale significative entre les coefficients d ($F_{3,8}^{1,9} = 0,9$ en ne tenant pas compte des données à 22-23°C et 31-32°C), mais que des différences significatives apparaissent entre coefficients pris deux à deux, nous avons établi une relation entre la valeur de d et la température de l'eau (T) s'exprimant par l'équation :

$$d = -0,0224 T^{0,947} \quad r = -0,89^{**}$$

En regroupant les résultats obtenus lors des expériences en fonction de 3 gammes de température (19-21, 23-26, 26-31°C), on obtient 3 relations différentes entre la vitesse de croissance et le poids corporel (tableau 15). L'augmentation de la valeur de l'ordonnée à l'origine (m) lorsque la température s'élève traduit l'influence intrinsèque positive de ce facteur sur la vitesse de croissance via, notamment, une consommation accrue de nourriture et une meilleure transformation de celle-ci. Une analyse de covariance confirme que les trois ordonnées à l'origine sont statistiquement différentes ($F_{3,6,5}^2 = 111,5$; $P < 0,01$). Le tableau ci-dessous indique les estimations de taux de croissance en poids (G_p %/jour) pour des *O. niloticus* de 5,50 et 300 g.

Poids (g)	Estimation de G_p (%/jour) à		
	18-21°C	23-26°C	26-31°C
5	1,1	4,6	7,5
50	0,5	1,5	2,1
300	0,2	0,6	0,8

Le fait que les coefficients d des relations vitesse instantanée de croissance-poids corporel sont statistiquement différents ($F_{3,6,5}^2 = 4,10$; $P < 0,05$) pour les gammes extrêmes de températures (19-21°C et 26-31°C) signifie que l'effet de la température est relativement moins important chez les gros individus que chez les petits. Il en résulte que les droites de régression $\log G_p = \log m + d \log P$ à différentes températures ont tendance à se rejoindre lorsque le poids corporel s'accroît (fig. 24). En terme biologique, cela signifie que les alevins d'*O. niloticus* "ont besoin" de hautes températures

Tableau 14 : Coefficients de régression (d) de la relation ($\log G_p = \log m + d \log P$) entre le logarithme de la vitesse de croissance pondérale (G_p en % /j) et le logarithme du poids corporel (P en g) à différentes températures chez *O. niloticus*.

Température degré C	n	Coefficient de régression (d)	Erreur standard du coefficient de régression
19 - 20 ⁽¹⁾	25	-0,36 **	0,07
20 - 21	29	-0,40 **	0,08
21 - 22	9	-0,46 **	0,13
22 - 23	9	-0,72	0,31
23 - 24	28	-0,48 **	0,07
24 - 25	24	-0,46 **	0,06
25 - 26	37	-0,47 **	0,08
26 - 27	42	-0,54 **	0,05
27 - 28	61	-0,54 **	0,07
28 - 29	65	-0,47 **	0,06
29 - 30	46	-0,59 **	0,09
30 - 31	15	-0,60 **	0,12
31 - 32	4	-0,89	0,95

(1) $19 < T \leq 20$

** P < 0,01

Tableau 15 : Relation logarithmique entre la vitesse de croissance pondérale et le poids corporel pour trois gammes de températures chez *O. niloticus*.
Equation de la forme $\log G_p = \log m + d \cdot \log P$.

Température degré C	Nombre n	Ordonnée à l'origine (log m)	Coefficient de régression d	Erreur standard de d	R ²
19 <- ≤21	54	0,300	-0,374 **	0,062	0,41
23 <- ≤26	89	1,000	-0,486 **	0,049	0,53
26 <- ≤31	233	1,262	-0,557 **	0,028	0,64

** P < 0,01

pour exprimer leur potentialité de croissance maximale tandis que les poissons adultes grandissent encore très bien à des températures plus basses.

Une analyse de régression linéaire multiple portant sur l'ensemble des résultats d'expérience conduit à un modèle général de croissance exprimant la vitesse instantanée de croissance (G_p en %/j) en fonction du poids corporel (P en g) et de la température de l'eau (T en °C) :

$$\log G_p = - 6,631 + 5,448 \log T - 0,022.T^{0,947} . 1,053 \log P$$

$$R^2 = 0,65$$

ou après transformation :

$$G_p = 233,8.10^{-9} T^{5,448} . P^{-0,024} . T^{0,947}$$

Ce modèle dont tous les coefficients de régression sont statistiquement significatifs ($p < 0,01$) explique 65 % (R^2) de la variation de la vitesse instantanée de croissance. La fraction restante de la variation est imputable à d'autres paramètres tels que la concentration en oxygène dissous, la ration alimentaire, la densité de population, le sexe, etc... (voir § suivants).

Dans l'équation précédente, "l'exposant poids" ($- 0,024 T^{0,947}$) met en évidence l'interaction entre le poids corporel et l'effet de la température ; il est obtenu à partir de la relation entre coefficient de régression (d) de l'équation de vitesse de croissance-poids corporel et la température de l'eau (voir page 64).

Pour la vitesse absolue de croissance ($\frac{\Delta P}{\Delta t}$ en g/jour.individu) nous avons procédé de la même manière pour établir un modèle général permettant de prédire la croissance en fonction de la température (T) et du poids du corps (P) :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = 17.10^{-9} . T^{4,785} . P^{3,397} . T^{0,579}$$

Ce modèle explique 64 % (R^2) de la variation de la vitesse absolue de croissance et tous ses coefficients de régression sont significatifs ($P < 0,01$).

L'équation précédente peut s'écrire de manière simplifiée pour une température déterminée :

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = K . P^x$$

L'intégration de cette équation conduit au modèle général de croissance en poids à une température déterminée :

$$\int_{P_0}^{P_t} P_t^{-x} . dP_t = K \int_{t_0}^t dt$$

$$\frac{1}{(1-x)} (P_t^{(1-x)} - P_0^{(1-x)}) = K . (t - t_0)$$

$$P_t = [(1-x) . K (t - t_0) + P_0^{(1-x)}] \frac{1}{(1-x)}$$

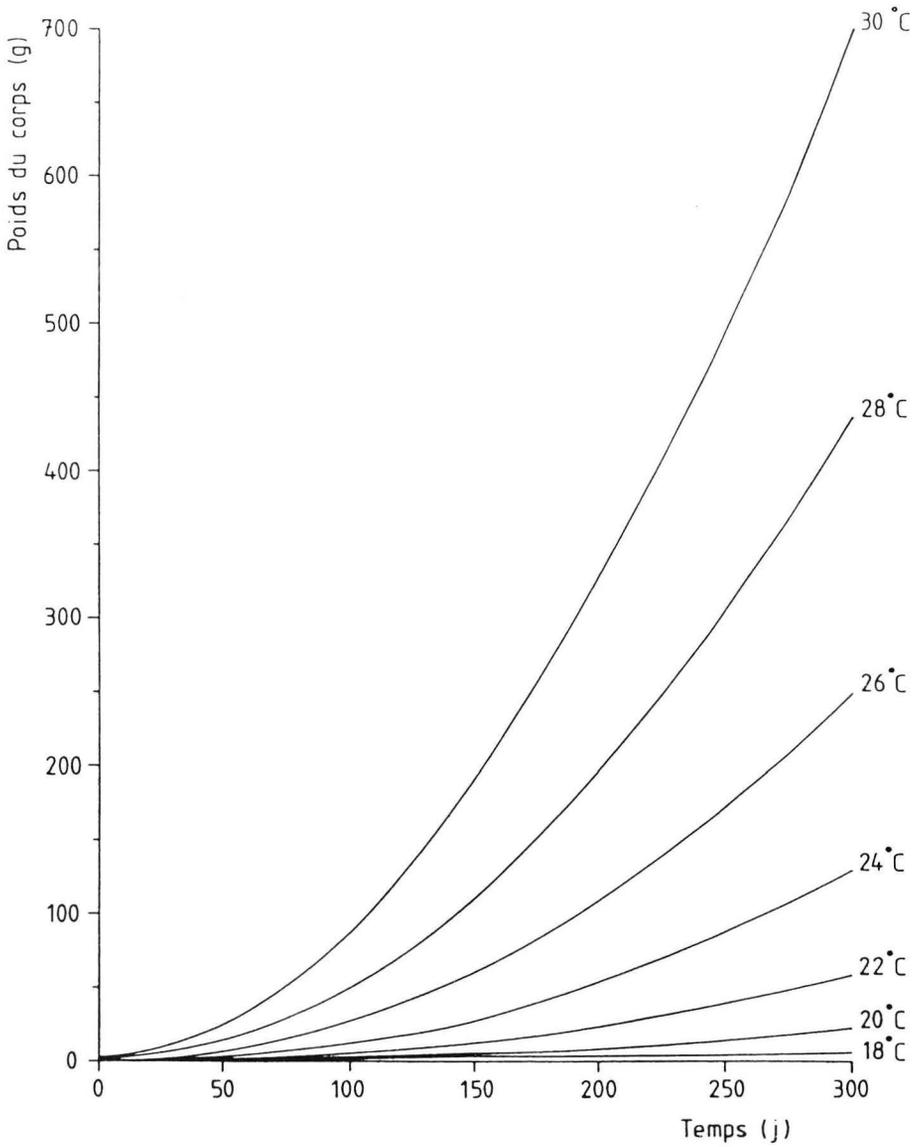


Fig. 25. : Croissance pondérale absolue moyenne théorique d'*O. niloticus* à différentes températures. Courbes établies au moyen de l'équation.

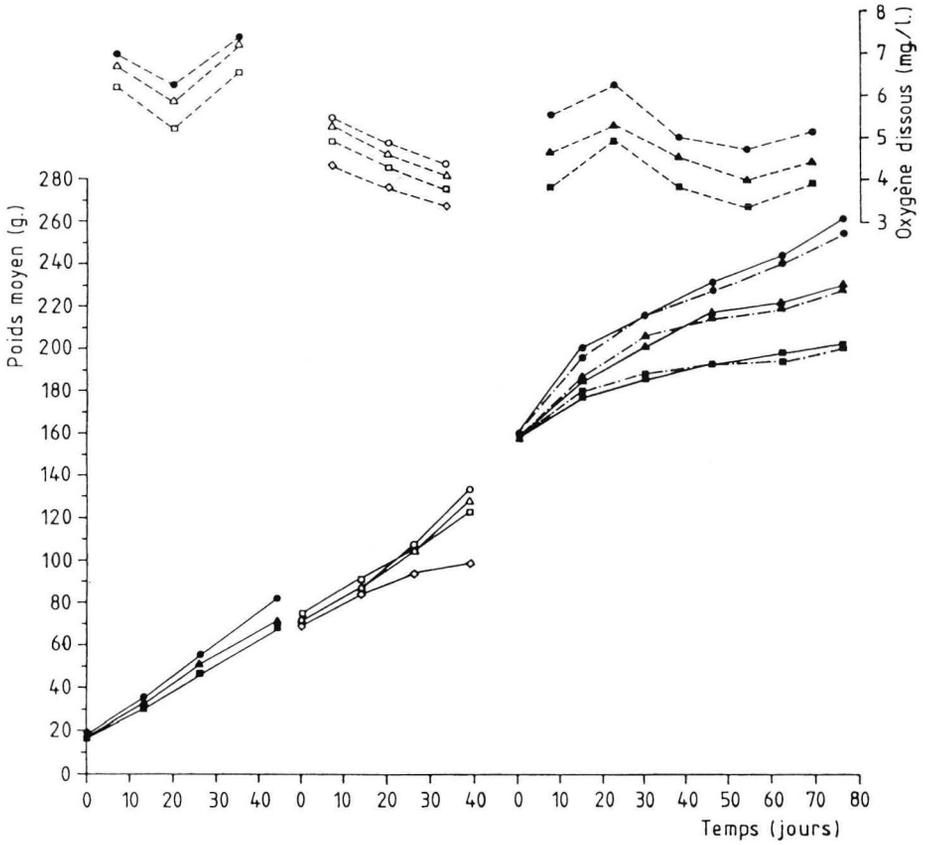


Fig. 26. : Effet du taux de renouvellement d'eau et de la teneur en oxygène dissous sur la croissance d'O. niloticus mâle

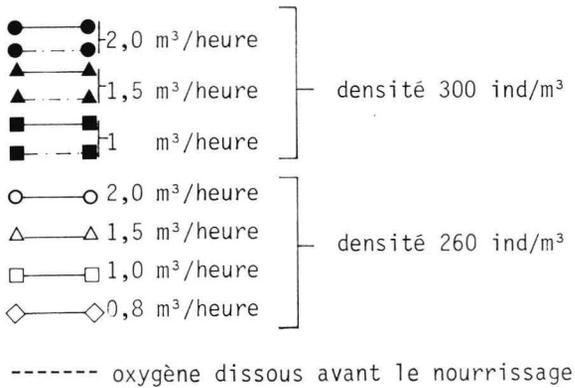


Tableau 16 : Influence de la teneur en oxygène dissous et du taux de renouvellement de l'eau sur la croissance pondérale d'*O. niloticus* O' O'. Analyse de variance.

Expérience	1			2				3					
Lots	A	B	C	A	B	C	D	A	B	C	D	E	F
Renouvellement de l'eau	2,0x	1,5x	1,0x	2,0x	1,5x	1,0x	0,8x	2,0x	2,0x	1,5x	1,5x	1,0x	1,0x
O ₂ dissous avant nourrissage (mg/l)	6,8	6,3	5,9	4,8	4,5	4,1	3,8	5,2	5,2	4,6	4,6	3,9	3,9
O ₂ dissous pendant nourrissage (mg/l)	5,2	4,7	4,4	3,4	3,1	2,6	2,2	3,4	3,4	2,9	2,9	2,2	2,2
G _p (%/J)	3,46	3,10	3,08	1,53	1,45	1,27	0,97	0,63	0,63	0,50	0,50	0,33	0,32
Analyse de variance	F ₃₅₇ ³ = 2,95 *			F ₄₇₆ ⁴ = 2,67 *				F ₃₅₄ ⁵ = 15,61 **					
	A ≠ B *			D ≠ A *				A = B; C = D; E = F					
	A ≠ C *			D ≠ B *				A et B ≠ C et D *					
				D ≠ C *				A et B ≠ E et F *					
				A ≠ C *				C et D ≠ E et F *					

* : P < 0,05

** : P < 0,01

ou encore pour n'importe quelle température :

$$Pt = \left[(1 - 3,397 T^{-0,5579}) \cdot (17 \cdot 10^{-9} \cdot T^{4,7785}) \cdot (t-t_0) + P_0^{(1-3,397 T^{-0,5579})} \right] \frac{1}{1-3,397 T^{-0,5579}}$$

Po : poids initial (g) et Pt : poids final après t jours à T°C.

Signalons que PARKER et LARKIN (1959) et ELLIOT chez *S. trutta* (1975 a) établissent le même type de modèle qu'ils considèrent très performant pour décrire la croissance pondérale des poissons. Pour la gamme de températures (18 à 30°C) et de poids (0 à 600 g) correspondant à celle des résultats d'expérience, ce modèle fournit des courbes de croissance en poids à différentes températures (fig. 25). Ces courbes représentent les croissances pondérales moyennes et non maximales.

2.3.3.2. Oxygène dissous

Une série d'expériences (dont certaines ont été doublées) réalisées en bassin de 1 m³ avec des *O. niloticus* de tailles différentes montrent que, toutes autres conditions égales, l'augmentation de la teneur en oxygène dissous dans les bassins (dépendante du taux de renouvellement de l'eau) exerce une influence nettement positive sur la croissance des poissons (fig. 26).

Les résultats des analyses de variance effectuées sur des données provenant des 3 expériences (fig. 26) et présentées dans le tableau 16 indiquent, dans plusieurs cas, une influence significativement négative de la diminution de la teneur en oxygène dissous sur la croissance. Par ailleurs, la figure 27 indique que les différences de croissance s'accroissent lorsque la concentration en oxygène dissous tombe en dessous de 3 mg/l. Cette valeur constitue la tension critique en oxygène pour *O. niloticus* (voir chapitre III). Par contre, pour des valeurs supérieures (3 à 4 mg/l), la croissance tend à se stabiliser. Si l'on atténue l'effet de la taille, en exprimant la teneur en oxygène dissous en quantité d'oxygène disponible pour la croissance (quantité totale d'oxygène disponible - quantité d'oxygène consommée par le métabolisme de routine (chapitre III)), on voit que, selon la fig. 28 établie à partir de différentes expériences de croissance réalisées dans des conditions d'oxygénation variables, la corrélation générale croissance/oxygène est élevée : 0,84 (P < 0,01). On constate de plus une stabilisation de la croissance à partir d'une disponibilité en oxygène inversement proportionnelle à la taille du poisson (1500 mg O₂/kg.h pour des poissons de 15-25 g et 1000 mg O₂/kg.h pour des poissons de 160-200 g).

2.3.3.3. Densité et biomasse de peuplement

Pour des *O. niloticus* mâles et femelles (Fig. 29), la meilleure croissance moyenne chez des poissons de 35 g (Gp = 4,14 %/j) s'observe à une densité comprise entre 200 et 1000 individus /m³ (biomasse finale de 13 à 63 kg/m³). A forte densité (2000 à 3000 ind/m³, biomasse finale de 111 à 153 kg/m³), une analyse de variance révèle que les vitesses de croissance (GP = 4,00 %/j et 3,75 %/j) sont significativement inférieures (F_{3,4} = 5,5 ; P < 0,05). La figure 29 montre toutefois que les différences de croissance importantes n'apparaissent qu'à partir du moment où la biomasse dépasse ± 90 kg/m³ (30me jour d'expérience).

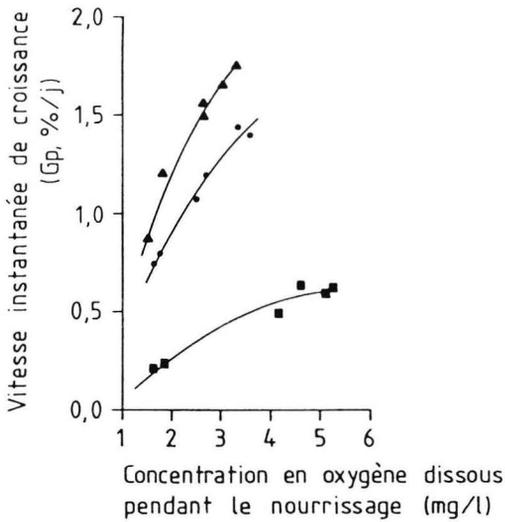


Fig. 27. : Effet de la concentration en oxygène dissous pendant le nourrissage sur la vitesse instantanée de croissance pondérale d'O. niloticus mâle

- ▲ poids moyen : 98 g ; n = 260 ind/m³ ; température : 28,6°C
- poids moyen : 179 g ; n = 300 ind/m³ ; température : 27,0°C
- poids moyen : 200 g ; n = 300 ind/m³ ; température : 26,3°C

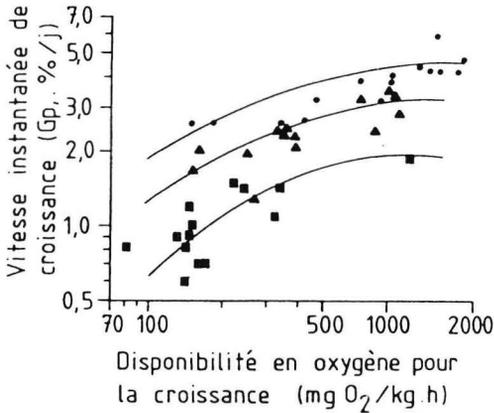


Fig. 28. : Effet de la disponibilité en oxygène sur la vitesse instantanée de croissance pondérale d'O. niloticus

- Poids du corps : 15-25 g ●
- 40-60 g ▲
- 160-200 g ■
- Température : 26-31°C

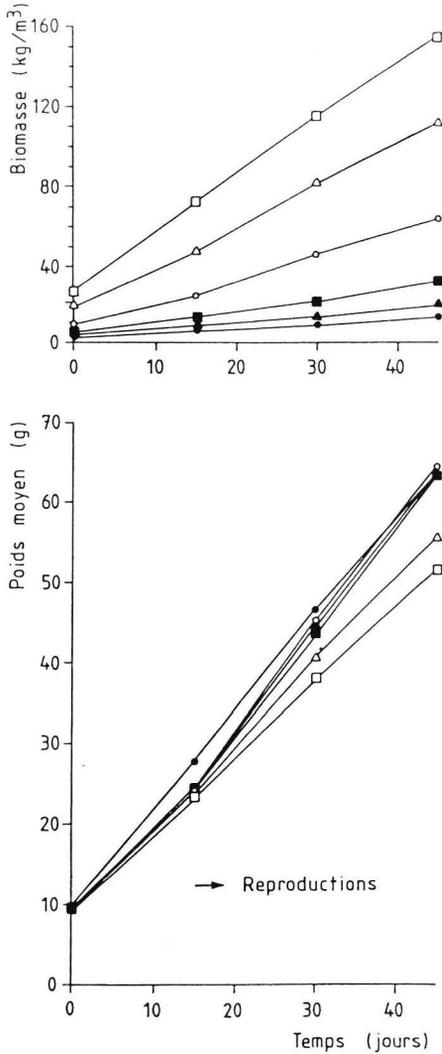


Fig. 29. : Influence de la densité de peuplement et de la biomasse sur la croissance d'*O. niloticus* mâle et femelle.
Température moyenne : 27,7°C

- n = 200 ind/m³ (4,5 mg/l)
 - ▲ n = 300 ind/m³ (4,5 mg/l)
 - n = 500 ind/m³ (4,0 mg/l)
 - n = 1000 ind/m³ (4,0 mg/l)
 - △ n = 2000 ind/m³ (4,1 mg/l)
 - n = 3000 ind/m³ (4,0 mg/l)
- (Concentration moyenne en oxygène dissous)

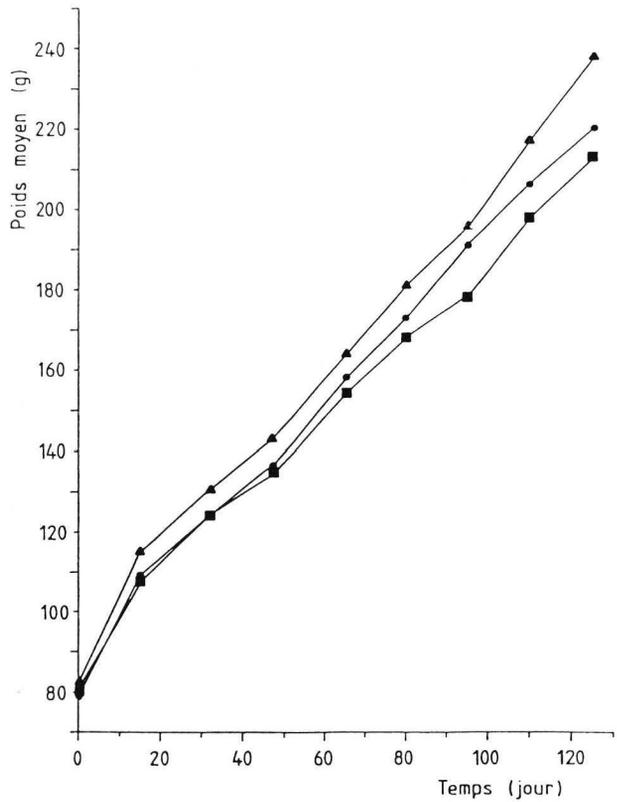
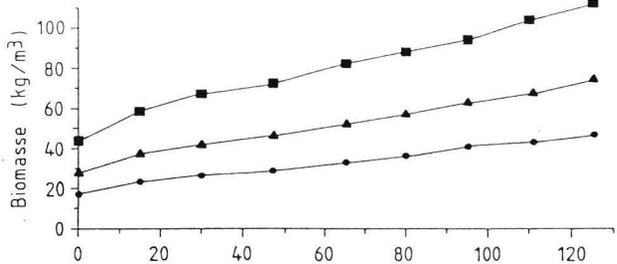


Fig. 30. : Influence de la densité de peuplement et de la biomasse sur la croissance d'*O. niloticus* mâle.
 Température moyenne : 26,5°C

- n = 200 ind/m³ (5,4 mg/l)
- ▲ n = 300 ind/m³ (5,6 mg/l) (Concentration moyenne en oxygène dissous)
- n = 500 ind/m³ (5,6 mg/l)

Tableau 17 : Effet de la densité de charge sur la croissance d'*O. niloticus* en bassin de 4 m²/1 m³.

Température moyenne : 27,7°C.

Densité (Nb.ind/m ³)	200	300	500	1000	2000	3000
Poids corporel initial mâles et femelles (g/± IC 95 %)	9,9(+0,9)	9,6(+0,9)	9,1(+0,9)	9,6(+0,9)	9,2(+0,9)	9,4(+0,9)
Poids corporel final mâles et femelles (g/± IC 95 %)	63,5(+6,2)	64,0(+5,4)	63,9(+5,6)	64,5(+5,5)	55,9(+4,7)	51,6(+4,3)
Poids corporel final des mâles (g)	83,2	83,8	83,2	80,2	68,3	62,7
Poids corporel final des femelles (g)	44,1	44,6	46,4	49,3	44,5	41,3
Poids corporel des femelles	0,53	0,53	0,56	0,61	0,65	0,66
Poids corporel des mâles						
Sex-ratio ♀ / ♂	1,04	1,03	1,12	1,02	1,10	1,11
% de mâles territoriaux	7,8	3,2	3,4	0,3	0,1	0,0
Reproduction	oui	oui	oui	non	non	non

Chez des *O. niloticus* mâles de 170 g (Fig. 30), la meilleure croissance ($G_p = 0,80 \%/j$) enregistrée à une densité de 300 ind./m³ (biomasse moyenne de 51 kg/m³) est significativement supérieure ($F_{3,5,7}^2 = 3,2$; $P < 0,05$) à celles observées pour des densités de peuplement de 200 et 500 ind./m³ : $G_p = 0,77$ et $0,74 \%/j$ respectivement (biomasse moyenne : 32 et 78 kg/m³).

Lors de l'expérience relative aux *O. niloticus* de petite taille (+ 35 g) et à sexes mélangés (Fig. 29), on observe des reproductions après le 15^{me} jour d'expérience (poissons arrivant à taille de maturité) ce qui explique la diminution de la vitesse de croissance à une densité de 200 ind./m³ car de nombreuses reproductions ont lieu dans ce bassin à partir du 15^{me} jour.

Les reproductions enregistrées jusqu'à une densité de peuplement de 500 ind./m³ sont la cause de la diminution relative du poids moyen des femelles avec l'abaissement de la densité (tableau 17) ; en effet, les femelles participant à la reproduction ne s'alimentent guère (incubation buccale). Le poids moyen maximum des femelles est de 49,3 g à une densité de 1000 ind./m³ alors que le poids moyen maximum des mâles (83,8 g) s'observe pour une densité de 300 ind./m³.

Une expérience similaire menée en cage flottante de 0,5 m³ avec des individus sexes mélangés (tableau 18) montre que le poids moyen final des mâles et femelles (62,8 g et 41,8 g) est significativement inférieur ($P < 0,05$) à faible densité (100 ind./m³) à celui observé pour les autres densités ($F_{2,3,2}^7 = 44,0^{**}$). D'autre part, le poids moyen relatif des femelles augmente avec l'accroissement de la densité. Comme, lors de l'expérience précédente, ce phénomène résulte des nombreuses reproductions ayant lieu à faible densité.

En regroupant les résultats obtenus lors de différentes expériences de croissance réalisées en conditions de densité de peuplement très variable et pour différentes gammes de poids du corps, nous obtenons la figure 31 qui indique l'influence générale significative de la densité sur la croissance (coefficients de corrélations significatifs à $P < 0,01$ sauf pour des poids du corps de 3 à 5 g). On remarque que les variations de la vitesse instantanée de croissance ne sont très marquées que pour des densités extrêmes, par exemple pour des *O. niloticus* de 200 à 250 g : $G_p = 1,4$ à 10 ind./m³ et $G_p = 0,7$ à 500 ind./m³.

2.3.3.4. Alimentation

i) Composition de l'aliment

Comme il était difficile d'aborder dans notre travail les nombreux aspects relatifs à la composition de l'aliment (graisses, protéines, glucides, acides aminés, nature des graisses et protéines,...), nous nous sommes limités à l'étude de l'effet de la teneur totale en protéines et de leur nature ainsi qu'à l'influence de la teneur en graisses sur la croissance.

- Lors d'une série d'expériences (tableau 19) visant à tester l'influence de différents types d'aliments de même teneur en protéines totales (voir tableau 10) sur la croissance d'*O. niloticus*, nous avons constaté une influence significative ($P < 0,01$; $F_{2,9,7}^2 = 7,42$) positive sur celle-ci, de l'accroissement de la teneur en protéines animales de

Tableau 18 :

Effet de la densité de charge sur la croissance d'*O. niloticus* en cage flottante de 1 m²/0,5 m³.

Température moyenne : 28,1 °C.

Densité (Nb.ind/m ³)	100	200	300	400
Poids corporel initial mâles et femelles (g) ± IC 95 %	28,8(±3,2)	29,8(±3,8)	31,0(±3,0)	31,0(±3,4)
Poids corporel final mâles et femelles (g) ± IC 95 %	54,2(±5,1)	61,4(±6,1)	61,1(±5,9)	64,1(±5,6)
Poids corporel final mâles (g) ± IC 95 %	62,8(±3,8)	68,7(±4,1)	68,1(±3,3)	70,3(±3,8)
Poids corporel final femelles (g) ± IC 95 %	41,8(±2,5)	51,0(±2,5)	51,0(±2,0)	55,3(±3,5)
Poids corporel final des femelles	0,67	0,74	0,75	0,79
Poids corporel final des mâles				
Sex-ratio ♀ / ♂ ^a	0,69	0,69	0,70	0,71

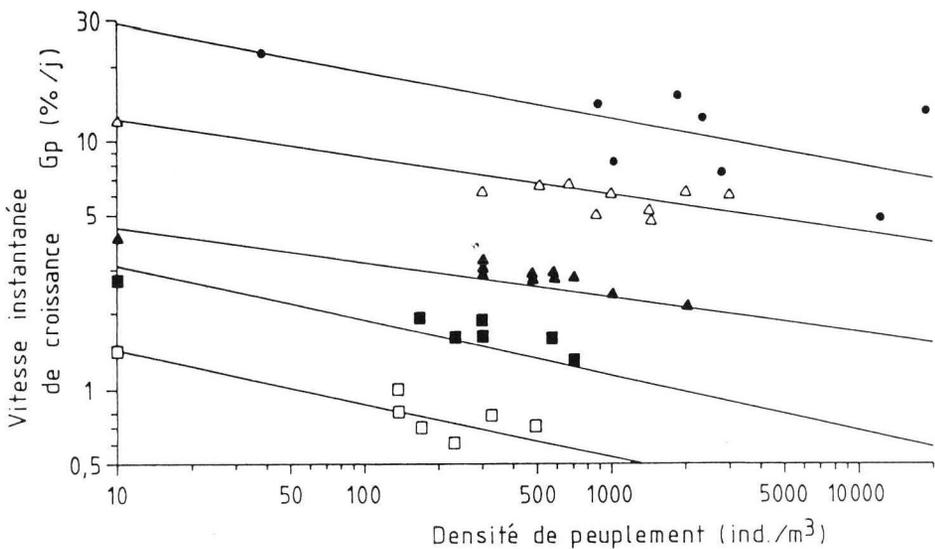


Fig. 31. : Influence de la densité de peuplement sur la vitesse instantanée de croissance pondérale d'*O. niloticus* mâle et femelle
Température : 26-31°C

Poids du corps : 3 à 5 g ● r = -0,64
 10 à 20 g △ r = -0,88 **
 40 à 60 g ▲ r = -0,91 **
 130 à 160 g ■ r = -0,93 **
 200 à 250 g □ r = -0,86 **

Tableau 19 : Croissance d'*O. niloticus* mâles nourris avec des aliments de teneur variée en protéines animales et en graisses.

I. Densité : 250 ind/m³ ; ration alimentaire : 2,8 %/J.

Température moyenne : 26,3 °C ; durée : 27 jours.

Type d'aliment	TIL	K 30 II	K 30 II A
Oxygène dissous (mg/l)	5,4	5,5	5,5
Poids corporel initial (g/± IC 95 %)	79,6 (± 1,6)	79,6 (± 1,6)	80,7 (± 1,8)
Poids corporel final (g/± IC 95 %)	127,5 (± 4,2)	116,2 (± 3,9)	119,9 (± 3,7)
Vitesse de croissance (C _p %/j)	1,74	1,40	1,47
Croissance (g/j.ind)	1,77	1,36	1,45
Ecart de croissance par rapport à la moyenne (%)	+15,9	-10,9	- 5,0

II. Densité : 250 ind/m³ ; ration alimentaire : 2,5 %/j.

Température moyenne : 28,5 °C ; durée : 30 jours.

Type d'aliment	TIL	K 30 II	K 30 II A
Oxygène dissous (mg/l)	4,2	4,2	4,3
Poids corporel initial (g/± IC 95 %)	123,9 (± 4,0)	125,5 (± 3,3)	122,9 (± 3,6)
Poids corporel final (g/± IC 95 %)	170,2 (± 5,9)	164,6 (± 5,7)	162,8 (± 6,2)
Vitesse de croissance (C _p %/j)	1,06	0,90	0,94
Croissance (g/j.ind)	1,54	1,30	1,33
Ecart de croissance par rapport à la moyenne (%)	+11,0	- 6,0	- 4,0

Tableau 19 : deuxième partie.

III Densité : 250 ind/m³ ; ration alimentaire : 2,3 %/j.
 Température moyenne : 28,4 °C ; durée : 29 jours.

Type d'aliment	TIL	K 30 II	K 30 II A
Oxygène dissous (mg/l)	3,7	3,7	3,6
Poids corporel initial (g/± IC 95 %)	175,6 (± 3,7)	177,6 (± 3,6)	176,2 (± 3,7)
Poids corporel final (g/± IC 95 %)	233,6 (± 5,8)	230,4 (± 6,4)	227,9 (± 5,1)
Vitesse de croissance (G _p %/J)	1,02	0,93	0,92
Croissance (g/j.ind)	2,07	1,89	1,85
Ecart de croissance par rapport à la moyenne (%)	+ 6,9	- 2,4	- 4,5

IV. Densité : 250 ind/m³ ; ration alimentaire : 2,0 %/j.
 Température moyenne : 26,9 °C ; durée : 30 jours.

Type d'aliment	TIL	K 30 II	K 30 I
Oxygène dissous (mg/l)	4,9	5,1	5,1
Poids corporel initial (g/± IC 95 %)	228,4 (± 3,1)	228,0 (± 3,2)	226,8 (± 3,0)
Poids corporel final (g/± IC 95 %)	275,2 (± 6,0)	274,3 (± 6,0)	286,4 (± 5,9)
Vitesse de croissance (G _p %/J)	0,62	0,62	0,78
Croissance (g/j.ind)	1,56	1,54	1,99
Ecart de croissance par rapport à la moyenne (%)	+ 0,6	- 0,6	+17,3

TIL 30 % protéines, 10 % de graisses, 4057 cal/g
 K 30 II 30 % protéines, 6,5 % de graisses, 3677 cal/g
 K 30 II A 29 % protéines, 9,7 % de graisses, 3864 cal/g
 K 30 I 30 % protéines, 6,5 % de graisses, 3861 cal/g

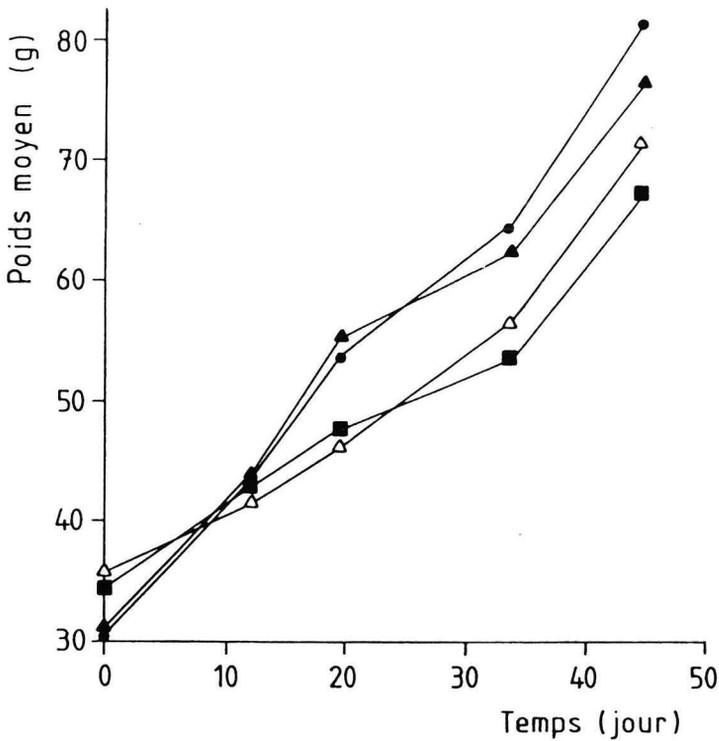


Fig. 32. Effet de la composition protéinique et de la teneur totale en protéines de l'aliment sur la croissance d'*O. niloticus* mâle

Température moyenne : 29,0°C

Oxygène dissous moyen : 4,1 mg/l

Rations journalières de nourriture : 5 à 3 % du poids du corps

	Protéines végétales	Protéines animales
●	4 %	42 %
▲	2 %	24 %
△	8 %	15 %
■	24 %	0 %

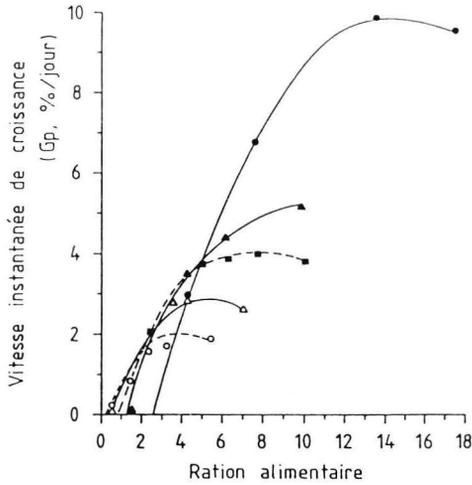


Fig. 33 a.

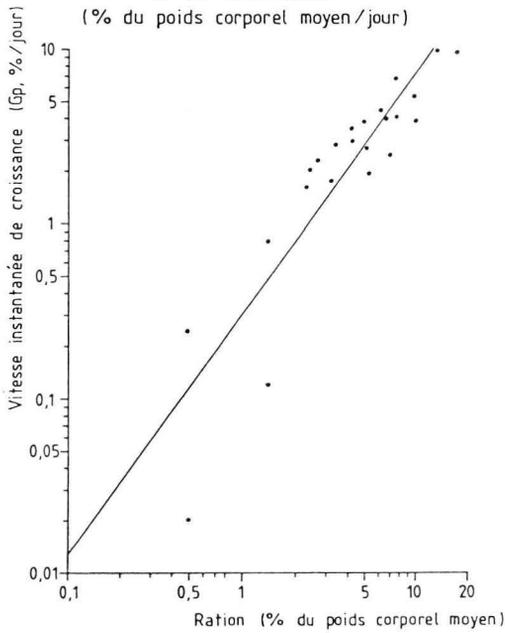


Fig. 33 b.

Influence de la ration alimentaire sur la vitesse instantanée de croissance pondérale d'*O. niloticus*

- poids moyen 2,1 g (mâles et femelles) - Température : 26,0°C
- ▲ poids moyen 12,2 g (mâles et femelles) - Température : 26,0°C
- poids moyen 32,9 g (mâles) - Température : 27,0°C
- △ poids moyen 88,6 g (mâles) - Température : 25,5°C
- poids moyen 177,9 g (mâles) - Température : 25,5°C

l'aliment (Til : les protéines animales représentant 30 % des protéines totales contre 15 % pour K30II et K30IIA). D'autre part, on observe un effet positif sur la croissance, toutefois non statistiquement significative, de l'augmentation de la teneur en graisses (K30IIA 9,7 % de graisses contre 6,5 % pour K30II). Toutefois, les écarts de croissance entre les 3 essais diminuent lors de la 2^{me} et la 3^{me} expériences (on enregistre d'ailleurs plus de différences significatives) et deviennent pratiquement nuls à l'issue de la 4^{me} expérience pour des poissons de grande taille. A ce moment, on note aussi une meilleure croissance avec l'aliment K30I qui contient moins de protéines animales (26%) que l'aliment Til (30 %).

- Une autre expérience réalisée avec des poissons de plus petites tailles révèle que le taux de croissance est d'autant plus important que la proportion de protéines animales, par rapport aux protéines végétales, ainsi que la teneur totale en protéines sont plus élevées (fig. 32).

Une analyse de variance ($F_{116}^3 = 2,91$) montre que le meilleur taux de croissance ($G_p = 2,33 \%/j$) obtenu avec l'aliment contenant au moins 42 % de protéines animales est significativement différent ($P < 0,05$) de ceux observés avec les aliments contenant 15 % ($G_p = 1,62 \%/j$) et 0 % ($G_p = 1,49 \%/j$) de protéines animales. La vitesse de croissance enregistrée avec l'aliment contenant 24 % de protéines animales ($G_p = 2,04 \%/j$) est significativement supérieure à celle observée avec l'aliment n'en contenant pas.

ii) Ration alimentaire.

Une série d'expériences portant chacune sur 5 lots d'*O. niloticus* mâles, placés dans des conditions identiques de température, d'oxygénation, de densité (200 à 300 ind./m³) et nourris avec 5 rations d'aliment T_1 ou T_2 différentes, a permis d'établir l'effet positif de l'augmentation de celles-ci sur la croissance (fig. 33 a). La vitesse de croissance est nulle avec la ration de maintenance et devient maximale avec la ration dite maximale. On observe une légère diminution (non significative) de la croissance quand la ration maximale est dépassée.

La réalisation d'analyses de variance ainsi que l'établissement des coefficients de corrélation en coordonnées semi-logarithmiques indiquent, pour chaque gamme de poids, un effet significatif de la ration alimentaire sur la vitesse de croissance :

pour un poids moyen de :

2,1 g	$F_{156}^3 = 24,4^{**}$	$r = 0,97^*$
12,2 g	$F_{36}^3 = 3,98^{**}$	$r = 0,99^{**}$
32,9 g	$F_{245}^4 = 12,3^{**}$	$r = 0,90^*$
88,6 g	$F_{295}^4 = 20,0^{**}$	$r = 0,94^*$
177,9 g	$F_{295}^4 = 16,5^{**}$	$r = 0,97^{**}$

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

Dans les conditions des expériences précédentes (température 25,5 à 27,0°C ; aliment T_1 ou T_2), les rations alimentaires (% du poids corporel/jour) de maintenance et maximales s'établissent comme suit :

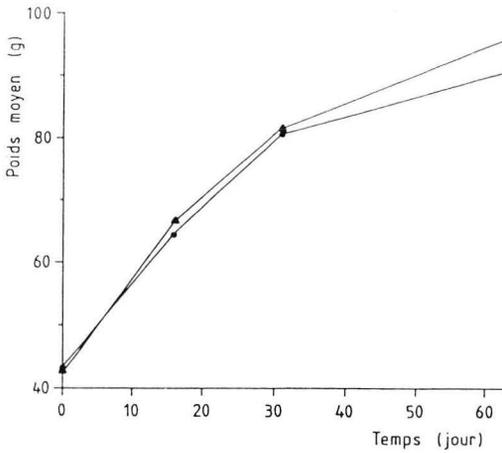


Fig. 34. : Effet de la fréquence de nourrissage sur la croissance d'O. niloticus mâle. Température : 23,3°C

- 6, 6, 6 fois/jour ($+ S_{\bar{X}}$)
- ▲ 11, 10, 9 fois/jour ($\pm S_{\bar{X}}$)

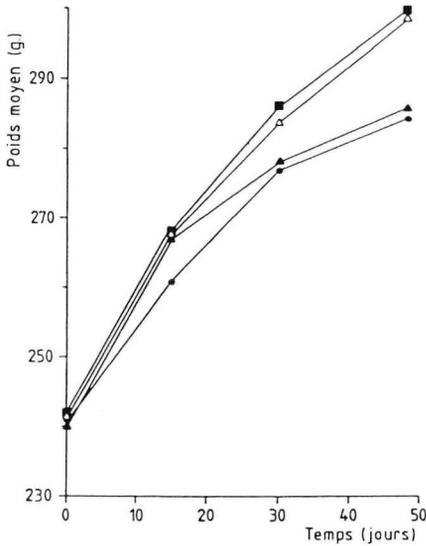


Fig. 35. : Influence de la fréquence de nourrissage sur la croissance d'O. niloticus mâle. Température : 21,4°C

- 5 fois/jour (manuel)
- ▲ 6, 5, 5 fois/jour (automatique)
- 7, 6, 6 fois/jour (automatique)
- △ 11, 10, 9 fois/jour (automatique)

Poids corporel	Ration de maintenance	Ration maximale
2,1 g	2,6 %	13,5 %
12,2 g	1,3 %	9,8 %
32,9 g	0,9 %	7,7 %
88,6 g	0,5 %	4,3 %
177,9 g	0,35 %	3,7 %

En regroupant les données des expériences précédentes, nous pouvons établir la figure 33 où apparaît la relation générale entre la vitesse instantanée de croissance (Gp en %/jour) et la ration alimentaire (R en % du poids/jour) pour des poissons de taille variées. A 26°C, cette relation est :

$$Gp (\%/j) = 0,300 \cdot R (\%/j)^{1,378} \quad r = 0,890^{**} (P < 0,01)$$

Dans des conditions expérimentales déterminées (température, oxygène, etc...), nous avons établi, au moyen des résultats précédents, la relation entre la vitesse instantanée de croissance maximale (Gp MAX en %/j) correspondant à la ration alimentaire maximale (en %/j) et le poids du corps chez O. niloticus. A la température de + 26°C, l'équation est :

$$Gp \text{ MAX} = 15,386 \cdot P^{-0,375} \quad r = -0,992^{**} (P < 0,01)$$

iii) Fréquence de distribution de la nourriture

Une expérience réalisée sur des O. niloticus mâles de petite taille (43 à 95 g) révèle un effet significatif ($P < 0,05$) positif de l'augmentation de la fréquence de nourrissage (entre 6 et 9 à 11 fois/jour) sur la croissance pour une même ration distribuée (fig. 34).

Pour des poissons de plus grande taille (240 à 300 g), l'effet de la fréquence de distribution n'est significatif ($F_{2,3,6} = 3,8$; $P < 0,05$) que lorsque l'on descend en dessous de 6 nourrissages/jour (fig. 35). Il apparaît donc, qu'en deça d'une certaine fréquence de distribution de la nourriture, inversement proportionnelle à la taille du poisson, la vitesse de croissance diminue.

2.3.4. Modélisation mathématique de la croissance d'O. niloticus en élevage expérimental. Mise en évidence de l'importance relative des facteurs intrinsèques et extrinsèques de la croissance.

Une analyse de régression linéaire multiple a été réalisée en utilisant les données relatives à 394 expériences (dont une partie est issue des expériences envisagées plus haut) menées sur des O. niloticus de poids corporel (PM) et de sexes (SX) différents, dans des conditions environnementales variées, au point de vue température (TM), oxygénation (O_2), nutrition (NO), fractions de nourriture distribuée / nourrissage (FA), densité de peuplement (DE), luminosité (LU) et teneur en matières en suspension dans l'eau (MS). Cette analyse a mis en évidence l'importance relative des variables évoquées dans les paragraphes

Tableau 20 :

Variations des variables intervenant dans le modèle de régression linéaire multiple.

Variables	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Gp % / jour	2,18	2,50	0,01	22,4
PM g	112,14	91,63	0,20	507,6
NO % du poids du corps/jour	3,80	2,40	0,10	20,0
TM °C	26,05	3,21	19,00	31,6
O2 mg/kg poisson.h	887,76	1656,89	66,00	9998,0
FA % ration journ.	14,25	7,16	6,70	33,3
SX % de la croissance des mâles	97,22	8,79	63,00	100,0
LU Joules/cm ² .jour	767,62	374,23	112,00	1681,0
MS mg/l	20,69	20,05	1,00	130,0
DE ind/m ³	1085,58	3127,95	0,10	30560,0

Signification des variables : voir texte.

Tableau 21 : Coefficients de corrélation simple entre quelques variables intervenant dans le modèle de régression multiple.

	LG _p	LPM	LO ₂
LNO	0,74	-0,55	-
INO	0,49	-0,08	-
LDE	0,16	-0,52	-
IDE	-0,36	0,32	-0,79

Variables pondérées :

$$\text{INO} = \log \text{NO} \cdot (1 + \log \text{PM})$$

$$\text{IDE} = \log \text{DE} \cdot (1 + \log \text{PM})$$

précédents ainsi que d'autres facteurs pouvant influencer la vitesse instantanée de croissance pondérale (G_p).

Les gammes de fluctuation des différentes variables intervenant directement ou indirectement dans le modèle sont reprises dans le tableau 20. On remarque que, pour toutes les variables, les variations sont importantes. La variable sexe a été exprimée en pourcent de la croissance des mâles (100 %), soit 63 % pour les femelles (voir § 2.3.1.) et des valeurs intermédiaires établies en fonction du sex-ratio existant pour chaque expérience.

Plutôt que d'exprimer la teneur en oxygène dissous en mg/l, nous avons préféré établir celle-ci en mg d'oxygène disponible pour la croissance par kg de poissons et par heure ; ceci représente l'oxygène total disponible moins la consommation d'oxygène due au métabolisme de routine (voir chap. III) ; il s'agit donc principalement de l'oxygène disponible pour la transformation de la nourriture.

Afin de diminuer la corrélation importante existant entre certaines variables du modèle, généralement responsable d'une indétermination des coefficients de régression (SNEDECOR et COCHRAN, 1967), nous avons pondéré deux variables (la ration journalière de nourriture et la densité de peuplement) en fonction du poids du corps (tableau 21). Cette transformation est d'autant plus logique que l'action de ses deux facteurs est, à valeurs égales, très dépendante du poids du poisson.

Le tableau 22 reprend toutes les variables du modèle de régression linéaire multiple final. L'analyse de ce tableau révèle que toutes les variables (excepté la densité, IDE) ont un effet significatif ($P < 0,01$) négatif (poids du corps, fraction de nourriture distribuée/nourrissage, matière en suspension ($P < 0,07$)) ou positif (nourriture totale distribuée, température, oxygène, sexe et luminosité) sur la vitesse de croissance. Si nous avons conservé l'effet de la densité, c'est que l'analyse détaillée (§ 2.3.3.3.) a démontré que celle-ci a un effet négatif significatif sur la croissance ; dans ce modèle, l'action de la variable densité est estompée par la forte corrélation existant entre celle-ci et l'oxygène dissous disponible (tableau 21).

Les coefficients standards de régression partiels (SNEDECOR et COCHRAN, 1967) indiquent l'influence relative des différents facteurs intrinsèques de la croissance : le poids du corps en premier lieu et puis le sexe. Pour ce qui concerne les facteurs extrinsèques, la ration alimentaire intervient de manière prépondérante sur la croissance. La température ainsi que l'oxygène dissous disponible agissent de façon pratiquement similaire. La luminosité et la teneur en matières en suspension ont une action plus limitée sur la croissance. L'effet mineur (sous-estimé) de la densité est issu de l'indétermination du coefficient de régression (cf. forte corrélation avec l'oxygène disponible).

Ce modèle contenant 9 variables explicatives explique 80,6 % de la variation de la vitesse instantanée de croissance pondérale. Des modèles similaires reprenant ces 9 variables explicatives ont été établis pour la vitesse instantanée de croissance linéaire (G_l : 81,5 % de la variation expliquée) et la vitesse absolue de croissance

Tableau 22

Coefficients de régression partiels, de corrélation simple et partielle pour la relation entre le logarithme de la vitesse instantanée de croissance pondérale (LGP en %/jour) et le logarithme du poids du corps (LPM en g), la ration alimentaire journalière (INO : $\log N_0 \times (1 + \log PM)$; N_0 en % du poids du corps/jour), le logarithme de la température moyenne (LTM en °C), le logarithme de la disponibilité en oxygène dissous pour la croissance (Lo₂ en mg oxygène/ kg de poisson et par heure), le logarithme du fractionnement de la ration de nourriture (LFA en % de la ration journalière), le logarithme du sexe (LSX en % de la croissance des mâles), le logarithme de la luminosité moyenne (LLU en Joules/cm².jour), la teneur moyenne en matières en suspension de l'eau (MS en mg/l), la densité de peuplement (IDE = $\log DE \times (1 + \log PM)$; DE en individus/m³).

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels.
a : ordonnée à l'origine.

Variabiles	Coef. de régression partiels	Coef. standards de régression partiels	Coef. de corrélation simple	Coéf. de corrélation partielle
a	-4,0029			
LPM	-0,3930(0,0203)**	0,51	-0,67**	-0,70**
INO	0,2452(0,0185)**	0,35	0,49**	0,56**
LTM	1,7445(0,2713)**	0,23	0,47**	0,31**
Lo ₂	0,2100(0,0466)**	0,20	0,55**	0,22**
LFA	-0,3865(0,0527)**	0,18	-0,14**	-0,35**
LSX	0,8100(0,2253)**	0,09	0,04	0,18**
LLU	0,1345(0,0532)**	0,08	0,41**	0,13**
MS	-0,0010(0,0006)(1)	0,05	-0,22**	-0,09(1)
IDE	-0,0061(0,0084)	0,03	-0,36**	-0,04

Coëfficient de détermination multiple : 0,806

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : $F_{384}^9 = 177,62^{**}$

Equation après transformation : $G_p = 99,33 \cdot 10^{-6} \cdot PM^{-0,3930} \cdot N_0^{0,2452(1+\log PM)}$
 $TM^{1,7445} \cdot O_2^{0,2100} \cdot FA^{-0,3865} \cdot SX^{0,8100} \cdot LU^{0,1345} \cdot 10^{-0,0010 MS} \cdot DE^{-0,0061(1+\log PM)}$

** P < 0,01

* P < 0,05

(1) significatif à P < 0,07

Tableau 23

Coefficients de régression partiels pour la relation entre le logarithme de la vitesse instantanée de croissance pondérale (LGp) et le logarithme du poids du corps (LPM), la ration alimentaire (INO : $\log NO \times (1+LPM)$), le logarithme de la température moyenne (LTM) et le logarithme de la disponibilité en oxygène (LO2).
 a = ordonnée à l'origine.

Variabiles	Coéfficients de régression partiels	Erreurs standards des coéfficients de régression partiels
a	-3,5596	
LPM	-0,3968**	0,0220
INO	0,2031**	0,0195
LTM	2,4736**	0,2202
LO2	0,2428**	0,0311

Coéfficient de détermination multiple : 0,758

Analyse de la variance pour l'ensemble de l'équation : $F_{389}^4 = 303,88^{**}$

Equation après transformation:

$$G_p = 275,7 \cdot 10^{-6} \cdot PM^{-0,3968} \cdot NO^{0,2031(1+\log PM)} \cdot TM^{2,4736} \cdot O_2^{0,2428}$$

** P < 0,01

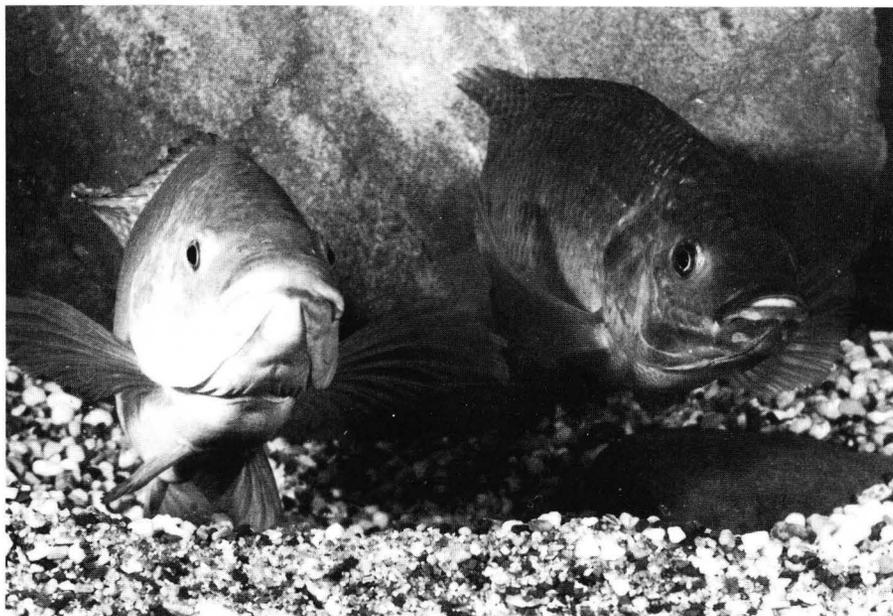


Photo 9. Couple d'O. niloticus (mâle à gauche, femelle à droite)

($\frac{\Delta P}{\Delta T}$ en g/j.ind. : 79,8 % de la variation expliquée) ; dans ces deux cas, l'importance relative des variables ainsi que le degré de signification de leurs coefficients de régression sont identiques à ceux du premier modèle.

Signalons qu'un modèle de régression plus simple, établi au moyen des 4 variables ayant l'effet le plus important, explique encore 75,8 % de la variation de la vitesse de croissance pondérale (tableau 23).

2.4. Discussion

Dimorphisme sexuel de la croissance

Le dimorphisme sexuel de la croissance en faveur des mâles, chez différentes espèces d'*Oreochromis*, a été observé par de nombreux auteurs dans diverses conditions d'élevage (MICHA, 1974 ; GUERRERO et GUERRERO, 1975 ; COCHE, 1976, 1982 ; RUWET et al., 1976 ; BONDARI, 1982).

Ce dimorphisme de la croissance provient non seulement de l'existence d'un patron de croissance différent entre mâles et femelles, mais surtout du fait que les femelles incubant leurs oeufs ne s'alimentent pas (cf. incubation buccale ; RUWET et al., 1976). Toutefois, selon LOWE-McCONNELL (1982), si les populations naturelles d'*O. niloticus* présentent le même type de dimorphisme dans les fleuves, étangs ou lagons, il en va autrement pour les populations lacustres où la croissance des femelles est très comparable à celle des mâles ; ce phénomène s'explique par une taille de maturation plus importante des femelles.

Le dimorphisme sexuel de la croissance apparaît aussi chez beaucoup d'autres espèces, agissant en faveur de l'un ou l'autre sexe : par exemple, chez *Barbus barbus*, la croissance des femelles est nettement supérieure à celle des mâles (PHILIPPART, 1977).

Croissance

La croissance nettement supérieure observée en milieu artificiel chez *O. niloticus* (fig. 19) résulte de la possibilité de créer dans ce milieu les conditions optimales de croissance qu'on ne retrouve jamais dans le milieu naturel. Ce phénomène s'observe chez d'autres espèces, par exemple chez *Leuciscus cephalus* (PHILIPPART et MELARD, 1983) et chez *Barbus barbus* (PHILIPPART, 1982 ; PHILIPPART et al., 1986).

Influence des facteurs biotiques et environnementaux

Température et poids du corps

La gamme de variation de la température rencontrée au cours de cette étude (19 à 31°C) est telle que l'effet de température, proche des valeurs létales (35 à 40°C), n'a pu être envisagé. Il est toutefois évident que la vitesse de croissance d'*O. niloticus* diminue au

delà de la température optimale ($\approx 30^{\circ}\text{C}$ pour des poissons de 40 g, fig. 22) de la même manière que chez l'hybride *O. hornorum* x *O. mossambicus* (T. optimale : 32°C ; SUFFERN et al., 1978), chez *Oreochromis* sp. (T. optimale : $28-30^{\circ}\text{C}$; RUYUNG et YUSHU, 1982), chez *Tilapia rendalli* (T. optimale : $30-31^{\circ}\text{C}$; CAULTON, 1977) et chez *Tilapia zillii* (T. optimale : $30-31^{\circ}\text{C}$; CRIDLAND, 1962 ; PLATT et HAUSER, 1978).

L'allure de la relation curvilinéaire entre la température et la vitesse instantanée de croissance et dont la concavité est orientée vers le haut (fig. 23) est assez similaire à celle établie par CAULTON (1977) chez *Tilapia rendalli*, ANDREWS et STICKNEY (1972) chez *Ictalurus punctatus*, SHELBOURN et al. (1973) chez *Oncorhynchus nerka* et KITCHELL et al. (1977) chez *Perca flavescens*. Cette relation curvilinéaire apparaît dans la première partie du modèle général de vitesse instantanée de croissance où l'on note l'existence d'une relation bilogarithmique (avec exposant > 1) entre la température et la vitesse instantanée de croissance. Mais, lorsque le poids du poisson augmente, la courbe tend à se linéariser, ce qui correspondrait plus aux observations réalisées par différents auteurs (BRETT et al, 1969 ; Mc CORMICK et al, 1972 ; MIRONOVA, 1976 ; ALLEN et WOOTTON, 1982 ; PHILIPPART, 1984) sur diverses espèces où l'on enregistre une relation pratiquement linéaire ou même curvilinéaire avec concavité orientée vers le bas, entre la température et la vitesse instantanée de croissance.

Dans la relation liant la vitesse instantanée de croissance (G_p) et le poids du poisson (Tableau 15), l'exposant d est le reflet des différents processus physiologiques de croissance, tandis que m est une mesure de l'impact des facteurs écologiques (PARKER et LARKIN, 1959). Selon WURTSBAUGH et DAVIS (1977 b), le poids du poisson agit sur le niveau métabolique mais aussi sur le taux maximum de consommation de nourriture. La taille du poisson pourrait aussi contrôler la synthèse des protéines et donc l'efficacité de la croissance (GERKING, 1971). Les observations de HAINES (1973) sur la diminution du ratio ARN-ADN lorsque le poids du poisson augmente suggèrent d'ailleurs un déclin de la synthèse des protéines quand la taille du poisson croît.

Chez la plupart des espèces, et contrairement à ce qu'on observe ici chez *O. niloticus*, la température a peu ou pas d'influence sur le coefficient (d) de la relation vitesse instantanée de croissance-poids du corps ; sa valeur habituelle se situe aux environs de $-0,4$ (JOBILING, 1983). Néanmoins, les différentes valeurs du coefficient d ($-0,374$ à $-0,557$) chez *O. niloticus* se situent dans la gamme de celles relevées dans la littérature pour d'autres espèces (tableau 24) : $-0,23$ chez *Salmo trutta* (ELLIOTT 1975 a) et $-0,65$ chez l'hybride *O. mossambicus* x *O. hornorum* (SUFFERN et al., 1978). Notons cependant que ELLIOTT (1975 a) observe chez *Salmo trutta* une variation (non significative car peu de données) de l'exposant d ($-0,276$ à $-0,325$) en fonction de la température.

De plus, chez *O. niloticus*, les variations de l'exposant poids de la relation entre vitesse absolue de croissance ($\frac{\Delta P}{\Delta t}$) - poids du corps sont en accord avec celles de l'"exposant poids" de ($\frac{P}{\Delta t}$) la relation entre le niveau du métabolisme (consommation d'oxygène) et le poids corporel (voir chapitre III) à différentes températures (tableau 25). En effet, il existe une similitude importante entre ces exposants ($r = 0,988^{**}$; $P < 0,01$) dont les valeurs évoluent dans le même sens en fonction de la température.

Tableau 24 : Influence du poids du corps sur la vitesse instantanée de croissance pondérale pour différentes espèces (recalculée selon différentes sources).

ESPECES	Gamme de poids (g)	n	Température °C	$\log G_p = M - \log P$	Source
<i>Oreochromis mossambicus</i>	0,9 - 37,0	3	-	$y=0,591 - 0,41 P$	Rajami et Job (1976)
<i>O. mossambicus</i> X <i>O. hornorum</i>	12 - 75	6	30,0	$y=1,468 - 0,65 P$	Suffern et al(1978)
<i>Tilapia rendalli</i>	0,3 - 45,0	10	25,5	$y=1,031 - 0,35 P$	Amoussa (1985)
<i>Clarias lazera</i>	0,6 - 176	4	27,5	$y=1,125 - 0,36 P$	Hogendorn et al II (1983)
<i>Ophiocephalus striatus</i>	1,9 - 124,0	14	-	$y=0,360 - 0,41 P$	Pandian (1967)
<i>Megalops cyprinoïdes</i>	1,4 - 150,0	14	-	$y=0,443 - 0,39 P$	Pandian (1967)
<i>Ophiocephalus punctatus</i>	5,6 - 31,0	3	-	$y=1,008 - 0,63 P$	Gerald (1976)
<i>Cyprinus carpio</i>	1,4 - 1000,0	7	23,0	$y=1,148 - 0,33 P$	Huisman (1970)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	1,5 - 80,0	10	15,0	$y=0,611 - 0,31 P$	Brett et al (1969)
<i>Salmo gairdneri</i>	4 - 1950	9	12,0	$y=0,485 - 0,23 P$	Staples et Nomura(1976)
<i>Salmo trutta</i>	11 - 300	7	12,8	$y=1,211 - 0,32 P$	Elliott (1975a)
<i>Barbus barbuis</i>	0,5 - 16,8	14	19,5	$y=0,753 - 0,49 P$	Philippart (1984)
<i>Oréochromis niloticus</i>	9,0 - 271,4	7	27,5	$y=1,012 - 0,46 P$	Coche (1976)

Tableau 25 : Comparaison des exposants poids des relations entre vitesse absolue de croissance ($\frac{\Delta P}{\Delta T}$) - poids du corps et entre consommation d'oxygène individuelle (niveau métabolique) - poids du corps à différentes températures chez *O. niloticus*. Valeurs des exposants poids établies à partir de relations générales de croissance et de consommation d'oxygène.

Température ° C	Exposant poids de la Relation $\frac{\Delta P}{\Delta T} = k.P^x$	Exposant poids de la relation Co oX = a.P ^b
19	0,618	0,718
21	0,583	0,628
23	0,553	0,556
25	0,527	0,498
27	0,504	0,449
29	0,483	0,408
31	0,465	0,374

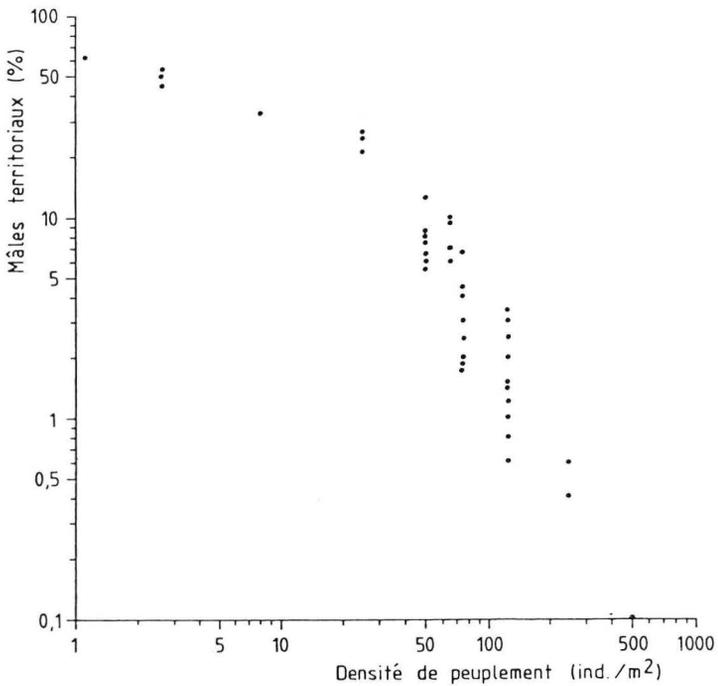


Fig. 36 : Effet de la densité de peuplement sur la territorialité des mâles chez *O. niloticus*

En conclusion, les variations du coefficient d traduisent chez le Cichlidae *O. niloticus*, une dépendance partielle de la température optimale de croissance vis-à-vis de la taille du poisson. Ce phénomène observé chez d'autres poissons (KINNE, 1960 ; MIRONOVA, 1976 ; FONDS et SAKSENA, 1977 ; HUISMANN et al., 1979 ; Mc CAULEY et CASSELMAN, 1980 ; HOGENDOORN et al., 1983 II; CUENCO et al., 1985 a et b) pourrait être interprété comme une adaptation de l'espèce au fait qu'elle rencontre des conditions de température différentes au cours de sa croissance. En effet, il est bien établi (CAULTON, 1978b, 1982 ; LOWE McCONNELL, 1982) que dans le milieu naturel, les tilapias juvéniles sont très tolérants vis à vis des hautes températures, ce qui leur permet d'exploiter au maximum la nourriture abondante des zones chaudes et peu profondes sur les bords. En revanche, les individus de plus grande taille vivent dans des zones plus profondes et naturellement moins chaudes. En relation avec cette différenciation des *preferenda* thermiques et des habitats des juvéniles et des adultes, il est logique que l'optimisation éco-physiologique de la croissance corresponde à des températures plus élevées chez les jeunes que chez les adultes.

Oxygène dissous

La diminution de la teneur en oxygène dissous qui se caractérise par un ralentissement de la vitesse de croissance chez *O. niloticus* a été observé par d'autres auteurs chez diverses espèces de *Tilapias* : COCHE (1976) constate une diminution très nette de la croissance d'*O. niloticus* lorsque la teneur en oxygène dissous tombe sous 2,3 mg/l ; MAGID et BABIKER (1975), ROSS et ROSS (1983) et VERHEYEN et al. (1985) montrent que la tension critique en oxygène chez *O. niloticus* est de 2 à 3 mg/l, ce qui est comparable à celle observée pour *O. mossambicus* (PEREZ et MCLEAN, 1976) ; ALLISSON et al. (1976) enregistrent chez *O. aureus* un ralentissement de la croissance quand la teneur en oxygène est faible. Par ailleurs, il faut tenir compte (selon KUTTY, 1972 et VERHEYEN et al., 1985), au détriment de la croissance, de la possibilité de l'existence d'un métabolisme anaérobie pour de très faibles concentrations en oxygène.

La corrélation positive entre la teneur en oxygène dissous et la vitesse de croissance a été démontrée aussi chez d'autres espèces (HERRMANN et al., 1962 ; SWIFT, 1964 ; CHIBA, 1965 ; STEWART et al., 1967 ; WITHWORTH, 1968 ; BRUNGS, 1971 ; ANDREWS et al., 1973 ; CHIBA, 1983 ; CUENCO et al., 1985 a et b).

Selon CUENCO et al (1985 a), l'oxygène est un facteur limitant dont l'action est caractérisée par des états dépendants et indépendants, au-delà d'un certain seuil, de la croissance. Chez des *O. niloticus* de 200 g nourris à satiété, on observe un effet positif de l'augmentation de la teneur en oxygène jusqu'à un seuil de 3-4 mg/l (fig. 27) au-delà duquel l'accroissement de la teneur en oxygène n'a plus d'influence sur la croissance. Pour des poissons de poids inférieur (100 g), ce seuil semble se situer plus haut (4-5 mg). Cette diminution de la sensibilité de la croissance à l'égard de taux d'oxygène plus faibles lorsque la taille du poisson augmente serait dû à la réduction parallèle du taux métabolique avec l'accroissement de la taille (cf. CUENCO et al., 1985 b).

Signalons que le seuil se situe aux alentours de 5 mg/l chez Oncorhynchus kisutch (HERRMANN et al., 1962), de 8 mg/l chez les embryons de Salmo gairdneri (Silver et al., 1963), de 3-4 mg/l chez Cyprinus carpio (CHIBA, 1965) et de 4,8 mg/l chez Sparus sarba (CHIBA, 1983), ce qui est fort comparable à ce qui se passe chez O. niloticus. Chez Micropterus salmoides, le seuil ne semble être atteint que lorsque la concentration en oxygène est proche de la saturation (STEWART et al., 1967).

Le seuil de tolérance, concernant le taux d'oxygène relativement bas observé chez O. niloticus, peut être mis en parallèle avec le fait que cette espèce se rencontre dans des habitats parfois pauvres en oxygène où la plupart des autres poissons ne peuvent vivre, (CHERVINSKI, 1982 ; PHILIPPART et RUWET, 1982) et peut s'expliquer par une très forte affinité de leur hémoglobine envers l'oxygène (VERHEYEN et al., 1985).

L'effet de la réduction du taux d'oxygène dissous sur la croissance est apparenté à une réduction de la consommation de nourriture (voir chapitre V), de telle manière que, lorsque la teneur en oxygène est très faible, l'aliment consommé se réduit pratiquement aux besoins de maintenance (HERRMANN et al., 1962 ; STEWART et al., 1967 ; ANDREWS et al., 1973). En effet, chez Micropterus salmoides et Sparus sarba, la diminution du taux d'oxygène est associée à un manque d'appétit (STEWART et al., 1967 ; CHIBA, 1983), ce qui est en accord avec nos observations sur O. niloticus (voir chapitre V).

Il faut noter toutefois que dans le milieu naturel, contrairement au milieu artificiel, la nourriture serait plus souvent le principal facteur limitant de la croissance même lorsque le taux d'oxygène est relativement bas (cf. réduction du métabolisme et donc de la consommation d'oxygène).

Densité de peuplement (ou biomasse)

De nombreux auteurs ont observé l'effet négatif de l'augmentation de la densité de peuplement sur la croissance des poissons, qu'il s'agisse de diverses espèces d'Oreochromis (COCHE, 1976, 1977 ; ALLISSON et al., 1976 ; SIN et CHIU, 1983 ; HOGENDOORN et KOOPS, 1983), de Cyprinus carpio (HEPHER, 1978 ; RAPPAPORT et SARIG, 1979), de Clarias lazera (HOGENDOORN et KOOPS, 1983), d'Epinephelus salmoides (TENG et CHUA, 1978), de Salmo gairdneri (REFSTIE, 1977 ; TRZEBIATOWSKI et al., 1981) ou de Salmo trutta (LE CREN, 1965).

L'effet de la densité peut avoir plusieurs origines ; dans le milieu naturel ou en étang de pisciculture extensive, lorsque la nourriture naturelle constitue l'essentiel des apports nutritif, l'accroissement de la densité ou de la biomasse tend à diminuer la ration individuelle de nourriture disponible et, au-delà d'une certaine biomasse limite (carrying capacity), la croissance ralentit par manque de nourriture (HEPHER, 1978).

Lors de notre étude sur O. niloticus réalisée principalement en bassin et où la ration alimentaire était toujours maximale, ce facteur ne pouvait intervenir. D'autre part, les conditions de températures, d'oxygénation et de renouvellement d'eau étant semblables dans toutes les expériences, il faut invoquer l'action d'autres facteurs pour expliquer l'effet de la densité sur la croissance.

i) Comportement social

Chez O. niloticus mâle, la territorialité se manifeste, entre autre, par le creusement de "nids" dans le substrat (argile, gravier en étang) ou par le nettoyage d'une petite surface sur le fond du bassin (RUWET et al., 1976). En comptant le nombre de nids présents dans le fond des étangs ou bassins, on peut estimer la proportion de mâles territoriaux. La figure 36 et le tableau 26 montrent que cette territorialité, associée dans une certaine mesure à de l'agressivité (défense du territoire), diminue rapidement d'une manière significative lorsque la densité augmente puis devient pratiquement nulle lorsque la densité atteint 500 ind./m². Notons de plus que ce phénomène est parallèle à l'inhibition de la reproduction qui se produit quand la densité atteint 250 ind./m² (voir tableau 17).

KAWANABE (1969 in CHIBA 1980) observe aussi chez Plecoglossus altivelis une forte inhibition de la territorialité et de l'agressivité lorsque la densité est élevée. Des réactions similaires ont été enregistrées chez Salmo trutta (BROWN, 1946), Salmo salar (FENDERSON et CARPENTER, 1971) et Salmo gairdneri (COLE, 1976, in NOAKES, 1978).

Selon MUNDIE (1974) et NOAKES (1978), l'action de la densité sur la territorialité se situerait au niveau des interactions individus dominants - individus dominés, quand la taille maximale du groupe de poissons permettant une reconnaissance individuelle est dépassée.

Chez O. niloticus, l'augmentation de la densité devrait alors avoir un effet bénéfique sur la croissance puisqu'elle diminue la dépense d'énergie et de nourriture consommée affectée à la territorialité. En effet, la figure 30 montre, chez des poissons de 100 à 250 g, un ralentissement de la croissance à faible densité (200 ind./m³) par rapport à une densité moyenne (300 ind./m³). Mais, lorsque la densité est plus forte (500 ind./m³), on enregistre de nouveau une diminution importante de la croissance (stress et compétition). De même, la figure 29 indique que l'effet de la densité ne se marque chez des individus de 60 g qu'au delà de 1.000 ind./m³. Il existe donc chez O. niloticus, en fonction de la taille, une densité optimale de peuplement (correspondant quelle que soit la taille à une biomasse de 40 - 60 kg/m³) au-delà de laquelle la croissance diminue. Des observations semblables ont été réalisées chez Salmo trutta (BROWN, 1946), O. niloticus (COCHE, 1976, 1977), Ictalurus punctatus (KILAMBI et al., 1977), Epinephelus salmoides (TENG et CHUA 1978) et Salmo gairdneri (KILAMBI, 1980). On constate donc que différentes espèces, dont O. niloticus que l'on peut considérer comme une espèce sociable, manifestent un taux de croissance optimum en présence d'un certain nombre idéal d'individus. On peut mettre en cause pour expliquer ce phénomène une diminution de la territorialité et de l'agressivité (voir plus haut), mais aussi un effet de groupe ; selon NOAKES (1978), on peut observer chez certains poissons une augmentation de la prise de nourriture lorsque ceux-ci sont groupés (facilitation sociale). En outre PARKER (1973) observe une diminution de la consommation d'oxygène (et donc d'énergie) chez différentes espèces de poissons lorsqu'ils sont groupés plutôt qu'isolés et suggère l'existence d'un effet calmant ainsi que l'avantage hydrodynamique du banc.

Si on excepte les variations de croissance relativement minimes dont il vient d'être question, on constate que, pour une gamme de densités extrêmes, la tendance générale est une diminution de la croissance d'O. niloticus lorsque la densité augmente (fig. 31), l'effet de

Tableau 26 : Influence de la densité de peuplement sur le nombre de mâles territoriaux chez *O. niloticus*. Bassins de 4m²/1m³.

Poids moyen (g)	densité (ind/m ³)						χ^2 d.f : 5
	200	300	500	1000	2000	3000	
	(1)						
18,0	0	0	0	0	0	0	
34,5	14	7	12	3	3	0	221,6 **
50,5	17	12	22	2	2	0	316,5 **
% de mâles territoriaux	7,8	3,2	3,4	0,3	0,1	0	

Poids moyen (g)	densité (ind/m ³)			χ^2 d.f : 2
	200	300	500	
	(1)			
102,0	15	5	5	26,0 **
129,0	14	5	4	25,2 **
142,5	15	4	4	30,3 **
160,0	14	4	3	29,7 **
175,0	12	5	4	19,2 **
192,0	16	6	5	27,4 **
208,0	13	5	6	18,1 **
228,0	12	4	6	16,8 **
% mâles territoriaux	6,9	1,6	0,9	

** significatif à $P < 0,01$

(1) nombre de mâles territoriaux.

La densité étant d'autant plus marquée que la densité est faible, ce qui est d'ailleurs en accord avec les observations de LE CREN (1965) sur *Salmo trutta*. L'origine de cette diminution de la croissance, lorsque la densité augmente, pourrait être l'accroissement de la compétition inter-individuelle pour accéder au point de nourrissage et le gaspillage de nourriture qui en découle (REFSTIE, 1977 ; PETIT, 1980) mais aussi le développement de la hiérarchie sociale, plus nécessairement reconnue par les individus, ce qui conduit à des relations sociales instables et à une augmentation de l'agressivité (cf. *Salmo salar* domestique, FENDERSON et CARPENTER, 1971), et l'augmentation de la fréquence des contacts individuels (cf. *Salmo salar*, REFSTIE et KITTELSEN, 1976), qui entraînerait une diminution de la consommation de nourriture (FENDERSON et CARPENTER, 1971).

Il faut aussi envisager, surtout dans des conditions de surdensité, l'effet d'autres facteurs tels que le stress et les phéromones examinés dans les paragraphes suivants.

ii) Stress

Selon WEDEMEYER (1980), le stress ou mieux le "stresseur" est un changement environnemental suffisamment important que pour requérir une réponse physiologique de la part du poisson ; celle-ci peut comprendre une libération d'hormones (épinéphrine, corticostéroïdes, ...), une modification de la chimie du sang (hyperglycémie, hypochlorémie, ...) et un accroissement du métabolisme de l'azote. A ce titre, la surdensité de peuplement est considérée comme un "stresseur". WARNER et WILLIAM (1977) observent un taux de glucose sanguin plus important que la normale chez *Ictalurus punctatus* élevé à très forte densité. WEDEMEYER (1969) enregistre les signes physiologiques du stress chez *Oncorhynchus kisutch* placé à forte densité ; PETERS et al. (1980) font la même observation chez *Anguilla anguilla* suite à l'agressivité importante entre individus. Nous n'avons pas tenté de mettre en évidence physiologiquement l'apparition du stress chez *O. niloticus* élevé à forte densité ; néanmoins, il est certain que celui-ci existe (notamment si l'on se base sur la coloration de la peau qui, pour des densités élevées, devient presque noire, signe extérieur de stress chez *O. niloticus*) et exerce une influence négative sur la croissance, lorsqu'il apparaît au-delà d'un certain seuil qui pourrait être la densité optimale de peuplement.

Si le stress a un rôle régulateur dans le milieu naturel, ce n'est plus le cas en milieu confiné où les poissons ne peuvent échapper au stresseur, ce qui aurait pour effet une perte d'appétit et donc une réduction de la croissance (cf. WEDEMEYER 1980).

Les observations de MORIARTY (1973) confirment cette théorie : en effet, cet auteur constate chez *O. niloticus* exposé au stress, une diminution des sécrétions stomacales d'acide et donc des possibilités de digestion.

iii) Phéromones

L'émission par les poissons élevés en milieu confiné et à forte densité de substances inhibitrices spécifiques de la croissance (phéromones ; "crowding factor") est un phénomène connu (YU et PERLMUTTER, 1970 ; PFUDERER et al., 1974 ; SOLOMON, 1977 ; HENDERSON-ARZAPALO et al., 1980).

Chez Brachydanio rerio et Trichogaster trichopterus, les substances inhibitrices de croissance sont extraites de l'eau au moyen de méthylchloroforme et leur action est spécifique à l'espèce (YU et PERLMUTTER, 1970) ; ces deux auteurs notent également l'effet inhibiteur beaucoup moins important de certains déchets métaboliques (ammoniac). PFUDERER et al. (1974) réussissent à extraire et à purifier partiellement la substance inhibitrice (diglycéride) qui réduit la croissance et la fréquence de battement du coeur chez Carassius auratus et Cyprinus carpio.

Enfin, HENDERSON-ARZAPALO et al. (1980) observent chez O. mossambicus une hypersensibilité (réaction anaphylactique cutanée) à un composant du mucus présent dans l'eau des bassins d'élevage et qui entraîne une mortalité et une diminution de la croissance. Cette substance d'un poids moléculaire élevé (8×10^5 daltons) émise par O. mossambicus est proche d'une bêta-globuline et affecte également d'autres espèces de tilapias : O. aureus, O. niloticus et Tilapia zillii ; néanmoins, les auteurs précités ne retrouvent pas cette substance chez O. aureus.

En appliquant la technique employée par ces auteurs, nous n'avons pas non plus détecté, dans l'eau des bassins densément peuplés en O. niloticus, la présence d'un composé semblable à celui émis par O. mossambicus. Néanmoins, lors de la chromatographie, apparaît un pic correspondant à des substances de poids moléculaire égal à + 2.800 (fig. 37). Cependant, aucun bio-essai concernant ces composés n'ayant été réalisé, nous ne pouvons affirmer qu'il s'agit de substances inhibitrices de croissance. Le taux de renouvellement de l'eau dans les bassins d'expérience étant proportionnel à la densité-biomasse, la concentration en substances inhibitrices, si celles-ci existent, est identique dans chaque bassin à moins qu'il n'existe une relation entre la quantité de substance inhibitrices émises/individu et la densité de peuplement. A ce sujet, MESKE (1973) observe que la croissance de Cyprinus carpio, élevée à une biomasse de 1 kg/l, n'est pas affectée par cette surdensité lorsque le taux de renouvellement de l'eau est très élevé (1 fois/3 minutes).

Des observations réalisées à la pisciculture intensive industrielle Piscimeuse S.A. montrent que, lorsque la densité devient très élevée (10.000 ind/m³ pour des poissons de 6-7 g et 800 ind/m³ pour des poissons de 200 g), O. niloticus devient extrêmement sensible aux manipulations (perte de nombreuses écailles, effilochage des nageoires, mortalité importante) (cf. O. mossambicus ; HENDERSON - ARZAPALO et al., 1980). Ceci tendrait à suggérer l'existence de phéromones chez O. niloticus auxquels celui-ci réagirait à très forte densité.

En résumé, l'effet du facteur densité de peuplement sur la croissance de O. niloticus se réaliserait suivant différentes voies qui interagissent : 1) une diminution de la territorialité (effet positif) mais un accroissement des contacts interindividuels et de la compétition (effet négatif) lorsque la densité augmente, 2) à partir d'une certaine densité, l'agressivité se réduit considérablement (densité optimale) ; 3) quand ce seuil est dépassé, on observe un développement du stress (effet négatif) et probablement de l'action des substances inhibitrices de croissance (effet négatif).

Tableau 27 : Teneurs optimales en protéines dans l'aliment pour différentes espèces d'*Oreochromis*.

Espèces	poids des poissons (g)	teneurs optimales en protéines	nature des protéines	auteurs
<i>O. aureus</i>	0,3 - 0,5	36 %	100% animale ou 100% végétale	Davis et Stickney (1978)
"	2,5 - 7,5	34 %	animale et végétale	Winfree et Stickney (1981)
<i>O. mossambicus</i>	0,5 - 1,0	40 %	100% animale	Jauncey (1982)
"	1,0 - 2,5	38 %	animale végétale	Crutz et Laudencia (1977)
"	6,0 -30,0	35 %	100% animale	Jauncey et Ross (1982)
<i>O. niloticus</i>	6 - 10	20 à 30 %	16 à 24 % animale	Crutz et Laudencia (1978)
"	30 - 50	46 %	91 % animale	cette étude
"	80 -230	30 %	30 % animale	cette étude
"	230 -280	30 %	26 % animale	cette étude

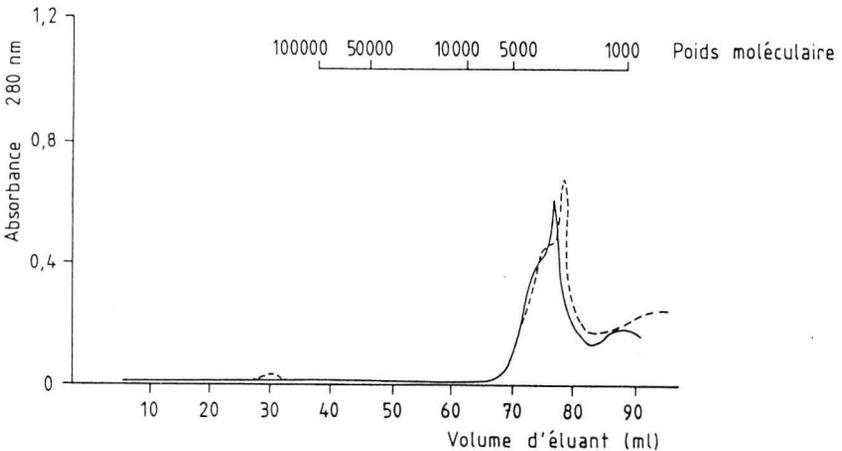


Fig. 37. : Chromatographie sur colonne de SEPHACRYL S200 des concentrats d'eau de bassin

— Densité de peuplement 5000 ind/m³
 - - - Densité de peuplement 1000 ind/m³

Alimentation

i) Composition de l'aliment

Chez certaines espèces comme Cyprinus carpio (VIOLA et RAPPAPORT, 1979 ; VIOLA et al., 1981), Salmo gairdneri (ATHERTON et AITKEN, 1970 ; WATANABE et al., 1979), Tctalurus punctatus (DUPREE et al., 1979), la rétention des protéines et le taux de croissance sont accrus par adjonction d'huile à l'aliment (effet extracalorique de l'huile qui est utilisée comme source primaire d'énergie plutôt que les protéines). Ce n'est pas le cas pour O. niloticus chez qui nous ne constatons aucune influence significative positive de l'accroissement de la teneur en graisse de l'aliment sur la croissance. Cette observation va dans le sens de celles de VIOLA et ARIELI (1983) qui, en étudiant l'hybride O. aureus x O. niloticus, ne notent pas d'augmentation de la croissance lorsque la teneur en graisses dans l'aliment croît et de KUBARYK (1980 in VIOLA et ARIELI 1983) qui, chez des juvéniles d'O. niloticus, enregistra même une diminution de la croissance lorsque la teneur en huile dépasse 7 % (cf. rapport protéines/lipides).

Notons toutefois que TESHIMA et al. (1978) constatent que, chez Tilapia zillii, l'addition d'huile à l'aliment est plus efficace comme source d'énergie que l'adjonction d'hydrates de carbone et permet une légère épargne des protéines. Selon VIOLA et ARIELI (1983), la faible utilisation des lipides par Oreochromis spp pourrait être due à un manque d'enzymes lipasiques et/ou à un mécanisme d'absorption déficient.

Comme chez de nombreuses espèces d'Oreochromis et de Tilapia, l'augmentation de la teneur en protéines exerce une action positive sur la croissance d'O. niloticus (voir fig. 32) (CRUTZ et LAUDENCIA, 1978 ; DAVIS et STICKNEY, 1978 ; TESHIMA et al., 1978 ; MAZID et al., 1979 ; GOPHEN, 1980 ; BOWEN, 1982 ; JAUNCEY, 1982), mais, lorsque la teneur en protéines devient trop élevée, la croissance d'O. niloticus diminue (cf. TESHINA et al., 1978 ; MAZID et al., 1979 ; BOWEN, 1982 ; JAUNCEY, 1982). Il existe donc une teneur en protéines optimale pour la croissance ; en outre, cette teneur optimale diminue quand la taille du poisson croît (Tableau 27) (cf. WINFREE et STICKNEY, 1981 ; BOWEN, 1982).

Les exigences protéiniques d'autres espèces comme Cyprinus carpio (OGINO et SAITO, 1970), Oncorhynchus kisutch (DE LONG et al., 1958) sont généralement plus importantes ; on observe même chez celles-ci une augmentation du taux de croissance parallèlement à l'accroissement de la teneur en protéines, même au-delà de la ration protéinique optimale. Par contre, chez Ctenopharyngodon idella, la carpe herbivore, on enregistre aussi une diminution de la croissance au-delà de la ration protéinique maximale (DABROWSKI, 1977). L'origine de la diminution de la croissance, lorsque la ration protéinique devient trop élevée, provient, selon BOWEN (1982) et JAUNCEY (1982), du coût énergétique supplémentaire résultant du catabolisme des protéines excédentaires (désamination et excrétion de l'ammoniaque).

ii) Fréquence de nourrissage

De la même manière que chez *O. niloticus*, plusieurs auteurs ont observé chez différentes espèces l'effet positif sur la croissance de l'augmentation (jusqu'à un certain point) de la fréquence de nourrissage ; c'est le cas chez *Carassius auratus* (ROZIN et MAYER, 1964), *Perca flavescens* (NOBLE, 1973), *Cyprinus carpio* (HUISMANN, 1974 in HOGENDOORN, 1981), *Clarias lazera* (HOGENDOORN, 1981), *Pleuronectes platessa* (JOBLING, 1982 a), *O. Mossambicus* et *O. niloticus* (MACINTOSH, 1982 ; MACINTOSH et DE SILVA, 1982). Notons toutefois que chez les espèces carnivores comme *Salmo trutta*, *Salmo gairdneri*, *Ictalurus punctatus* et *Heteropneustes fossilis* (ELLIOTT, 1972 ; GRAYTON et BEAMISH, 1977 ; ANDREWS et PAGE, 1975 ; SINGH et SRIVASTAVA, 1984), l'accroissement de la fréquence de nourrissage au-delà de 1 à 2 fois/jour n'augmente pas la croissance. Ce manque de réponse à l'accroissement de la fréquence de nourrissage peut être attribué à un métabolisme lent et à un temps de passage long à travers le tube digestif (GRAYTON et BEAMISH, 1977).

Chez *O. niloticus*, espèce planctonophage (donc possédant un estomac relativement petit et dont la tendance dans le milieu naturel est de s'alimenter continuellement au long de la journée (ROSS et JAUNCEY, 1981 ; JAUNCEY et ROSS, 1982), il est logique que l'augmentation de la fréquence de nourrissage (et donc la diminution de la fraction de la ration journalière/nourrissage) exerce une action positive sur la croissance. En effet, une espèce planctonophage ne peut ingérer de grandes quantités de nourriture en une fois ; en outre, on a observé (cf. WINDELL, 1978) chez plusieurs espèces une accélération de la progression de la nourriture dans le tube digestif lorsque la fréquence de nourrissage augmente.

La fréquence à partir de laquelle toute augmentation ne produit plus une amélioration de la croissance peut être considérée comme la fréquence de nourrissage optimale (cf. GRAYTON et BEAMISH, 1977). Chez *O. niloticus*, elle est de 9 fois/jour pour des poissons de 80 à 100 g et de 6 fois/jour pour des poissons de 240 à 300 g : MACINTOSH et DE SILVA (1982) recommandent chez *O. mossambicus* une fréquence de nourrissage de 8 fois/jour pour des alevins et de 3 fois/jour pour des adultes). Cette fréquence dépend donc de la taille (cf. réduction de la ration alimentaire journalière relative avec la taille), mais aussi de paramètres environnementaux tels que la température qui agit notamment sur le temps de transit de l'aliment dans le tube digestif (ROSS et JAUNCEY, 1981 ; HOFER et NEWKLA, 1983).

iii) Importance de la ration alimentaire

La relation entre la croissance et la ration alimentaire a été démontrée par de nombreux auteurs (WEBB, 1978 ; CUENCO et al. 1985 b) ; cette relation est soit curvilinéaire comme chez *O. niloticus* (cette étude), *Oncorhynchus nerka* (BRETT et al., 1969), *Ictalurus punctatus* (ANDREWS et STICKNEY, 1972), *Ctenopharyngodon idella* (HUISMANN et VALENTIEN, 1981), *Gasterosteus aculeatus* (ALLEN et WOOTTON, 1982) et *Clarias lazera* (HOGENDOORN et al., 1983 II), soit linéaire comme chez *Micropterus salmoides* (NIIMI et BEAMISH, 1974), *Salmo trutta* (ELLIOTT, 1975 b), *Salmo gairdneri* (STAPLES et NOMURA, 1976) et *Barbus barbus* (PHILIPPART, 1984).

L'analyse de cette relation conduit à une observation (cf. WEBB, 1978 ; CUENCO et al., 1985 b) : sachant que lorsque la ration est nulle, la vitesse de croissance est négative, que la ration de maintenance procure une croissance nulle et que le taux de nutrition conduisant à une croissance maximale correspond à la ration maximale, on constate que l'importance de cette dernière diminue avec la taille du poisson mais dépend aussi d'autres facteurs tels que la température, la concentration en oxygène dissous, etc...

La valeur de la ration de maintenance, qui diminue avec la taille, dépend surtout de la température.

La légère diminution de la croissance enregistrée chez O. niloticus lorsque la ration alimentaire dépasse la valeur maximale a aussi été observée chez Cyprinus carpio (HUISMANN, 1976), Salmo gairdneri (STAPLES et NOMURA, 1976 ; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 a) et Clarias lazera (HOGENDOORN et al., 1983 II). L'origine de ce phénomène pourrait être un manque d'appétence dans un milieu sursaturé en nourriture et un manque de compétition pour accéder à la nourriture (cf. NOAKES et BALON, 1982). A cela, on peut ajouter une pollution organique trop importante (matière en suspensions, conditions sanitaires déficientes à cause du taux élevé de bactéries) provoquée par l'aliment non consommé.

Lumière

Au cours de notre étude, il a été difficile de dissocier totalement l'effet de la lumière de celui de la température : en effet, ayant réalisé nos expériences en milieu semi-naturel, une corrélation positive significative ($r = 0,65$) apparaît entre les deux variables. Cependant, le modèle général de vitesse instantanée de croissance (§ 2.3.4.) fait apparaître l'action significative (corrélation partielle = 0,13) positive de l'intensité lumineuse (généralement corrélée dans cette étude avec la photopériode) sur la croissance d'O. niloticus. Le résultat est logique quand on sait que O. niloticus exhibe une activité de nutrition typiquement diurne (MORIARTY, 1973 ; voir chapitre 5). Cette relation positive entre luminosité ou photopériode et croissance existe chez de nombreuses espèces, par exemple Oncorhynchus tshawytscha (EISLER, 1957), Lepomis cyanellus (GROSS et al., 1965), Perca flavescens (HUH et al., 1976), Salmo salar (KOMOURDJAN et al., 1976), Solea solea (FUCHS, 1978), Dicentrarchus Labrax (BARAHONA-FERNANDES, 1979).

En revanche, CRIDLAND (1962) n'observe pas d'effet significatif de l'intensité lumineuse sur la croissance de Tilapia zillii ; CLARKE et al. (1981) enregistrent même un effet inverse de la photopériode sur la croissance d'Oncorhynchus kisutch.

L'action de la luminosité et de la photopériode sur la croissance est donc variable selon qu'il s'agit de poissons diurnes, nocturnes ou migrateurs.

L'action de la lumière sur la croissance s'explique par une induction au niveau de l'hypophyse de la production d'hormones pituitaires de croissance (notamment GH) qui interviendraient au niveau de la synthèse des protéines. Cette corrélation positive entre le taux d'hormones (GH) et la photopériode a été mise en évidence chez diverses espèces de poissons (SWIFT et PICKFORD, 1962 ; KOMOURDJAN et al., 1976). En outre, KOMOURDJAN et al. (1976) et CLARKE et al. (1977) ont établi une relation entre ce taux d'hormones et la vitesse de croissance chez Salmo salar et O. mossambicus, et Oncorhynchus nerka.

Matières en suspension

L'effet négatif (à la limite de la signification statistique) de la teneur en matières en suspension (il s'agit dans notre étude principalement de sédiments minéraux de la Meuse) sur la croissance, apparaissant dans le modèle général explicatif de la croissance, pourrait provenir du stress mécanique que celles-ci exercent sur les branchies et des interférences qu'elles produisent au niveau des échanges gazeux, avec comme effet une réduction du métabolisme (cf. McLEOD et SMITH, 1966 ; SMITH et al., 1967 ; WEBB, 1978).

En outre, il est possible que, chez un planctonophage filtrant comme O. niloticus (MORIARTY et MORIARTY, 1973 a), une certaine quantité de matière minérale soit avalée, ce qui provoquerait une perte d'appétit ; de plus, la diminution de la visibilité dans l'eau parfois très turbide (jusqu'à 250 mg/l de matière en suspension) pourrait réduire l'accessibilité de la nourriture. Ces deux facteurs occasionneraient une diminution de la croissance (cf. chapitre V) par le biais d'une réduction de la consommation de nourriture.

Modélisation de la croissance

A ce jour, il existe très peu d'études qui tentent d'établir le patron de croissance d'une espèce de poisson dans des conditions environnementales variables, tel que nous l'avons réalisé pour O. niloticus.

Citons cependant les quelques études suivantes :

- 1) ELLIOTT (1975 a) sur Salmo trutta et PHILIPPART (1984) sur Barbus barbus décrivant la vitesse de croissance en fonction du poids du corps et de la température ;
- 2) ALLEN et WOOTTON (1982) établissent pour Gasterosteus aculeatus un modèle plus complet incluant outre les variables citées plus haut la ration alimentaire et dont l'équation de régression multiple explique 81 % de la variation de la vitesse de croissance ;
- 3) KITCHELL et al. (1977), suivant les résultats d'expériences d'analyse de croissance dans des conditions environnementales variables, construisent pour Perca flavescens un modèle de simulation de la croissance ;
- 4) MELARD (1977) obtient chez Leuciscus cephalus un modèle de croissance linéaire en milieu naturel, incluant comme variable explicative la température, la densité de peuplement, la pente de la rivière, la teneur en calcium et nitrates ;

- 5) AQUINO et NIELSEN (1983) établissent pour *O. niloticus* élevé en cage une relation entre la vitesse de croissance (G_p) et le poids du poisson (P) ainsi que la production primaire (PP) :
 $G_p = 12,54 - 6,50 \log P + 9,16 \log PP$; cette relation explique 54 % de la variation de la vitesse de croissance ;
- 6) chez *Tilapia rendalli*, CAULTON (1978a) a mis au point des modèles de croissance en terme énergétique à différentes températures, incluant le poids du poisson et la quantité d'aliment consommée ;
- 7) plus récemment et en suivant une démarche semblable à la nôtre pour *O. niloticus*, CUENCO et al. (1985 a et b) ont construit un modèle général de bioénergétique et de croissance de poissons élevés en étang (principalement le poisson-chat américain, *Ictalurus punctatus*), basé sur de nombreuses données bibliographiques relatives à différentes espèces. Ce modèle inclut comme variables explicatives la taille du poisson, la température, l'oxygène dissous, l'ammoniac non ionisé et la quantité de nourriture distribuée. Les plus importants de ces paramètres, excepté la taille, sont comme chez *O. niloticus* la ration alimentaire et la température agissant à travers la composante métabolique et la consommation de nourriture. En outre, CUENCO et al (1985 b) établissent des modèles prédictifs de croissance combinant les différentes variables prises deux à deux (température-taille, oxygène-nourriture, etc...) et démontrent le parallélisme entre ces modèles et les principes de bioénergétique des poissons.

2.5. Conclusions

Puisque le but final de cette étude était de développer des équations de régression pouvant être utilisées pour prédire la croissance d'*O. niloticus* au sein de populations artificielles ou naturelles, la gamme de variation des différentes variables explicatives (température, alimentation, oxygénation, etc...) a été choisie afin qu'elle reflète les conditions existant dans ces milieux. Cela a parfois impliqué pour certaines variables une gamme restreinte de variation (température, alimentation). Néanmoins, cette étude nous a permis de bien cerner l'effet de ces différentes variables qui, selon FRY (1971) et WEBB (1978), se classent, 1) en facteurs de contrôle (température) et limitants (nourriture, oxygène, ammoniac) qui affectent la quantité d'énergie disponible pour la croissance d'un organisme et, 2) en facteurs masquants et directeurs (densité de peuplement, lumière, ...) qui influencent la distribution spatiale et temporelle de celle-ci dans l'animal. A cette classification, on peut ajouter les facteurs biotiques (ou intrinsèques : taille, sexe, etc...).

En utilisant ce mode de classification et en construisant des modèles simples issus du modèle général de croissance établissant la relation entre la vitesse de croissance d'*O. niloticus* et chaque facteur pris un à un, on peut schématiser leur action sur la croissance (fig. 38 a à h). La gamme de variation de ces facteurs a été choisie en fonction de celle utilisée pour l'établissement du modèle général de croissance (tableau 20).

i) Facteurs de contrôle (fig. 38 a)

Il s'agit principalement de la température qui détermine le niveau du métabolisme ainsi que le taux de consommation et l'efficacité d'assimilation de la nourriture.

ii) Facteurs limitants

C'est d'abord la nourriture (quantité, qualité, distribution ; fig. 38 b et c), mais aussi les paramètres qui réduisent le métabolisme et l'appétit en dessous de la ration alimentaire maximale, comme l'oxygène disponible pour la croissance, la teneur en matières en suspension (fig. 38 d et e). L'ammoniac non ionisé est aussi un facteur limitant de la croissance ; nous n'en avons pas tenu compte dans cette étude parce qu'il présentait des variations peu importantes (0,017 à 0,101 mg NH_3/l) ; en outre, les concentrations maximales observées (0,101 mg NH_3/l) étaient, d'une part, loin du seuil de toxicité établi pour *O. niloticus* (LD50 : 2,4 mg NH_3/l ; REDNER et STICKNEY, 1979) et, d'autre part, inférieures aux valeurs au-delà desquelles la croissance est affectée chez d'autres espèces (CUENCO et al., 1985 b).

iii) Facteurs directeurs

Les interactions sociales, la hiérarchie, la compétition et la formation de territoires produisent un détournement d'une partie de l'énergie vers l'activité locomotrice. A ce titre, la densité de peuplement (fig. 38 f) peut être considérée comme un facteur directeur : en effet, on peut assimiler la densité à une composante de l'environnement du poisson à laquelle celui-ci répond comme à un facteur environnemental. La densité de peuplement ne doit donc pas figurer parmi les vrais facteurs biotiques (cf. WEBB, 1978). La lumière (fig. 38 g) exerce une influence sur la glande pituitaire et donc sur la sécrétion d'hormones et sur l'activité du poisson ; elle est considérée comme un facteur directeur. En fait, l'action de ces deux variables se reflète dans le coût énergétique de l'activité spontanée (= métabolisme de routine). Toutefois, il ne faut pas négliger le fait que les deux facteurs, à travers le développement du stress, la production de phéromones inhibitrices de croissance (densité) et d'hormones de croissance (lumière) pourraient aussi être associés aux facteurs limitants de la croissance.

iiii) Facteurs biotiques

Les principaux facteurs biotiques sont le poids ainsi que le sexe du poisson (fig. 38 h) qui déterminent le niveau du métabolisme.

Remarquons pour terminer que les différents facteurs interagissent fréquemment. Par exemple :

- 1) la température optimale de croissance dépend de l'importance de la ration alimentaire quand celle-ci est inférieure à la ration maximale ;
- 2) l'effet de la concentration en oxygène est dépendant de la taille ;
- 3) la valeur de la ration maximale de nourriture décroît quand le taux d'oxygène diminue, ...

La croissance est donc le résultat final de l'action complexe de multiples facteurs agissant en sens divers.

Fig. 38. : Résumé de l'effet de plusieurs facteurs environnementaux et biotiques sur la vitesse de croissance d'O. niloticus à différents poids corporel.

- a) Température
- b) Ration alimentaire journalière ($T^{\circ} = 26^{\circ}\text{C}$)
- c) Fraction de la ration par nourrissage ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)
- d) Oxygène dissous disponible pour la croissance ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)
- e) Matières en suspension ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)
- f) Densité de peuplement ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)
- g) Luminosité ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)
- h) Poids du corps et sexe ($T^{\circ} = 28^{\circ}\text{C}$)

Remarque : la figure 38 b n'a pas été établie suivant le modèle général de croissance, mais à partir d'équations simples permettant de déterminer la vitesse maximale de croissance, la ration alimentaire maximale et de maintenance en fonction du poids du poisson (voir § 2.3.3.4. et chapitre V).

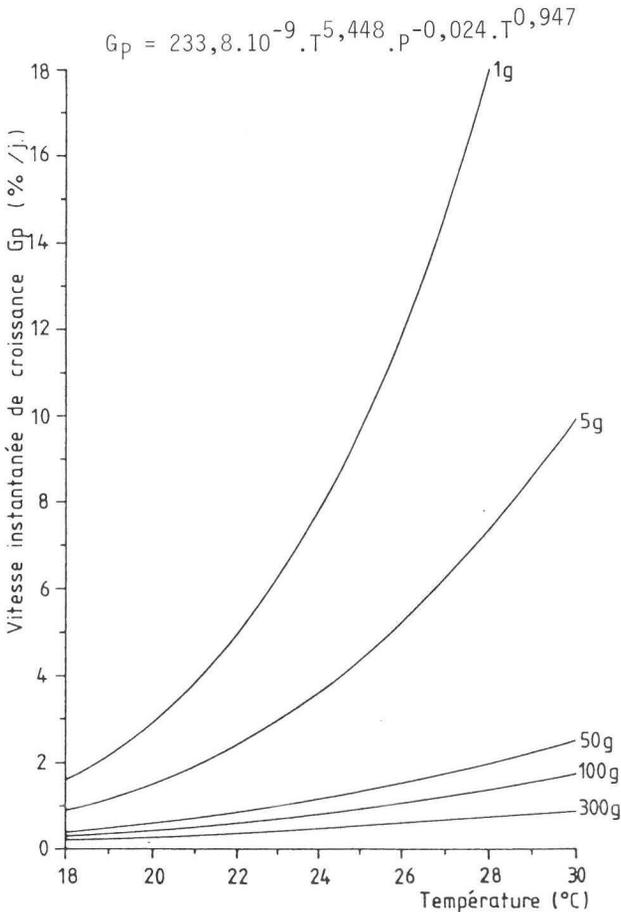


Fig. 38 a

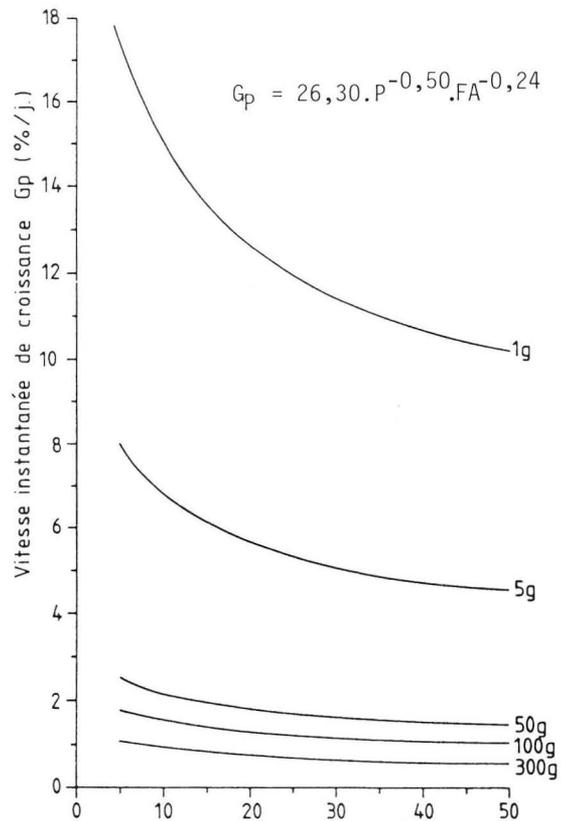


Fig. 38 c Fraction de la ration journalière d'aliment distribuée par nourrissage (%)

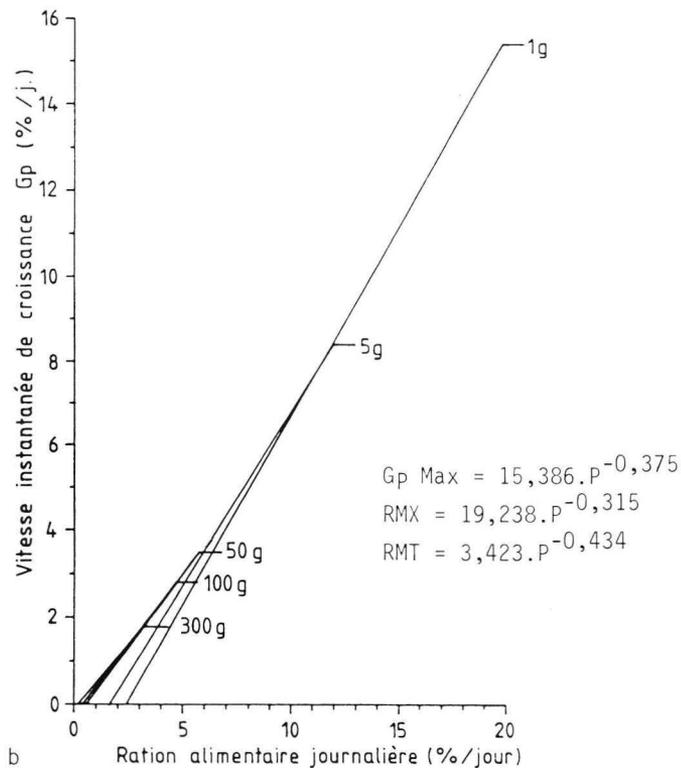


Fig. 38 b Ration alimentaire journalière (%/jour)

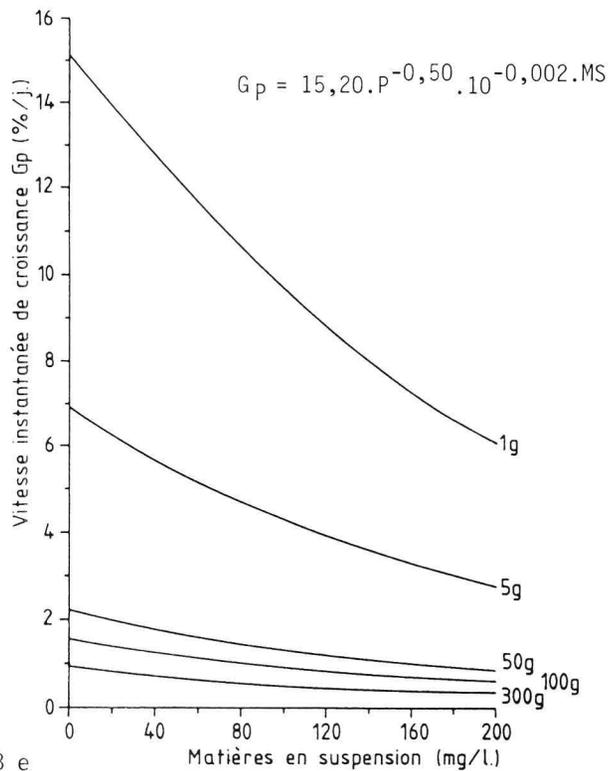


Fig. 38 e

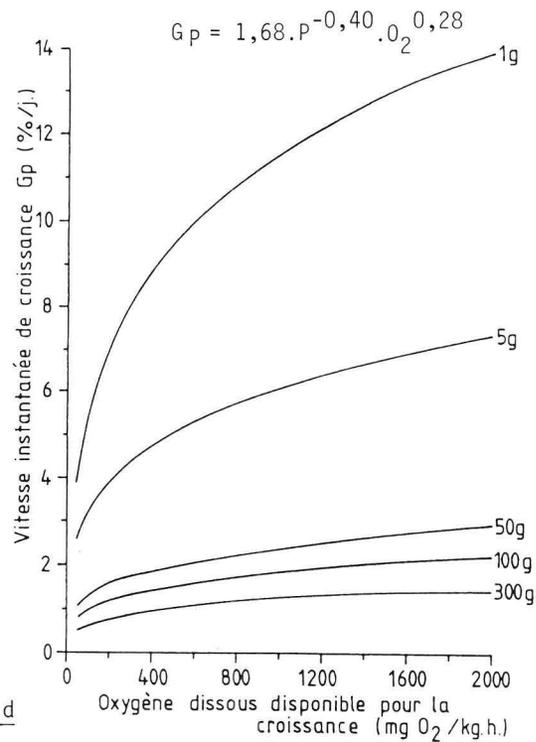


Fig. 38 d

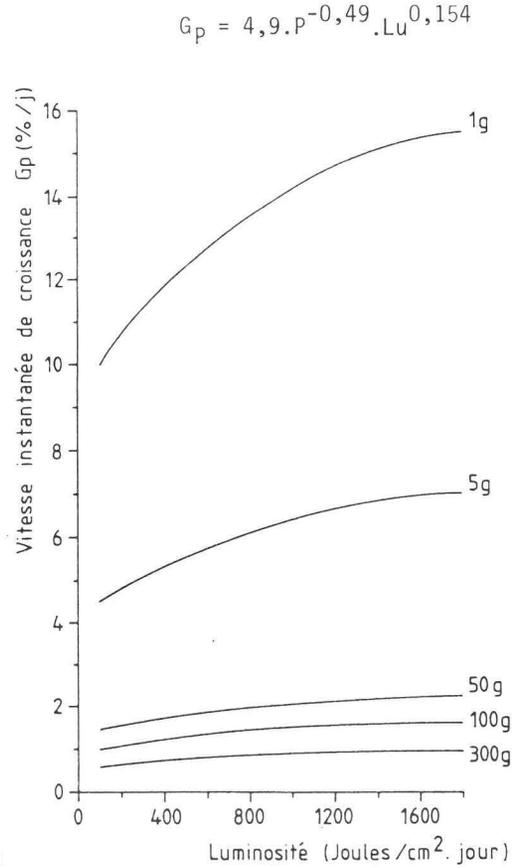


Fig. 38 g

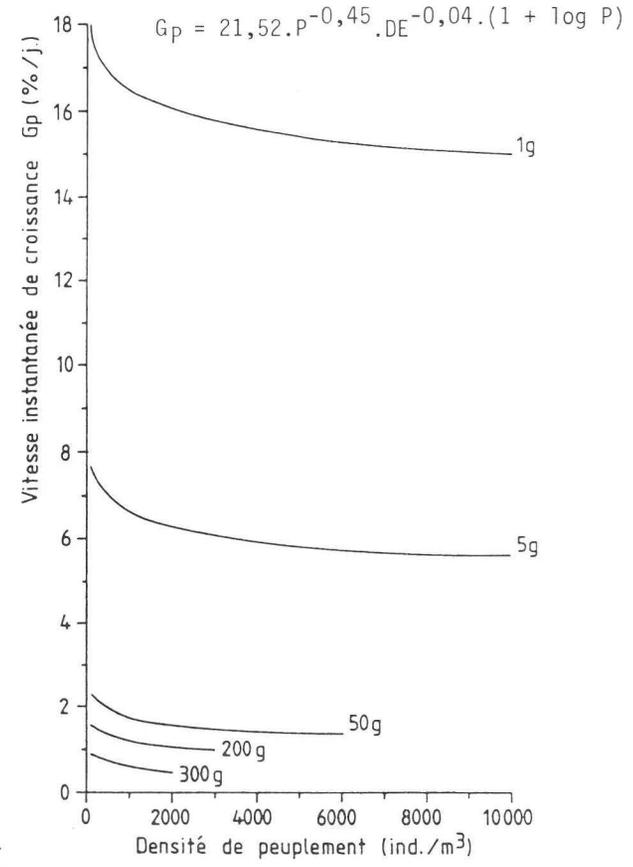


Fig. 38 f

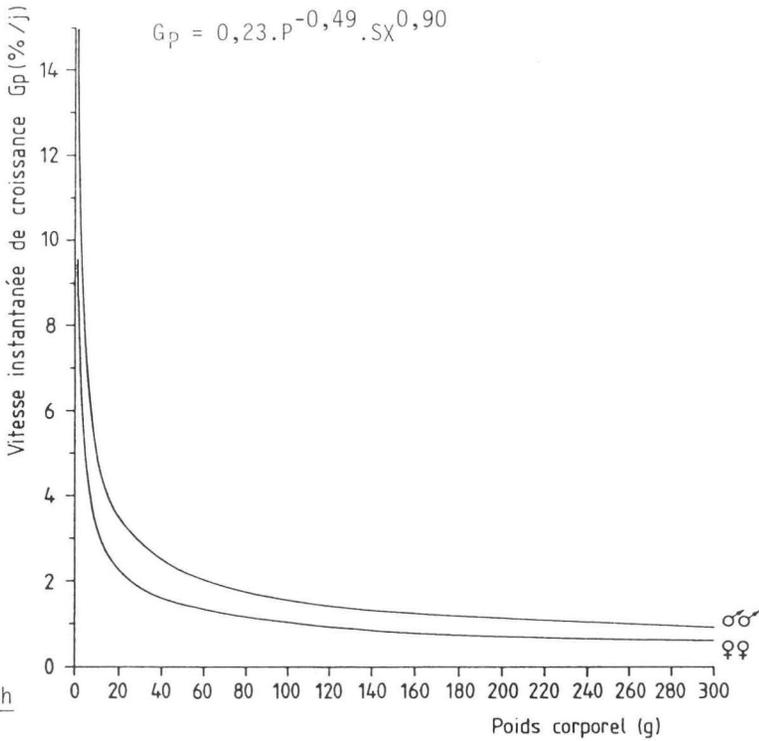


Fig. 38 h

Dans le chapitre qui suit, nous aborderons les problèmes de la consommation d'oxygène et de niveau métabolique chez *O. niloticus*. Nous tenterons aussi de déterminer les principaux facteurs influençant la consommation d'oxygène, ce qui nous permettra de refléter, à un niveau plus physiologique, l'action de plusieurs variables (poids du corps, température, oxygène dissous, alimentation, ...) évoquées dans le chapitre précédent.



Photo 10 . Bassins expérimentaux

CHAPITRE III

Consommation d'oxygène

3.1. Introduction

Plusieurs auteurs ont étudié l'influence de la température et du poids du corps sur la consommation d'oxygène chez diverses espèces d'*Oreochromis* et de *Tilapia* (AHMED et MAGDID, 1969 ; FARMER et BEAMISH, 1969 ; CAULTON, 1977, 1978 c ; ROSS et ROSS, 1983). Toutefois, les résultats ne s'appliquaient qu'à des poissons de petite taille et ne portaient que sur une gamme de poids et de températures peu étendue. De plus, toutes ces études ont été réalisées en respiromètres (respiromètres clos ou à courant d'eau continu), systèmes très artificiels (stress important des poissons). Dès lors, il nous a semblé intéressant d'établir la consommation d'oxygène liée au métabolisme de routine d'*O. niloticus* dans des conditions moins éloignées de celles du milieu naturel, précisément en grands bassins et en travaillant sur des groupes de poissons (effet calmant des groupes, PARKER, 1973) pour une gamme étendue de poids individuels (1 à 300 g) et de températures (16 à 32°C).

En outre, nous avons tenté d'établir l'influence du taux d'oxygénation de l'eau sur la consommation d'oxygène.

Nous avons aussi déterminé l'accroissement de consommation d'oxygène associée à l'ingestion et la digestion de nourriture, ce que BEAMISH (1974) appelle action dynamique spécifique apparente (S.D.A.) ; la S.D.A. résulte d'une dépense d'énergie inhérente au nourrissage et est la conséquence d'une augmentation de l'activité locomotrice, de la mastication, de la digestion, de l'absorption de l'aliment ingéré et surtout de sa transformation biochimique (métabolisme des protéines, lipides et hydrates de carbone).

3.2. Matériel et méthodes

Les poissons utilisés lors de ces expériences sont issus du stock d'*O. niloticus* de la station expérimentale de pisciculture en eau chaude industrielle de Tihange (MELARD et PHILIPPART 1981 a et b). Leur poids varie entre 1 et 300 g et les populations sont constituées d'individus mâles et femelles (sex ratio 1:1) jusqu'au poids de ≈ 30 g, ensuite elles ne comportent plus que des individus mâles (triage manuel).

Mesure de la consommation d'oxygène

Les mesures de consommation d'oxygène sont réalisées en milieu semi-confiné constitué par des bassins d'élevage en polyester de $4 \text{ m}^2 / 1 \text{ m}^3$ pourvus d'une alimentation continue en eau ; ceux-ci contenaient des poissons destinés à des expériences de croissance (densité de

peuplement : 100 à 1000 individus/m³ selon la taille).

Connaissant le débit d'eau horaire, la teneur en oxygène dissous à l'entrée et à la sortie du bassin, mesurée au moyen d'un oxygène (Oxyport QMI 10T et Oxy-thermomètre Minox Ponselle), nous avons établi, de jour en jour, pour chaque bassin la consommation horaire d'oxygène.

Comme ces mesures se réalisaient en milieu semi-confiné, il était nécessaire de tenir compte de l'apport d'oxygène provenant de l'échange gazeux entre l'air et l'eau (STAPLES et NOMURA, 1976 ; MULLER-FEUGA et al., 1978). Celui-ci est dépendant de deux facteurs principaux :

i) l'apport d'oxygène par la chute d'eau qui est calculé par la relation : $\frac{dc}{dt} = k (C_S - C_E)$ (CTGREF, 1979)

$\frac{dc}{dt}$: augmentation de la concentration en oxygène

k : coefficient de transfert, dépend de la hauteur de la chute et de la température

C_S : concentration d'oxygène à saturation

C_E : concentration d'oxygène à l'entrée

Dans le cas de nos mesures, la distance entre l'adduction et la surface de l'eau est de 0,4 m, ce qui donne un coefficient k de 0,31 à 0,39 pour des températures de 16 à 32°C. Mais, comme la teneur en oxygène dissous à l'entrée des bassins était toujours proche de la saturation, nous avons considéré cet apport comme négligeable.

ii) le transfert de l'oxygène entre l'air et la surface de l'eau défini par la relation : $\frac{dc}{dt} = -k_d (C_S - C_M)$ (BOYD, 1979)

C_M : concentration en oxygène mesurée dans l'eau du bassin

k_d : coefficient de transfert = $K \times \frac{S}{V} \times t$

K : constante fonction de la turbulence

S : surface de l'interface air-eau

V : volume d'eau

t : temps de contact.

Le transfert net d'oxygène dépend donc principalement de la surface de contact, de la température de l'eau et du déficit en oxygène dissous par rapport à la saturation.

La détermination de k_d étant en pratique difficile, nous avons établi, par mesure directe dans les bassins, le transfert d'oxygène de l'air vers l'eau, pour différentes températures (19,3 à 30,2°C) et différentes concentrations en oxygène dissous (0,5 à 4,6 PPM).

Pour cela, nous avons alimenté (en supprimant la chute d'eau) un bassin de 4 m²/1 m³ au moyen d'un mélange d'eau de puits (pratiquement exempté d'oxygène) à différentes températures et d'eau saturée en oxygène provenant d'un circuit fermé. Nous avons ainsi pu faire varier à la fois la température et la concentration en oxygène dissous de l'eau d'adduction. La mesure de la teneur en oxygène dissous à

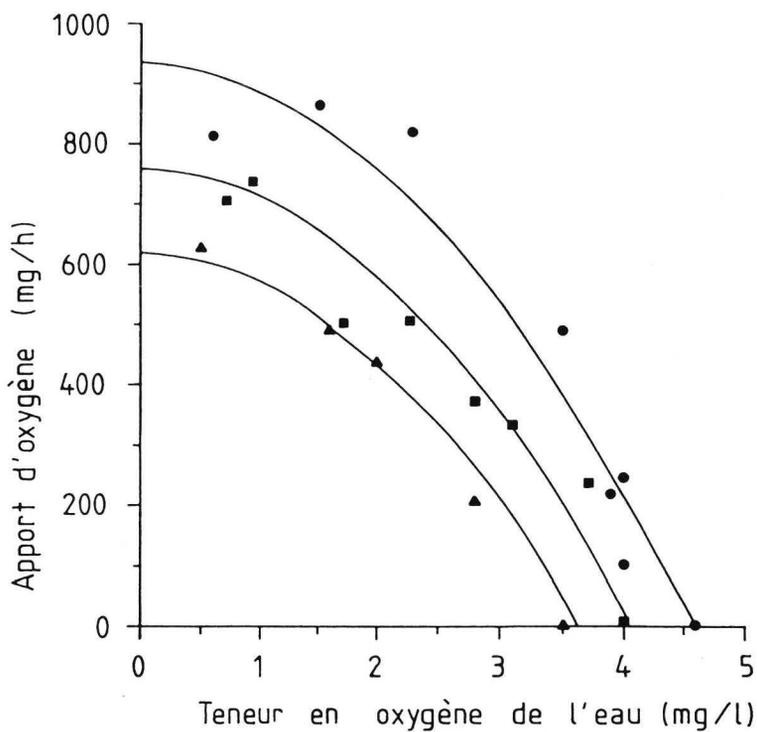


Fig. 39. : Effet de la température et de la teneur en oxygène de l'eau sur l'apport d'oxygène issu du transfert air-eau

- Température 18-20°C
- Température 23-25°C
- ▲ Température 28-30°C

l'entrée et à la sortie du bassin nous a permis d'évaluer le transfert d'oxygène pour différentes concentrations initiales d'oxygène et températures. La figure 39 indique que l'apport d'oxygène décroît rapidement lorsque la concentration en oxygène dissous et la température augmentent.

A partir de ces données, nous avons établi un modèle de régression linéaire multiple permettant d'estimer l'apport d'oxygène ($\text{mg O}_2/\text{h}$) par échange air-eau en fonction de la teneur en oxygène dissous ($T \text{ O}_2$ en mg/l) et de la température de l'eau (T en $^\circ\text{C}$) :

$$\text{mgO}_2/\text{h} = 3.798,4 - 45,3 (T \text{ O}_2)^2 - 2.199,3 \log T \quad R^2 = 0,93$$

Les mesures de consommation d'oxygène par les poissons ont été ajustées au moyen de ce modèle quand cela était nécessaire.

Le poids moyen des poissons dans un bassin d'expérience à une date donnée est établi à partir du poids moyen initial et de la vitesse absolue de croissance (g/jour/individu) qui est constante puisque la ration alimentaire journalière l'est aussi (STAPLES et NOMURA, 1976).

Connaissant la consommation d'oxygène par bassin, le nombre de poissons et, à tout moment, leur poids moyen, il est possible de déterminer en fonction de celui-ci, soit la consommation d'oxygène individuelle (mg/h), soit la consommation par unité de poids (mg/kg.h).

Ces consommations d'oxygène ont été établies à divers moments de la journée :

- i) le matin avant le nourrissage vers 9-10 h, soit après 14-15 heures de jeûne, de manière à établir la consommation due au métabolisme de routine (= métabolisme de poissons à jeun et présentant une activité spontanée (FRY, 1971 ; WEBB, 1978)). Un total de 997 mesures de ce type ont été effectuées, la concentration en oxygène dissous à la sortie des bassins étant comprise entre 3,5 et 6,0 mg/l .
- ii) l'après-midi vers 15 h - 15 h 30, soit pendant la période de nourrissage, pour déterminer la consommation d'oxygène pendant le nourrissage. Un total de 294 mesures ont été réalisées, la concentration en oxygène dissous à la sortie des bassins fluctuant entre 2 et 5 mg/l .

Effet de la température

Les températures ont varié progressivement, mais sans fluctuations brutales, au cours de l'année en fonction des saisons (de 17 à 32 $^\circ\text{C}$) : les poissons ont donc toujours eu le temps nécessaire pour s'acclimater. Les variations de consommations d'oxygène pour 2 $^\circ\text{C}$ étant peu importantes, celles-ci ont été regroupées arbitrairement selon les gammes de températures suivantes : 17 < T \leq 20 $^\circ\text{C}$; 20 < T \leq 22 $^\circ\text{C}$, 22 < T \leq 24 $^\circ\text{C}$, 24 < T \leq 26 $^\circ\text{C}$, 26 < T \leq 28 $^\circ\text{C}$, 28 < T \leq 30 $^\circ\text{C}$, 30 < T \leq 32 $^\circ\text{C}$.

Tableau 28 : Composition de l'aliment utilisé lors de la détermination de l'action dynamique spécifique apparente (Trouvit 2 de la firme Trouw S.A).

Protéines brutes	%	46
Matières grasses	%	7
Sucres + amidon	%	13
Autres extraits non azotés	%	11
Cendres	%	10
Cellulose	%	3
Humidité	%	10
Energie brute	cal/g	4.137

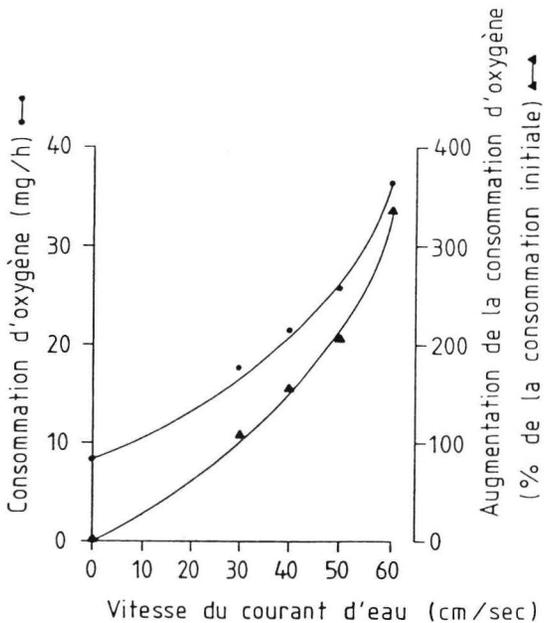


Fig. 40. : Consommation d'oxygène d'*O. niloticus* soumis à différentes vitesses de courant d'eau. Poids des poissons 80 g ; température 25°C (d'après FARMER et BEAMISH, 1969)

Effet de la concentration en oxygène dissous

Afin de provoquer des variations de concentration en oxygène, nous avons fait fluctuer le taux de renouvellement de l'eau dans les bassins ($4 \text{ m}^2/1 \text{ m}^3$). Ces expériences ont été réalisées à une température de 28°C avec des poissons à jeun depuis 24 heures dont le poids moyen était compris entre 9,9 et 116,3 g et la densité de peuplement entre 300 et 2000 individus/ m^3 . Il faut noter que l'accélération du taux de renouvellement de l'eau, et par conséquent de la vitesse du courant dans le bassin (maximum 1 cm/sec), n'affecte guère la consommation d'oxygène. En effet, d'après FARMER et BEAMISH (1969), la consommation d'oxygène d'*O. niloticus* soumis à une vitesse de courant de 1 cm/sec s'accroît tout au plus de 5 % (Fig. 40).

Détermination de l'action dynamique spécifique apparente (= S.D.A.)

Les expériences furent réalisées dans des bassins de $4 \text{ m}^2/1 \text{ m}^3$ à une température moyenne de 28°C . Le poids des poissons a varié de 3,4 à 121,4 g, la densité de 300 à 2000 individus/ m^3 . Les poissons, à jeun depuis 24 heures, recevaient en une seule fois une ration d'aliment (de 0,035 à 0,680 g/ind. Trouvit 2 - tableau 28).

La mesure de la consommation d'oxygène commence juste avant le nourrissage et se poursuit toutes les demi-heures jusqu'au retour à la consommation d'oxygène au niveau précédant le nourrissage. L'estimation de la S.D.A. apparente s'obtient en soustrayant de la consommation d'oxygène totale durant cette période la consommation totale d'oxygène qui aurait été enregistrée s'il n'y avait pas eu de nourrissage (celle-ci est estimée au moyen de la consommation d'oxygène précédant le nourrissage). La S.D.A. apparente est exprimée soit individuellement (mg oxygène / h), soit par unité de poids (mg oxygène / kg.h), ou encore en fonction de la nourriture ingérée (g oxygène/kg de nourriture).

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées au moyen des programmes GLM et STEPWISE du logiciel S.A.S. (HELWIG et COUNCIL, 1979).

3.3. Résultats

3.3.1. Effet du poids corporel et de la température sur la consommation d'oxygène

La relation entre le poids du corps et la consommation d'oxygène est décrite de la manière suivante :

$$\text{Coox} = a.P^b \quad (\text{WINBERG, 1956 ; PALOHEIMO et DICKIE, 1966a})$$

ou sous la forme linéaire : $\log \text{Coox} = \log a + b.\log P$

où Coox figure la consommation d'oxygène en mg/h, P représente le poids du corps, a est généralement appelé le niveau métabolique et b la pente de la droite en coordonnées logarithmiques, l'"exposant poids" en coordonnées normales.

Tableau 29 : Relation entre la consommation d'oxygène (métabolisme de routine) et le poids du corps chez *O. niloticus* pour une gamme de températures comprises entre 17 et 32 °C. Poids des poissons 1 à 400 g. n = nombre de déterminations, chacune effectuée sur une quantité de poissons variant entre 100 et 500 individus.

Température °C	Equation de régression C _{oox} : Consommation d'oxygène mg/h P : poids du corps (g)	Erreur standard du coefficient de régression	n	Coefficient de corrélation
17 - 20	C _{oox} = 0,266 P ^{0,674} **	0,010	109	0,989**
20 - 22	C _{oox} = 0,336 P ^{0,644} **	0,011	128	0,984**
22 - 24	C _{oox} = 0,522 P ^{0,570} **	0,010	76	0,989**
24 - 26	C _{oox} = 0,602 P ^{0,580} **	0,012	163	0,969**
26 - 28	C _{oox} = 1,010 P ^{0,490} **	0,015	210	0,911**
28 - 30	C _{oox} = 2,153 P ^{0,356} **	0,012	170	0,919**
30 - 32	C _{oox} = 2,411 P ^{0,353} **	0,011	141	0,935**

** P < 0,01

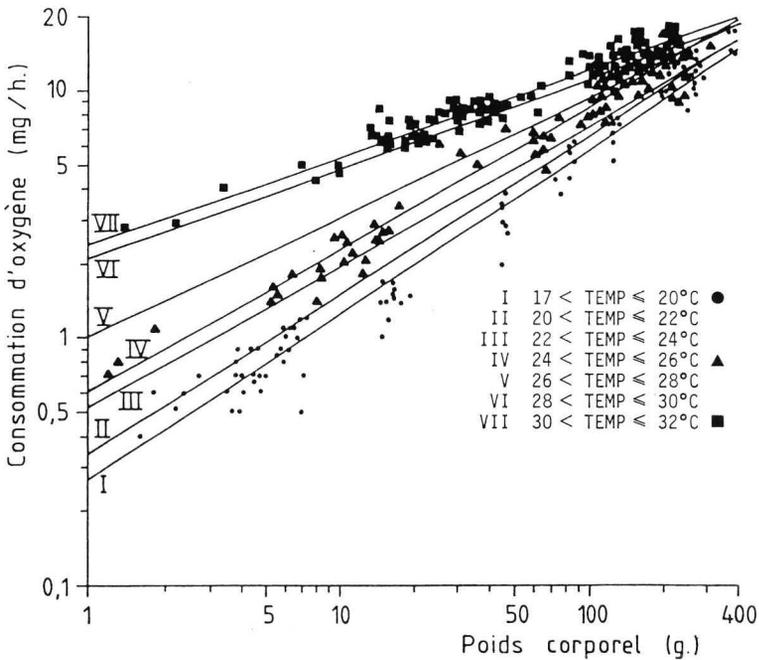


Fig. 41. - Consommation d'oxygène d'*O. niloticus* en fonction du poids corporel et de la température de l'eau
(Pour la clarté de la figure, seules les données de base correspondant à 3 gammes de températures ont été représentées)

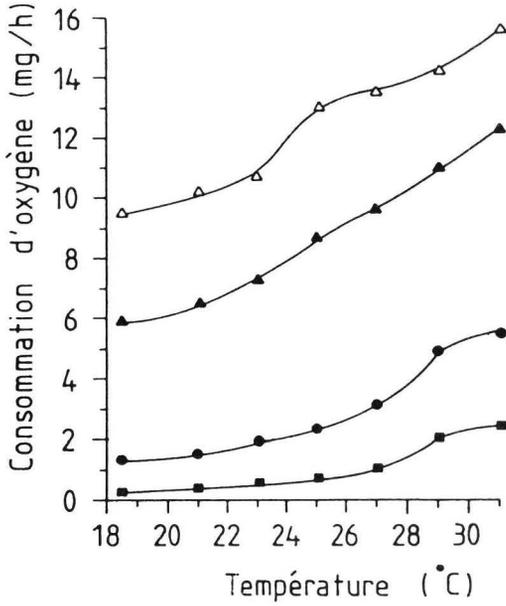


Fig. 42. : Effet de la température sur la consommation d'oxygène d'*O. niloticus*

- poids du corps 1 g
- poids du corps 10 g
- ▲ poids du corps 100 g
- △ poids du corps 200 g

Au cours de cette étude, cette relation a été vérifiée pour une gamme variée de températures (fig. 41).

Les consommations d'oxygène extrêmes mesurées varient entre 0,4 mg/h pour des poissons de 1,8 g à 17-20°C et 20,1 mg/h chez des poissons de 220 g à 28-30°C.

Les équations de régression et les coefficients de corrélations obtenus pour différentes températures sont présentés dans le tableau 29 ; on voit que ceux-ci, ainsi que les coefficients de régression, sont tous hautement significatifs ($P < 0,01$).

Une analyse de covariance montre que les ordonnées à l'origine ($\log a$) en coordonnées logarithmiques sont toutes significativement différentes ($F_{9,8,3}^6 = 279,9^{**}$; $P < 0,01$), traduisant ainsi une augmentation significative de la consommation d'oxygène avec la température (tout au moins pour les petits poissons).

Quant aux coefficients de régression ($b =$ exposant poids), une même analyse indique qu'ils sont globalement significativement différents ($F_{9,8,2}^6 = 112,1^{**}$; $P < 0,01$) ; cependant, entre 17-20°C et 20-22°C, le degré de signification n'est que de $P < 0,05$ et il n'existe pas de différence significative entre 22-24°C et 24-26°C et entre 28-30°C et 30-32°C.

Cette observation traduit le fait que, lors d'une variation de température, la réponse observée au niveau de la consommation d'oxygène dépend de la taille ; la figure 41 illustre cette constatation : les droites représentant la consommation d'oxygène à différentes températures ont tendance à se rejoindre lorsque le poids du poisson augmente.

La convergence des droites de régression apparaît également dans les valeurs prises par Q_{10}

$$Q_{10} = \left(\frac{C_{O_2} \cdot T_2}{C_{O_2} \cdot T_1} \right)^{10} / (T_2 - T_1) \quad T = \text{température}$$

Q_{10} pour des poissons de 10 g : 3,67
 pour des poissons de 100 g : 1,88
 pour des poissons de 300 g : 1,36 entre 21 et 31°C

qui indiquent que l'effet de l'accroissement de la température sur la consommation d'oxygène se réduit considérablement lorsque le poids du poisson augmente.

Selon les données du tableau 29, on peut exprimer le niveau métabolique (a) en fonction de la température (T), au moyen de la relation suivante :

$$a = 3,38 \cdot 10^{-7} \cdot T^{4,568} \quad r = 0,970^{**} (P < 0,01).$$

de même on peut établir l'équation suivante pour l'exposant poids (b) :

$$b = 36,45 \cdot T^{-1,334} \quad r = -0,922^{**} (P < 0,01).$$

En substituant ces deux équations au coefficient de régression et à l'ordonnée à l'origine, on peut ajuster un modèle de régression linéaire multiple du type :

$$\log C_{\text{Oox}} = 0,0103 + 1,0264^{**} \log a + 1,0005^{**} b \cdot \log P$$

$$R^2 = 0,953$$

analyse de variance pour l'ensemble de l'équation : $F_{9,4}^2 = 10.140^{**}$
 (** significatif à $P < 0,01$)

soit après transformation et remplacement de a et b par leur valeur :

$$C_{\text{Oox}} = 2,336 \cdot 10^{-7} \cdot T^{4,689} \cdot P^{3,6468} \cdot T^{-1,331}$$

C_{Oox} = consommation d'oxygène en mg/h

T = température de l'eau en °C

P = poids du poisson en g

Ce modèle explique 95,3 % de la variance de la consommation d'oxygène.

Il est particulièrement intéressant de définir une équation de ce type pour un poisson tel que *O. niloticus* fréquemment soumis dans le milieu naturel à des variations de température au cours de la journée.

Toutefois, la figure 42, établie d'après les équations du tableau 29, indique que la consommation d'oxygène ne s'accroît pas tout à fait de façon logarithmique suivant la température, mais présente un léger plateau transitoire marqué à partir de 28°C chez les poissons de petite taille ; le plateau tend à se déplacer vers des températures plus basses (25°C) chez les plus gros poissons.

3.3.2. Effet de la concentration en oxygène dissous dans l'eau

La figure 43 indique l'évolution de la consommation d'oxygène pour différents poids corporels et différentes concentrations en oxygène. La consommation d'oxygène est relativement stable entre 2,0 et 5,0 mg/l, constituant ainsi une sorte de "plateau" équivalant au taux respiratoire normal. Celui-ci décroît fortement pour des valeurs inférieures à 2 mg/l. A partir de 1 mg/l, les poissons viennent "pomper" l'air à la surface de l'eau. Par contre, au-delà de 5 mg/l on observe une augmentation de la consommation d'oxygène.

Chez des poissons de 9,9 g, elle varie de 160 mg/kg.h à 450 mg/kg.h (soit 181 % d'augmentation !) lorsque la teneur en oxygène fluctue de 0,6 mg/l à 6,0 mg/l.

L'expression de la consommation d'oxygène en pourcent du taux respiratoire normal, pour des poissons dont les poids corporels s'échelonnent de 9,9 à 116,3 g, met en évidence (fig. 44) l'existence du plateau de consommation d'oxygène compris entre 2 et 5 mg/l, quelle que soit la taille du poisson, ainsi que la variation de cette consommation pour les teneurs inférieures à 2mg/l et supérieures à 5mg/l. Pour une concentration en oxygène de 6,0 mg/l, la consommation d'oxygène s'accroît de 50 % alors que, pour une teneur de 0,5 mg/l, elle n'est plus que de 40 % du taux respiratoire normal.

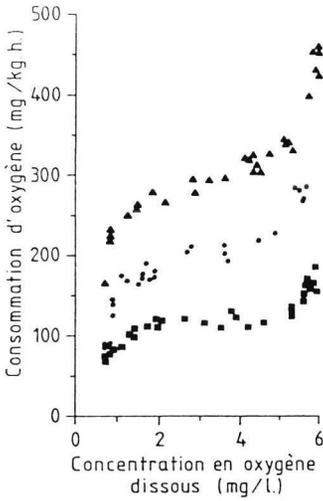


Fig. 43. : Influence de la concentration en oxygène dissous sur la consommation d'oxygène d'*O. niloticus* (Température : 27-28°C)

- ▲ Poids moyen 9,9 g
- Poids moyen 17,1 g
- Poids moyen 67,7 g

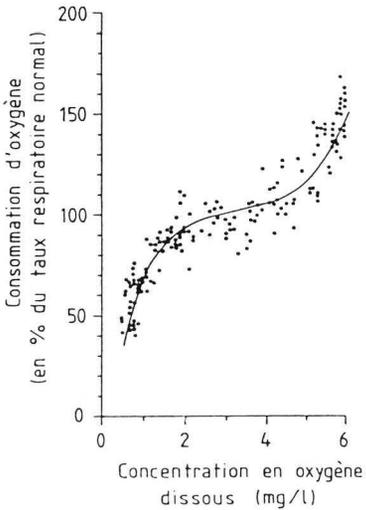


Fig. 44. : Pourcentage de réduction ou d'accroissement du taux respiratoire d'*O. niloticus* soumis à des teneurs en oxygène variées (T° : 27-28°C ; poids moyen des poissons : 9,9 g ; 17,1 g ; 47,8 g ; 67,7 g et 116,3 g)

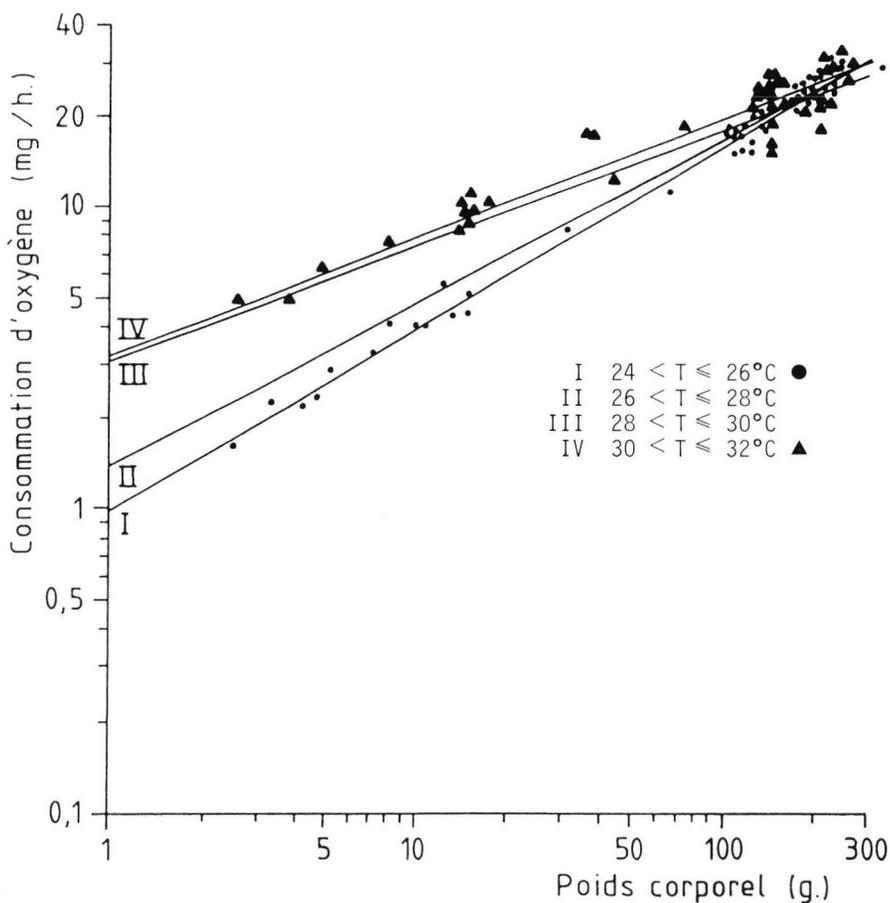


Fig. 45. : Consommation d'oxygène d'*O. niloticus* pendant le nourrissage, en fonction du poids corporel et de la température de l'eau. (Pour la clareté de la figure, seules les données de bases correspondant à 2 gammes de températures ont été représentées.)

Tableau 30 : Relation entre la consommation d'oxygène pendant le nourrissage et le poids du corps chez *O. niloticus* pour une gamme de températures comprises entre 24 et 32 °C . Poids des poissons de 1 à 400 g . n = nombre de déterminations, chacune effectuée sur une quantité de poissons variant entre 100 et 1000 individus.

Température °C	Equation de régression C _{oox} : consommation d'oxygène mg/h P : poids du corps (g)	Erreur standard du coefficient de régression	n	Coéfficient de corrélacion
24 - 26	C _{oox} = 0,980 P ^{0,613**}	0,011	61	0,990**
26 - 28	C _{oox} = 1,419 P ^{0,547**}	0,013	97	0,975**
28 - 30	C _{oox} = 3,159 P ^{0,382**}	0,020	74	0,910**
30 - 32	C _{oox} = 3,196 P ^{0,387**}	0,037	48	0,841**

** P < 0,01

Tableau 31 : Influence de la ration alimentaire sur la consommation d'oxygène pendant le nourrissage et sur la croissance d'*O. niloticus*. Nombre de déterminations : 10, chacune effectuée sur des lots de 300 individus pendant une durée de 15 jours. Température 26 °C. Poids moyen des poissons : 94,5 et 184,0 g.

Ration alimentaire % du poids du corps par jour	Consommation d'oxygène moyenne mg/kg.h	Vitesse de croissance Gp %/jour
0,5	166,1	0,02
3,0	258,1	2,24
4,0	276,6	2,81
5,0	281,6	2,89
8,0	259,3	2,55
0,5	153,9	0,25
1,5	191,8	0,83
2,5	197,4	1,63
3,5	200,8	1,73
6,0	216,6	1,89

Il faut rappeler que l'accélération de la vitesse du courant d'eau nécessaire au maintien d'une teneur en oxygène élevée produit tout au plus une augmentation de 5 % de la consommation d'oxygène par son action sur la vitesse de nage du poisson (§ 3.2.). Notons que, lors de la détermination de la relation entre la consommation d'oxygène, le poids du corps et la température, la plupart des mesures ont été réalisées entre 2 et 5 mg/l d'oxygène dissous à la sortie du bassin et correspondent donc à un taux respiratoire normal.

3.3.3. Effet du nourrissage

Après le nourrissage, le taux de consommation d'oxygène croît rapidement ; l'amplitude et la durée de cette augmentation dépend de l'importance de la ration de nourriture et de la température (JOBLING, 1981).

Nous avons établi pour différentes températures des courbes de consommation d'oxygène en fonction du poids pendant le nourrissage (fig. 45). Celle-ci fluctue entre 4,0 et 7,9 mg/h chez des poissons de 10 g respectivement à 24-26°C et 30-32°C, tandis qu'elle varie peu (de 30 à 32 mg/h) avec des poissons de 300 g pour une gamme de températures similaires.

Le tableau 30 présente les coefficients de corrélation ainsi que les équations de consommation d'oxygène pendant le nourrissage.

Tous les coefficients de régression et de corrélation sont significatifs à $P < 0,01$. Une analyse de covariance indique que les ordonnées à l'origine ($\log a$ en coordonnées logarithmiques) sont significativement différentes ($F_{2,76}^3 = 5,2^{**}; P < 0,01$) ; cependant, il n'existe pas de différence significative entre 24-26°C et 26-28°C ainsi que entre 28-30°C et 30-32°C. Une analyse semblable montre que les coefficients de régression (b) sont significativement différents ($F_{2,75}^3 = 34,7^{**}$; $P < 0,01$) sauf entre 28-30°C et 30-32°C.

Ces résultats confirment les tendances observées pour la consommation d'oxygène relative au métabolisme de routine : effet significatif positif de l'augmentation de la température sur le niveau métabolique (a) et négatif sur l'exposant poids (b).

Chez des poissons de 1 g, la consommation d'oxygène moyenne inhérente au nourrissage est 50 % plus élevée que celle résultant du métabolisme de routine.

Les résultats présentés dans le tableau 31, obtenus lors de deux expériences de nutrition de longue durée (15 jours), établissent la relation entre la consommation d'oxygène pendant le nourrissage (vers 15 h) et la ration alimentaire. La consommation d'oxygène correspondant plus ou moins à la ration alimentaire maximale, conduisant à la meilleure croissance, vaut le double de celle relative au métabolisme de routine (fig. 46 a). La figure 46 a montre aussi le parallélisme existant entre la ration alimentaire, la consommation d'oxygène et la croissance (G_p). La corrélation positive ($r = 0,952^{**}$; $P < 0,01$) entre la consommation d'oxygène et la vitesse de croissance apparaît dans la fig. 46b et peut s'exprimer par la relation :

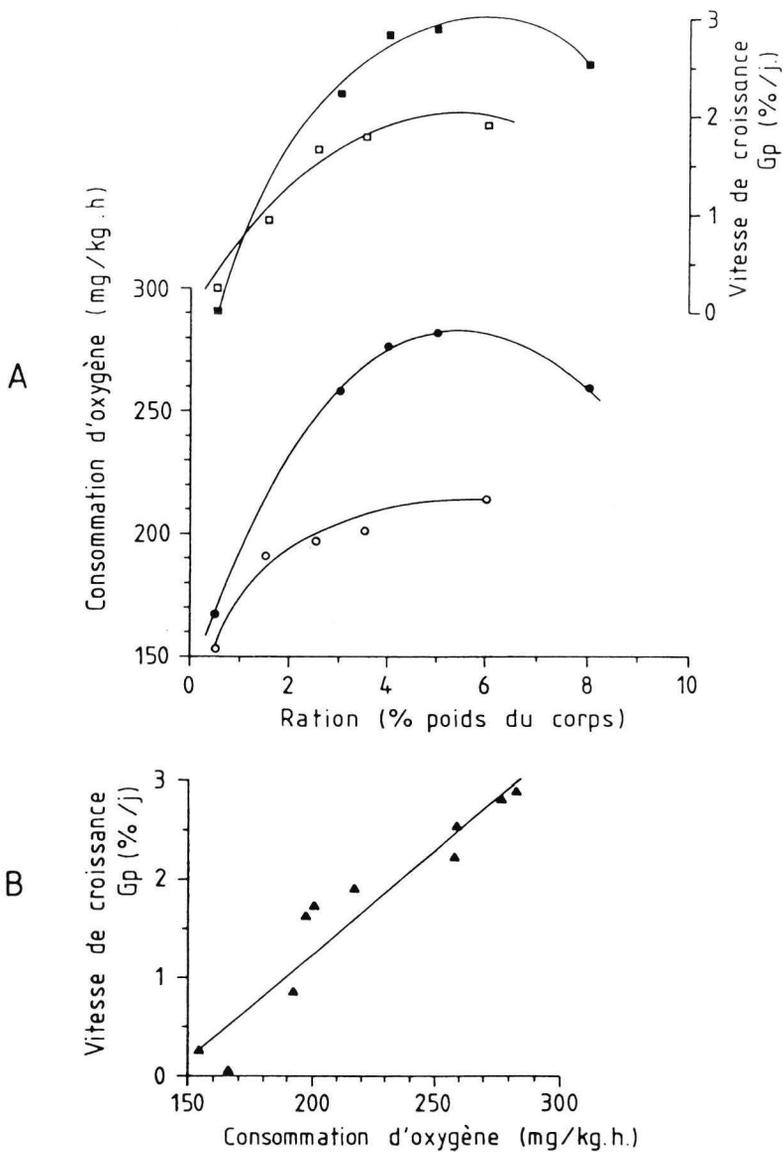


Fig. 46 a et b. : Relation entre la croissance en poids, la consommation d'oxygène totale pendant le nourrissage et la ration alimentaire chez *O. niloticus*. Nombre de déterminations : 10, chacune effectuée sur des lots de 300 individus pendant une durée de 15 jours. Température : 26°C.

- ● poids moyen 95 g
- ○ poids moyen 184 g

Tableau 32 : Effet de la teneur en protéines de l'aliment sur la consommation d'oxygène pendant le nourrissage.

Poids moyen des poissons	: 121,6 g.
Densité de peuplement	: 250 ind/m ³
Ration de nourriture journalière	: 760 g.
Durée	: 16 jours.
Température moyenne	: 28,6 °C.
Nombre de déterminations	: 15 par expérience.

Aliment	A	B
Energie brute (cal/g)	4.137	3.975
Protéines brutes %	45	30
Protéines digestibles %	42,0	27,5
Lipides %	7	10
Glucides %	14	20
Supplément de consommation d'oxygène par rapport au métabolisme de routine mg/kg.h		
	192,7	156,0
± IC. 95 %	(± 19,8)	(± 19,6)
Vitesse de croissance Gp (% / jour)		
	1,58	1,34

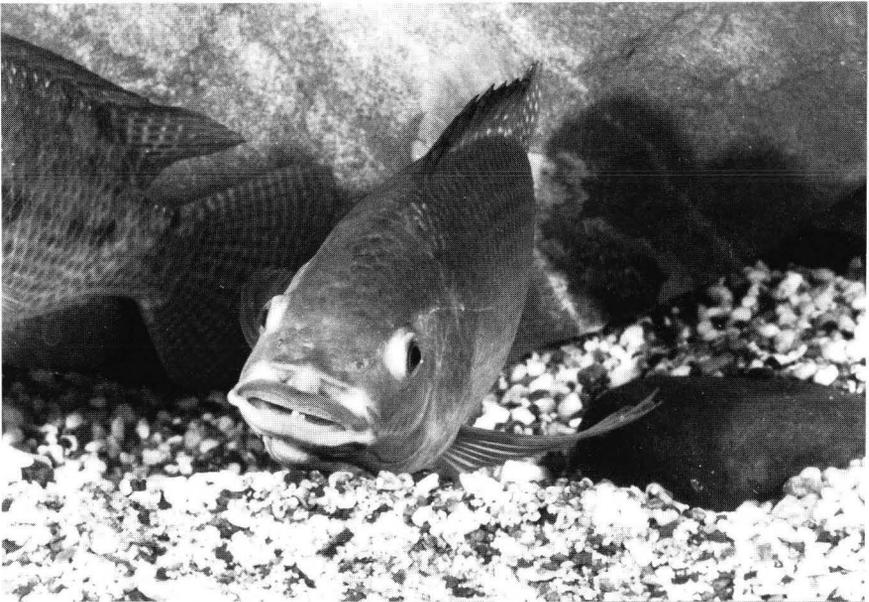


Photo 11. O. niloticus mâle sur son nid

Tableau 33 : Effet de la composition de l'aliment sur la consommation d'oxygène pendant le nourrissage.

Poids moyen des poissons : 103,6 g.

Densité de peuplement : 250 ind/m³

Ration de nourriture journalière : 660 g.

Durée : 27 jours.

Température moyenne : 26,3 °C.

Nombre de déterminations : 9 par expérience.

Aliment :	I	II	III
Energie brute (cal/g)	3.677	3.864	3.975
Protéines brutes %	30	29	30
Protéines digestibles %	27,0	26,0	27,5
Protéines animales	15,0	14,5	30,0
% protéines totales			
Lipides %	6,5	9,7	10,0
Glucides %	28	27	20
Supplément de consommation			
d'oxygène par rapport au			
métabolisme de routine	328,3	310,8	344,4
(mg/kg.h) \pm IC 95 %	(\pm 39,4)	(\pm 41,6)	(\pm 44,8)
Vitesse de croissance Gp	1,40	1,47	1,74
(% / jour)			
Teneur en graisse des poissons			
en fin d'expérience	23,4	24,2	26,9
(% du poids sec) \pm IC 95 %	(\pm 6,0)	(\pm 7,0)	(\pm 3,6)
Proportion de graisses déposées			
dans les tissus (% de la ration	53,6	33,1	64,2
lipidique totale absorbée)			

$$G_p = - 2,98 + 0,021 \text{ Coox N}$$

où G_p = vitesse instantanée de croissance pondérale (%/jour) et
 Coox N la consommation d'oxygène pendant le nourrissage
 (mg/kg.h).

Cette relation traduit en fait l'accroissement du métabolisme associé au nourrissage (= SDA) qui peut être considéré comme un gaspillage d'énergie, mais représente l'inévitable coût énergétique de la croissance (JOBBLING, 1981).

La composition de l'aliment joue aussi un rôle dans l'amplitude de consommation d'oxygène résultant du nourrissage. En effet, lors d'une expérience de nutrition réalisée avec deux types d'aliments différents (tableau 32), nous avons observé que la consommation d'oxygène pendant le nourrissage, ainsi que la vitesse de croissance obtenue avec l'aliment riche en protéines (A, 45 %), était significativement plus importante ($P < 0,01$) que celles enregistrées avec l'aliment moins riche (B, 30 %).

D'autre part, une expérience similaire effectuée avec des aliments de teneurs comparables en protéines digestibles (tableau 33) indique que les consommations d'oxygène pendant le nourrissage ne sont pas significativement différentes d'un aliment à l'autre. Néanmoins, la croissance enregistrée pour l'aliment le plus riche en graisse (III) est significativement ($P < 0,01$) meilleure que celle notée pour l'aliment I, ce qui suggère que, chez *O. niloticus*, les consommations d'oxygène durant le nourrissage étant similaires, les graisses de l'alimentation sont principalement déposées dans les tissus (tableau 33) plutôt qu'utilisées comme source d'énergie ne produisant ainsi qu'un faible effet sur la consommation d'oxygène.

Ces deux expériences mettent donc en évidence la relation positive entre la teneur en protéines et la consommation d'oxygène inhérente au nourrissage.

Détermination de l'action dynamique spécifique apparente (S.D.A.)

L'augmentation rapide de la consommation d'oxygène après un nourrissage (T2, tableau 28) ainsi que le déclin progressif de celle-ci par la suite sont mis en évidence par la figure 47. La durée de la période avant le retour à la consommation d'oxygène précédant le nourrissage varie entre 7 et 9 heures et s'accroît légèrement avec l'augmentation de la taille du poisson, probablement en relation avec le ralentissement du métabolisme.

Le pic de consommation d'oxygène (ou pic métabolique) qui est atteint 1 à 2 heures après le nourrissage et correspond à une augmentation de 31 à 59 % de la consommation d'oxygène, dépend de la ration alimentaire (fig. 48) selon la relation :

$$\% \text{ accroissement de cons. d'oxygène} = 25,46 + 24,47 \text{ ration alimentaire} \\ (\%/jour)$$

$$r = 0,830^{**} \quad P < 0,01$$

L'action dynamique spécifique apparente a été déterminée par intégration des surfaces délimitées par les courbes de consommation d'oxygène suivant le nourrissage et les droites représentant la consommation d'oxygène précédant celui-ci (JOBBLING, 1981).

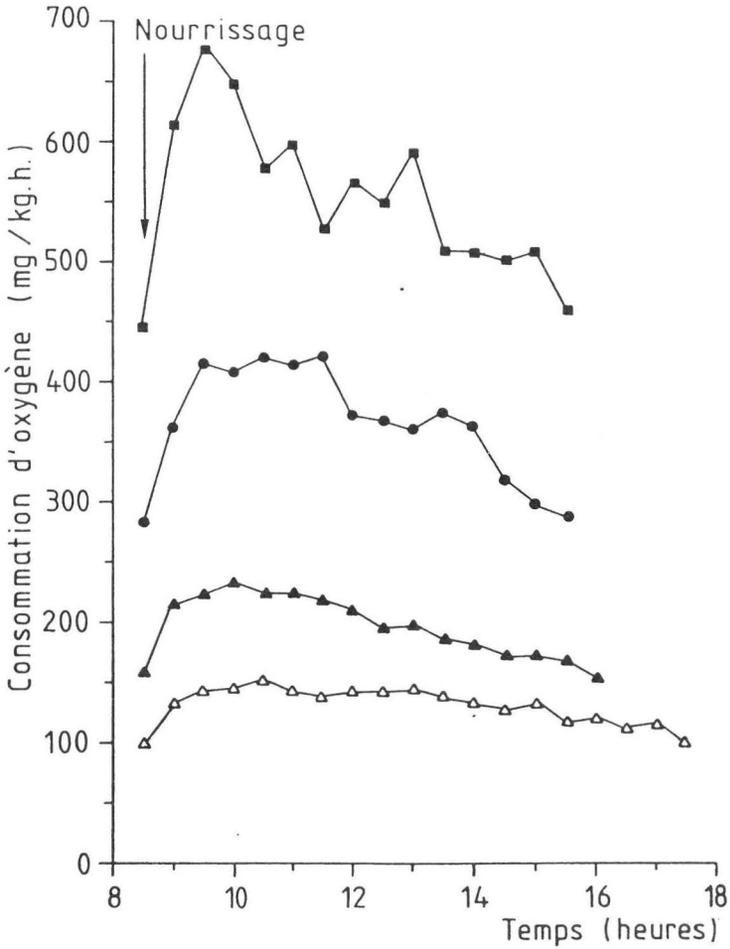


Fig. 47. : Evolution de la consommation d'oxygène d'*O. niloticus* après un nourrissage (Température : 28,0°C).

- Poids moyen : 3,4 g ; densité : 2000 ind/m³ ; ration alimentaire : 1,03 %
- Poids moyen : 17,2 g ; densité : 1000 ind/m³ ; ration alimentaire : 1,10 %
- ▲ Poids moyen : 69,5 g ; densité : 300 ind/m³ ; ration alimentaire : 0,58 %
- △ Poids moyen : 121,4 ; densité 300 ind/m³ ; ration alimentaire : 0,58 %

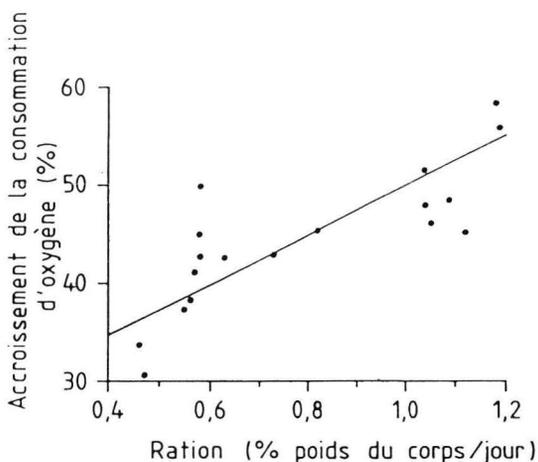


Fig. 48. : Influence de la ration alimentaire sur l'accroissement de la consommation d'oxygène suivant le nourrissage ("pic métabolique") chez *O. niloticus*. Température : 28°C.

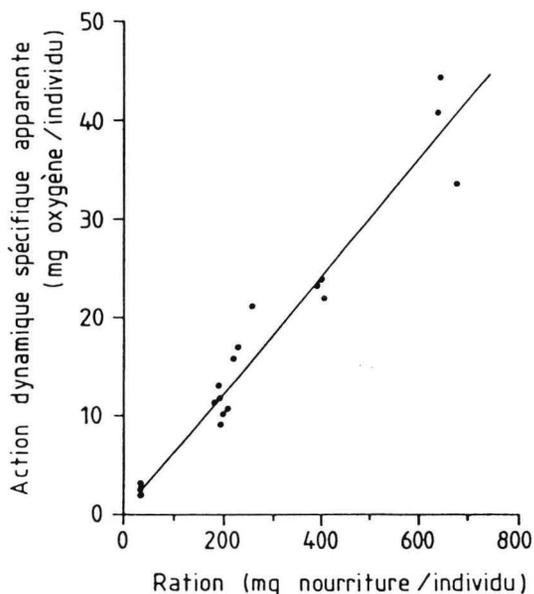


Fig. 49. : Effet de la ration de nourriture sur l'action dynamique spécifique apparente chez *O. niloticus*. Température : 28°C. Nombre de déterminations : 18, chacune effectuée sur une quantité globale de poissons variant entre 300 et 2000 ind. Poids moyens : 3,4 à 121,4 g.

Ces courbes ont été obtenues lors de 18 expériences réalisées avec des rations alimentaires variables (0,55 à 1,19 % du poids du corps) et des poissons de poids corporels compris entre 3,4 et 121,4 g. Exprimée en surcroît de consommation d'oxygène par individu, la S.D.A. apparente varie entre 2,24 et 44,47 mg O₂.

La corrélation positive significative ($r = 0,965^{**}$; $P < 0,01$) existant entre la S.D.A. apparente individuelle et la ration alimentaire individuelle est mise en évidence par la figure 49.

L'action dynamique spécifique apparente individuelle peut s'exprimer selon le modèle de régression multiple.

$$\begin{aligned} \text{mg O}_2/\text{ind.} &= - 2,72 + 49,05^{**} \text{ GNI} + 4,25 \log P \\ R^2 &= 0,938 \\ F_{1,5}^2 &= 114,4^{**} \quad (P < 0,01) \end{aligned}$$

mg O₂/ind. est la S.D.A. apparente individuelle exprimée en mg d'oxygène consommé / individu, GNI est la ration alimentaire individuelle en g de nourriture/individu et P est le poids du poisson en g.

L'effet de la ration alimentaire est primordial (S.E. = 8,60 ; $F = 32,5^{**}$) ; celui du poids moyen n'est pas statistiquement significatif (S.E. = 3,38 ; $F = 1,6$). Ce modèle permet d'expliquer 93,8 % de la variance de la S.D.A. apprenne individuelle.

Puisque l'effet du poids du corps n'est pas significatif, nous avons établi un modèle de régression plus simple du type :

$$\text{mg O}_2/\text{ind.} = 0,61 + 58,70 \text{ GNI} \quad r = 0,965^{**} \quad (P < 0,01)$$

3.3.4. Effet du jeûne prolongé

Le jeûne prolongé (15 jours) a pour effet de réduire fortement (63 %) la consommation d'oxygène (fig. 50).

Le rétablissement du nourrissage conduit après 4 jours au retour de la consommation d'oxygène à un niveau comparable à celui de poissons nourris normalement. D'autre part, on note que, par la suite la consommation d'oxygène tend à devenir, pendant quelques jours (7-8 jours) supérieure à celle des poissons alimentés normalement.

3.3.5. Cycles journaliers de consommation d'oxygène dans les bassins d'expérimentation

La figure 51 présente des cycles de consommation d'oxygène établis pour des poissons placés dans des conditions d'alimentation différentes. Chez les poissons à jeun, malgré l'absence de nourrissage, on constate une variation de 100 % de la consommation d'oxygène qui passe de 60 mg/kg.h à 120 mg/kg.h au cours de la journée (de 14 à 22 heures). Cette augmentation est probablement liée à une activité plus importante durant la journée et le début de la nuit (es-pèce diurne).

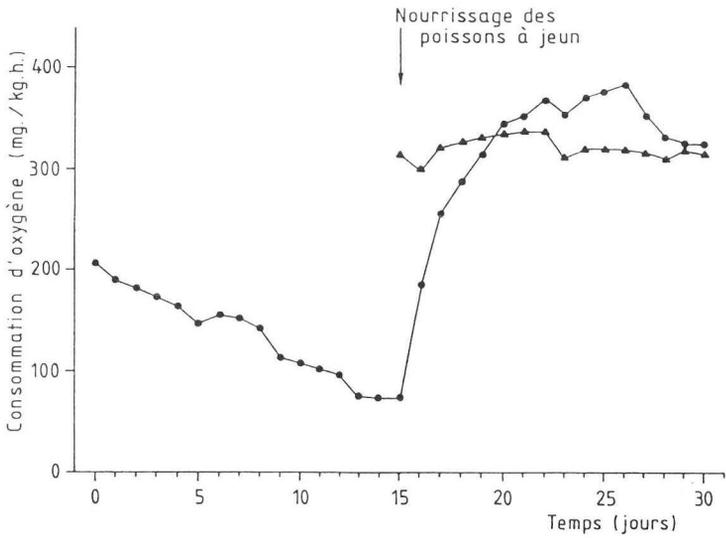


Fig. 50. : Effet du jeûne prolongé sur la consommation d'oxygène d'*O. niloticus* (moyenne de 3 mesures : matin, midi, soir).
Température : 28,5°C. Poids moyen des poissons : 88 g.

- Poissons à jeun (nourrissage à partir du 15me jour)
- ▲ Poissons nourris normalement

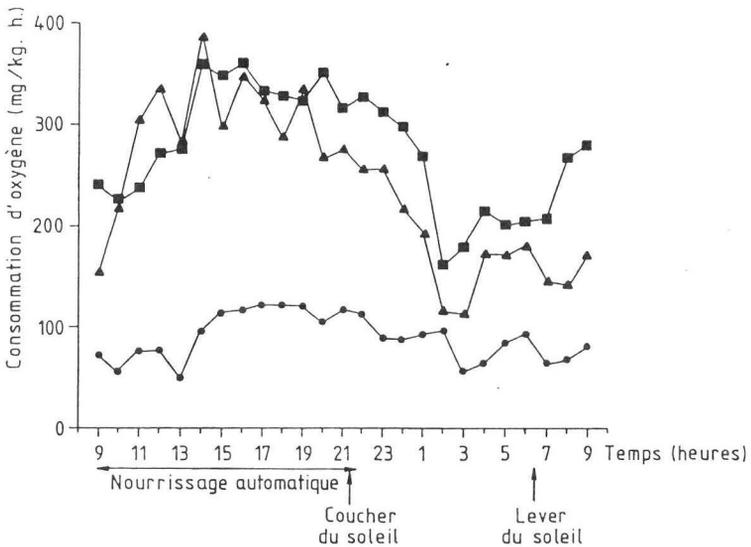


Fig. 51. : Cycle journalier de consommation d'oxygène d'*O. niloticus* dans des bassins d'expérimentation (4 m²/1 m³).
Poids moyen des poissons : 70 à 95 g.
Densité de peuplement : 300 ind/m³
Température : 28,4°C.

- poissons à jeun
- △ poissons nourris automatiquement
- poissons nourris à la demande

Tableau 34 : Comparaison de la consommation d'oxygène d' *O. niloticus* mâle et femelle avant le nourrissage.

Température moyenne : 31 °C.

Consommation d'oxygène des mâles établie selon la relation du tableau 29

Poids moyen (g)	Consommation d'oxygène (mg/h)	
	Femelles	Mâles
39,4	10,0	8,8
40,4	10,1	8,9
42,4	9,0	9,1
43,6	10,1	9,1
44,0	10,5	9,2
44,6	11,1	9,2
47,0	11,5	9,4
48,0	10,5	9,5
50,0	10,0	9,6
51,0	10,6	9,7
Consommation d'oxygène moyenne (mg/h) \pm IC 95 %	10,3 \pm 0,5	9,3 \pm 0,2

Pour des poissons alimentés par des nourrisseurs à la demande ou automatiques, l'allure du cycle est comparable ; toutefois, du fait du nourrissage, la consommation d'oxygène est toujours beaucoup plus élevée que chez des poissons à jeun.

Chez les poissons alimentés à la demande, l'activité (parallèle à la demande en oxygène) se poursuit jusque 23 heures.

Dans toutes les situations, l'activité minimale se situe entre 2 et 8 heures du matin.

3.3.6. Effet du sexe

Le tableau 34 montre que les consommations d'oxygène des mâles et des femelles avant le nourrissage ne sont pas significativement différentes, bien qu'à la taille de 40-50 g, on enregistre déjà une croissance plus importante chez les mâles. Cela signifie que le métabolisme des femelles n'est pas fondamentalement différent de celui des mâles : le fait que, lors des autres expériences et à partir d'un poids corporel de +30 g, les observations ne portent plus que sur des mâles, ne doit donc pas biaiser de manière importante les résultats de consommation d'oxygène obtenus. Des différences pourraient toutefois apparaître au niveau du métabolisme des individus en cours de nourrissage : en effet, pour une taille identique, la croissance des femelles étant plus faible, leur consommation de nourriture et, par conséquent, leur taux respiratoire pourraient être moindres que ceux des mâles (?).

3.4. Discussion

Effet du poids corporel et de la température sur la consommation d'oxygène

Dans le tableau 35, nous comparons nos résultats et ceux obtenus par d'autres auteurs en milieu confiné (respiromètre) chez *O. niloticus* et *O. mossambicus*. Sauf pour la relation établie par ROSS et ROSS (1983) à 20,0°C qui semble être totalement en dehors de la tendance générale, il apparaît que les équations de consommation d'oxygène sont relativement similaires à basse température (jusqu'à 22-23°C) pour *O. niloticus* et *O. mossambicus*. Par contre, à partir de 25°C, les exposants poids (b) ainsi que les niveaux métaboliques, établis en milieu semi-confiné ou en respiromètre, divergent quand la température est élevée : ainsi, l'exposant poids diminue en milieu semi-confiné (bassin d'élevage) quand la température croît.

On notera également que la relation établie à 30°C en milieu semi-confiné par ROSS et ROSS (1983) et qui diffère de celle obtenue par les mêmes auteurs en respiromètre est similaire à celle obtenue dans notre étude en conditions comparables.

Selon WINBERG (1956) et PALOHEIMO et DICKIE (1966a), une valeur de 0,8, stable quelle que soit la température, pour l'exposant poids de la relation entre poids du corps et consommation d'oxygène, procure une description générale adéquate chez la plupart des espèces (surtout chez les Salmonidés), sauf cependant quand il s'agit d'espèces tropicales ou arctiques, ou encore, que des phénomènes d'acclimation du métabolisme sont en cause. C'est ainsi que des valeurs de

Tableau 35 : Comparaison des relations entre la consommation d'oxygène (métabolisme de routine) et le poids du corps à différentes températures, établies en milieu semi-confiné (bassins expérimentaux) ou fermé (respiromètre) chez *O. niloticus* et *O. mossambicus*.

y = consommation d'oxygène (mg/h)

x = poids du corps (g)

Equations de régression $y = a \cdot x^b$ (température)		
Notre étude en milieu semi-confiné <i>O. niloticus</i>	Ross et Ross (1983) Milieu confiné <i>O. niloticus</i>	Caulton (1978c) milieu confiné <i>O. mossambicus</i>
$y = 0,266x^{0,674}$ (18,5°C)		$y = 0,283x^{0,626}$ (19,0°C)
$y = 0,336x^{0,644}$ (21,0°C)	$y = 1,000x^{0,223}$ (20,0°C)	$y = 0,376x^{0,656}$ (22,0°C)
$y = 0,522x^{0,570}$ (23,0°C)		
$y = 0,602x^{0,580}$ (25,0°C)	$y = 0,632x^{0,650}$ (25,0°C)	$y = 0,540x^{0,646}$ (25,0°C)
$y = 1,010x^{0,490}$ (27,0°C)		$y = 0,622x^{0,656}$ (28,0°C)
$y = 2,153x^{0,356}$ (29,0°C)	$y = 0,976x^{0,622}$ (30,0°C)	
	$y = 2,190x^{0,414}$ (30,0°C milieu semi-confiné)	
$y = 2,411x^{0,353}$ (31,0°C)		$y = 0,822x^{0,678}$ (32,0°C)

l'exposant poids comprises entre 0,35 et 1,00 existent dans la littérature (JOBLING, 1982b); les valeurs de l'exposant poids établies au cours de cette étude entrent dans cette gamme de variation.

L'instabilité de l'exposant poids, qui résulte d'un effet de la température dépendant de la taille (JOB, 1955), se retrouve chez d'autres espèces : MULLER-FEUGA et al. (1978) observent chez Salmo gairdneri que celui-ci est différent selon que l'on se trouve à une température inférieure à 10°C ou supérieure à 12°C. Chez les poissons du genre Gillichthys non adaptés à haute température, le Q_{10} est plus grand chez les petits poissons que chez les grands, traduisant ainsi une variation de l'exposant poids avec la température (BARLOW, 1961). BRETT et GLASS (1973) constatent chez Oncorhynchus nerka une diminution significative de l'exposant poids engendrée par l'augmentation de la température; chez Platichthys flesus, lorsque la température augmente, le Q_{10} de poissons adaptés à haute température est plus faible que celui des poissons acclimatés à basse température (DUTHIE et HOULIHAN, 1982). Selon PALOHEIMO et DICKIE (1966a), l'interaction température-taille apparaît comme le résultat d'un degré d'acclimatation différent en fonction de la taille, plutôt que comme un effet direct de la température. JOBLING (1982b) suggère que la plupart des variations de l'exposant poids proviennent de méthodologies expérimentales différentes ainsi que de problèmes d'acclimatation ou de gamme de poids limitées. Toutefois, il faut noter qu'au cours de notre étude, les changements de température ont été progressifs et liés au cycle saisonnier et qu'un phénomène d'acclimatation différentielle, selon la taille, ne peut être invoqué.

D'autre part, le métabolisme de routine est directement influencé par l'activité spontanée, celle-ci étant dépendante notamment de facteurs sociaux (PALOHEIMO et DICKIE, 1966a; WEBB, 1978) ou de la variabilité du comportement individuel (BEAMISH, 1964). Ces facteurs sociaux sont particulièrement importants chez les Cichlides qui expriment au cours de leur vie des comportements grégaires ("schooling behaviour") ainsi qu'une activité territoriale et une agressivité committante intenses; dans cette situation et pour la détermination du taux de consommation d'oxygène, il est donc particulièrement important d'opérer sur des groupes de poissons, voir des petites populations (cf. cette étude de 200 à 1.000 ind.) plutôt que sur un individu isolé. En effet, celui-ci subit dans un respiromètre un stress artificiel et social important et peut présenter une variabilité individuelle telle, tant au point de vue comportemental que métabolique, qu'il ne représente plus la moyenne de la population en ce qui concerne l'activité respiratoire. Une étude de CAULTON (1982) confirme cette hypothèse: en effet, des juvéniles d'O. mossambicus placés ensemble dans un respiromètre ont un taux respiratoire 25 % plus important pendant la journée que pendant la nuit, alors que chez les individus isolés, la consommation d'oxygène reste stable. Chez Tilapia zillii, les poissons adultes groupés consomment 15 % d'oxygène en plus que des poissons isolés à cause de l'expression du comportement territorial (SCHULZE-WIEHENBRAUCK, 1978). BRETT et GLASS (1973) notent la difficulté de transposer dans le milieu naturel les résultats obtenus en respiromètre à cause de la variation de l'activité des poissons au cours de la journée.

Toutes ces observations démontrent que l'étude de la consommation d'oxygène en milieu semi-confiné (bassins d'élevage) et sur des grandes quantités de poissons, conduit à des relations tenant compte d'une activité spontanée plus proche de celle observée dans le milieu naturel.

Or, selon PALOHEIMO et DICKIE (1966a), une variation de l'exposant poids parallèlement à la température pourrait être la conséquence d'une réponse différente en fonction de la taille, de l'activité spontanée à la température. On remarque d'ailleurs (tableau 35) qu'à basse température ($T < 22^{\circ}\text{C}$), lorsque l'activité est fortement réduite et que le métabolisme de routine est presque équivalent au métabolisme standard, les équations de consommation d'oxygène sont pratiquement identiques chez *O. niloticus* en milieu semi-confiné et *O. mossambicus* en respiromètre. Par contre, si la température s'élève, les relations divergent et on constate chez *O. niloticus* une diminution de l'exposant poids. Ceci peut signifier que l'accroissement de la température a un effet beaucoup plus important sur l'activité spontanée des petits poissons que sur celles des gros qui conservent presque le même métabolisme de routine quelle que soit la température. La divergence entre poissons placés en groupe en milieu semi-confiné et ceux isolés en respiromètre résulterait du fait que l'activité (plus faible) de ces derniers serait moins dépendante de la température.

On ne peut toutefois pas invoquer uniquement la réponse de cette activité spontanée à l'accroissement de température pour expliquer les variations de l'exposant poids. Les figures 52 a et b mettent en évidence chez *O. niloticus*, les relations entre la température et la vitesse de croissance (établies à partir d'un modèle général de croissance faisant intervenir le poids du corps et la température : voir chapitre II) ainsi que entre la température et la consommation d'oxygène (établies à partir du tableau 29). On remarque que l'allure des courbes prises deux à deux est fort semblable pour des poissons de poids identique. De ce fait, il est possible d'établir une relation entre la vitesse de croissance et la consommation d'oxygène (fig. 52 c) dont l'équation est :

$$G_p = - 0,261 + 0,013 C_{oox} \quad r = 0,984^{**} \quad (P < 0,01)$$

où G_p = vitesse instantanée de croissance en %/jours
et C_{oox} = consommation d'oxygène (métabolisme de routine mg/kg.h).

Collectant les données de différents auteurs, JOBLING (1981) obtient une relation similaire chez *Oncorhynchus nerka*.

Or, nous avons démontré chez *O. niloticus* que l'effet positif de l'accroissement de la température sur la vitesse de croissance diminuait avec l'augmentation du poids du corps ; autrement dit, l'influence de la température sur la croissance est dépendante de la taille (voir chapitre II) ; on peut donc supposer, suite à l'existence du parallélisme étroit entre croissance et taux respiratoire, que le fait que la consommation d'oxygène des gros poissons, inhérente au métabolisme de routine, évolue peu en fonction de la température, traduit l'existence d'un certain degré d'indépendance, qui augmente avec la taille du poisson, du métabolisme basal vis à vis des fluctuations de températures.

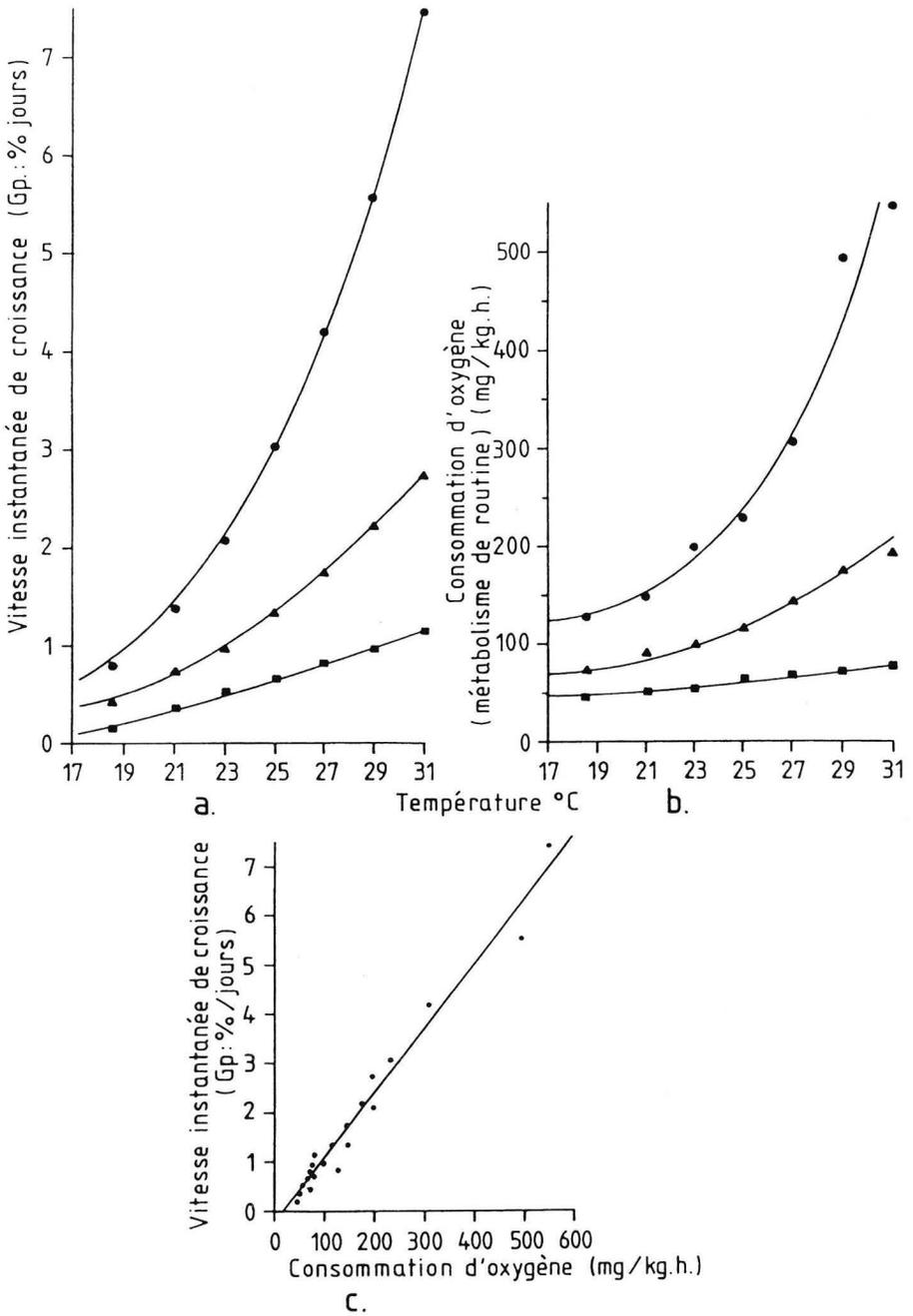


Fig. 52. : Relation entre température, consommation d'oxygène et vitesse de croissance chez O. niloticus

- poids du corps 10 g
- ▲ poids du corps 50 g
- poids du corps 200 g

Ces constatations sont à mettre en parallèle avec l'observation que, dans le milieu naturel, les tilapias juvéniles exploitent les zones chaudes peu profondes alors que les adultes vivent dans les endroits plus profonds et moins chauds (WELCOMME, 1964 ; BRUTON et BOLT, 1975 ; LOWE McCONNELL, 1982). Mais FRYER (1961), DONNELLY (1969) et JOB (1969) suggèrent que la prédation importante dans les eaux profondes serait responsable des agrégations de tilapias immatures dans les zones littorales des lacs africains ; LOWE McCONNELL (1982) propose que l'abondance de nourriture est la cause de cette concentration. Enfin, GWAHABA (1975) indique que la présence de géniteurs dans cette zone explique le phénomène. CAULTON (1978 b) remet en cause le rôle de ces trois facteurs (pression de prédation, abondance de nourriture et reproduction), notamment pour *Tilapia rendalli* chez qui on constate une migration journalière de la fraction immature de la population depuis les zones profondes et fraîches où ils vivent la nuit vers les zones plus chaudes et peu profondes pendant la journée. Ce phénomène permet d'"exploiter" au mieux les fluctuations thermiques existant dans ces zones, de manière à assurer une croissance plus efficace par diminution du métabolisme durant la nuit (basse température et donc économie d'énergie) et une activité maximale la journée (CAULTON, 1977).

Il s'agit donc d'une adaptation éco-éthro-physiologique qui permet d'optimiser la croissance dans des conditions thermiques fluctuantes (WELCOMME, 1964 ; CAULTON 1978 b). Enfin, il faut noter que plus petits sont les poissons, plus grand est le bénéfice des oscillations thermiques (CAULTON, 1982), puisque la demande métabolique des petits poissons est relativement plus importante que celle des gros : il existe donc une limite au-delà de laquelle les gros individus ne profitent plus des variations thermiques. C'est pourquoi on trouve peu d'adultes dans les zones littorales. Quand on examine la dépendance thermique de la consommation d'oxygène d'*O. niloticus*, on peut supposer que le même phénomène est en cause. Signalons encore que, chez *O. mossambicus*, le *preferendum* thermique évolue avec l'âge : la température sélectionnée (BOWEN, 1982) ainsi que la température la plus favorable pour la croissance (MIRONOVA, 1976) diminuent graduellement avec l'augmentation de la taille. On retrouve le même type d'adaptation chez plusieurs espèces, notamment chez *Solea solea* dont les juvéniles préfèrent les zones chaudes peu profondes et les adultes les grandes profondeurs plus froides (FONDS et SAKSENA, 1977) et chez *Pseudopleuronectes americanus* qui présente le même comportement (Mc CRACKEN, 1963).

L'existence d'un plateau de consommation d'oxygène pour certaines températures (homéostasie respiratoire) a été aussi mise en évidence chez *O. mossambicus* (JOB, 1969), *Tilapia rendalli* (CAULTON, 1977) et *O. niloticus* (DENZER, 1968). Cette stabilisation de la demande métabolique pourrait constituer un avantage au point de vue croissance lors de l'occupation diurne des zones chaudes peu profondes par les poissons juvéniles (épargne en énergie qui se répercute sur l'ensemble du bilan énergétique et notamment sur la croissance). Cependant, SULLIVAN (1954) et FRY (1971) ont attribué cette stabilisation de la consommation d'oxygène à une réduction des mouvements des poissons, lorsqu'ils sont placés dans leur *preferendum* thermique avec comme conséquence l'existence d'un plateau apparent dans le taux respiratoire. Mais CAULTON (1977) a montré que chez *Tilapia rendalli* cette réduction des mouvements ne jouait aucun rôle dans l'existence du plateau de consommation d'oxygène ; il suggère donc que cette épargne énergétique est une importante innovation au point de vue évolution qui permet d'optimiser le rendement de la croissance.

Effet de la concentration en oxygène dissous

O. niloticus présente un taux de consommation d'oxygène dépendant, dans une certaine mesure, de la tension en oxygène du milieu ("conformers") contrairement à la majorité des espèces, par exemple Pleuronectes platessa (JOBBLING, 1982b), dont le taux de consommation d'oxygène est indépendant de celle-ci ("non-conformers"), tout au moins pour des tensions en oxygène n'étant pas trop faibles.

AHMED et MAGID (1969) et MAGID et BABIKER (1975) constatent chez O. niloticus étudié en respiromètre que la consommation d'oxygène est également liée à la concentration en oxygène du milieu, qu'elle soit faible ou importante. Toutefois, ROSS et ROSS (1983) et VERHEYEN et al. (1985) n'enregistrent chez O. niloticus qu'une relation entre la tension en oxygène et le taux respiratoire qu'en deça de respectivement 3 mg et 2 mg d'oxygène/l, la consommation d'oxygène restant stable au-delà de cette valeur. Ces auteurs ont observés que la consommation d'oxygène peut atteindre 5 à 10 % du taux respiratoire normal quand la concentration en oxygène est inférieure à 1 mg/l. Nos résultats indiquent cependant que, pour une concentration identique, le taux respiratoire représente encore 40 à 50 % de la consommation normale. Ce phénomène est dû à la respiration de surface (happage en surface d'air et surtout de la pellicule d'eau plus riche en oxygène) qui devient importante dans de telles conditions ; de ce fait, la tension en oxygène au niveau des branchies est probablement beaucoup plus importante que celle mesurée dans le milieu (DUSSART, 1963) et le taux respiratoire reste donc plus élevé. Ce phénomène, absolument exclu en respiromètre, s'observe normalement en milieu naturel ou en étang (KIRK, 1972 ; STICKNEY et HESBY, 1978 ; CHERVINSKI, 1982).

L'accroissement de la consommation d'oxygène parallèlement à l'augmentation de la teneur en oxygène dissous à partir de 5 mg/l traduit probablement un accroissement de l'activité spontanée du poisson quand la quantité d'oxygène dissous disponible augmente, mais aussi dans une moindre mesure (5 à 10 %) une intensification de la nage forcée lorsque la vitesse du courant d'eau s'accélère (voir § 3.2.).

De ces observations, il résulte que la tension critique en oxygène dissous chez O. niloticus est de 2 à 3 mg/l (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b) et correspond bien à celle établie par COCHE (1977, 1982) : 2,3 mg/l, ainsi que par ROSS et ROSS (1983) : 3 mg/l et VERHEYEN et al. (1985) : 2 mg/l.

La réduction de la fraction du métabolisme disponible pour l'activité et pour la croissance, lorsque le poisson est placé en dessous de la tension critique, serait à l'origine de la diminution de la consommation d'oxygène. Mais, cette diminution ne peut être expliquée totalement en terme de suppression d'activité ; en effet, le gradient d'oxygène devenant inadéquat, la diffusion de l'oxygène est moins efficace au niveau branchial, ce qui est confirmé par les amples mouvements respiratoires (AHMED et MAGDID, 1969). Il faut noter aussi la possibilité d'existence d'un métabolisme anaérobie avec dette d'oxygène (PEER et KUTTY, 1981), mais la survie dans de telles conditions serait limitée.

La capacité d'O. niloticus de survivre à de faibles teneurs en oxygène ainsi que le faible taux respiratoire associé à de telles

conditions, est une adaptation ayant une signification écologique (AHMED et MAGDID, 1969 ; CHERVINSKI, 1982 ; PHILIPPART et RUWET, 1982) dans la mesure où ces poissons subissent dans le milieu naturel de fréquents déficits en oxygène.

Effet du nourrissage

Comme chez d'autres espèces (PALOHEIMO et DICKIE, 1966a), l'accroissement de la consommation d'oxygène d'O. niloticus pendant le nourrissage est peu dépendant de la taille (fig. 53) ; en d'autres termes, la valeur de l'exposant poids ne présente pas de variations significatives. D'autre part, la comparaison des équations de consommation d'oxygène à 28-30°C pour des poissons à jeun ($C_{00x} = 2,153 P^{0,356}$) ou pour des poissons nourris ($C_{00x} = 3,159 P^{0,382}$) indique que le niveau métabolique (a) est significativement plus important chez les poissons nourris (+ 47 %).

Chez O. niloticus, comme chez d'autres espèces, la consommation d'oxygène s'accroît suite au nourrissage et est d'autant plus importante que la ration est élevée (WARREN et DAVIS, 1967 ; MUIR et NIIMI, 1972 ; BEAMISH, 1974 ; JOBLING et DAVIES, 1980 ; TANDLER et BEAMISH, 1981 ; JOBLING, 1981 ; SOOFIANI et HAWKINS, 1982 ; HOGENDOORN, 1983a). L'accroissement maximum de la consommation d'oxygène après le nourrissage apparaît rapidement (+ 1 heure) comme chez la carpe pour qui le pic de consommation d'oxygène à 23°C est atteint après seulement 1/2 heure (HUISMAN, 1970). En revanche, chez d'autres espèces, le délai est beaucoup plus important : de 8 à 10 heures chez Gadus morhua (SOOFIANI et HAWKINS, 1982), de 2 à 4 heures pour Micropterus salmoides (BEAMISH, 1974) et Lepomis macrochirus (PIERCE et WISSING, 1974). Cette différence résulte du fait que O. niloticus commence à assimiler très rapidement l'aliment ingéré à cause de son activité enzymatique élevée à haute température (28°C).

Comme chez d'autres espèces telles que Pleuronectes platessa (JOBLING et DAVIES, 1980), Kuhlia sandvicensis (MUIR et NIIMI, 1972), Micropterus salmoides (BEAMISH, 1974) et Onchorynchus nerka (BRETT et ZALA, 1975), le pic de consommation d'oxygène induit par le nourrissage croît avec l'augmentation de la ration, bien que dans notre étude la gamme de variation de la ration unique était étroite ; O. niloticus étant planctonophage, il était nécessaire de fractionner l'alimentation en plusieurs nourrissages de faible importance.

La durée de l'accroissement de consommation d'oxygène (7 - 9 heures) observée chez O. niloticus est relativement courte par rapport à d'autres espèces chez lesquelles le déclin est plus lent : plusieurs jours chez Gadus morhua (SOOFIANI et HAWKINS, 1982), 35 à 80 heures chez Pleuronectes platessa en fonction de la ration alimentaire (JOBLING et DAVIES, 1980), 25 à 75 heures chez Micropterus salmoides en fonction de la ration (BEAMISH, 1974) et 48 heures chez Kuhlia sandvicensis (MUIR et NIIMI, 1972). La faible durée de l'accroissement de consommation et oxygène succédant au nourrissage chez O. niloticus réside dans le fait que la digestion et donc l'évacuation des fèces sont rapides : 5 heures après le nourrissage à 30°C chez l'hybride O. niloticus x O. aureus (ROSS et JAUNCEY, 1981) ; cette période s'allonge lorsque la température décroît.

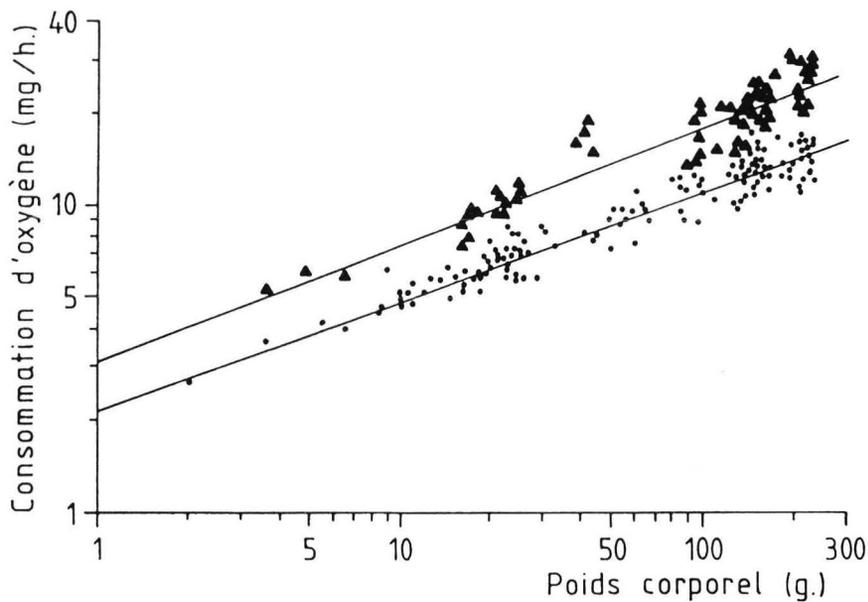


Fig. 53. : Consommation d'oxygène d'*O. niloticus* en fonction du poids corporel. Température : 28-30°C.

- ▲ poissons nourris
- poissons à jeun



Photo 12. Evacuation des graviers hors du nid

La durée de l'accroissement de consommation d'oxygène s'allonge suite à l'augmentation de la ration alimentaire (JOBBLING et DAVIES, 1980) ainsi qu'avec le poids du poissons (MUIR et NIIMI, 1972 ; BEAMISH, 1974). Chez *O. niloticus*, l'effet de la ration n'est cependant pas mis en évidence (gamme restreinte), mais on constate un effet du poids du poisson. Il faut noter également qu'une augmentation de température a pour effet de diminuer la longueur de cette période (SAUNDERS, 1963 ; JOBBLING et DAVIES, 1980). Enfin, celle-ci peut être affectée par la composition de la nourriture (HUISMAN, 1970 ; JOBBLING et DAVIES, 1980).

Le taux maximum de consommation d'oxygène inhérent au nourrissage atteint chez *O. niloticus* nourri à satiété 2,2 à 2,6 fois le taux respiratoire lié au métabolisme de routine, ce qui est comparable à d'autres espèces chez lesquelles le taux de multiplication observé est 1,8 fois pour *Micropterus salmoides* (Beamish, 1974), 2 fois chez *Lepomis macrochirus* (SCHALLES et WISSING, 1976), 2 fois chez *Pleuronectes platessa* (JOBBLING et DAVIES, 1980) et 2,6 fois chez *Kuhlia sandvicensis* (MUIR et NIIMI, 1972). Cette augmentation du métabolisme associée au besoin d'assimiler la nourriture peut réduire considérablement la part du métabolisme disponible pour d'autres activités ("Scope for activity" = métabolisme actif maximum - métabolisme de routine). Pour la détermination du métabolisme actif maximum, nous avons utilisé les données de FARMER et BEAMISH (1969) qui, soumettant *O. niloticus* à une vitesse de courant d'eau de 60 cm/sec, obtiennent une augmentation maximale de 340 % du métabolisme (fig. 40). D'après ces données et nos résultats, la part du métabolisme disponible pour d'autres activités peut être réduite de 35 à 47 % chez *O. niloticus* lors du nourrissage ; chez d'autres espèces, la réduction est de 30 à 40 % pour *Kuhlia sandvicensis* (MUIR et NIIMI, 1972), 50 % chez *Micropterus salmoides* (BEAMISH, 1974) et de 83 à 97 % chez *Gadus morhua* (SOOFIANI et HAWKINS, 1982). Dans ce contexte, il faut noter que la stabilisation, voire la légère diminution de la consommation d'oxygène pendant le nourrissage, qui apparaît lors de l'expérience de nutrition lorsque la ration alimentaire devient trop importante (fig. 46 a), témoigne du fait que le processus de demande en oxygène a un niveau de saturation déterminé par le niveau du métabolisme cellulaire, plutôt que par la disponibilité en oxygène (JOBBLING, 1981).

L'action dynamique spécifique apparente calculée lors de cette étude est de 62,4 mg d'oxygène nécessaire pour convertir 1 gramme de nourriture (T_2 , 4137 Cal/g) ; elle est de 81 mg O_2 /g nourriture chez *Cyprinus carpio* (HUISMAN, 1970) et de 76 mg O_2 /g nourriture chez *Kuhlia sandvicensis* (MUIR et NIIMI, 1972). BEAMISH (1974) décrit chez *Micropterus salmoides* une relation assez similaire à la nôtre ; la S.D.A. apparente (\dot{O}_2) est exprimée en fonction de la ration (R) et du poids du poisson (R.W.) :

$$\dot{O}_2 = 89,13.R^{-12,5}.10^{-4}R.W.^{-3820,6}$$

On constate l'influence primordiale de la ration alimentaire sur la S.D.A.

En admettant un coefficient oxycalorique de 3,42 cal/mg d'oxygène consommé (BRETT et GLASS, 1973 ; BEAMISH, 1974), la S.D.A. apparente peut s'exprimer en fonction de l'énergie totale ingérée chez *O. niloticus* ; elle représente 5,1 % (3,9 à 6,9 %) de celle-ci. Pour d'autres espèces, elle s'établit comme suit :

- 6,9 % chez Cyprinus carpio (HUISMAN, 1970)
 6,0 % à 20°C et 24 % à 34°C chez Tilapia rendalli (CAULTON, 1978 b)
 8,0 à 16 % chez Gadus morhua (SOOFIANI et HAWKINS, 1982)
 14,2 % chez Micropterus salmoides (BEAMISH, 1974)
 16 % chez Kuhlia sandvicensis (MUJIR et NIIMI, 1972)
 16 % chez Pleuronectes platessa (JOBLING et DAVIES, 1980)

L'action dynamique spécifique apparente est donc moins importante chez O. niloticus que chez d'autres espèces. Il faut toutefois remarquer que la plupart des aliments (naturels) utilisés par ces différents auteurs sont très riches en protéines (jusqu'à 94 %) et très énergétiques. Or, nous avons noté, comme d'autres auteurs (CHO et al., 1976 ; JOBLING et DAVIES, 1980 ; JOBLING, 1981), l'effet important de la teneur en protéines de l'aliment ainsi que de la valeur énergétique (TANDLER et BEAMISH, 1981) sur l'ampleur de la consommation d'oxygène succédant au nourrissage. Ce fait serait donc en partie à l'origine des S.D.A. apparentes plus importantes enregistrées chez ces espèces par rapport à O. niloticus.

Selon JOBLING et DAVIES (1980), l'accroissement de l'activité spontanée pendant le nourrissage ainsi que les mouvements péristaltiques du tube digestif et le transport actif des produits de la digestion à travers la muqueuse intestinale sont peu impliqués dans l'origine métabolique de la S.D.A. apparente. Celle-ci serait donc plutôt principalement un phénomène de post-absorption.

KREBS (1964) suggère que l'accroissement du métabolisme après le nourrissage représente le coût de la synthèse de l'urée et de l'excrétion ; mais il semble plus évident que la S.D.A. soit une mesure du coût énergétique de la biosynthèse associée à la croissance et au stockage des macromolécules (COULSON et al., 1978 ; JOBLING, 1981). Cette seconde théorie va dans le sens de nos observations qui montrent que l'accroissement de la consommation d'oxygène inhérente au nourrissage est plus important avec des aliments (riches en protéines) produisant une meilleure croissance et que la vitesse de croissance est intimement liée au taux respiratoire durant le nourrissage.

Effet du jeûne prolongé

La diminution progressive de la consommation d'oxygène constatée au cours du jeûne prolongé chez O. niloticus s'observe également chez Pleuronectes platessa (JOBLING, 1980), chez Gadus morhua (SOOFIANI et HAWKINS, 1982) et chez Clarias lazera (HOGENDOORN, 1983a). Par contre, chez Salmo gairdneri, la décroissance du taux respiratoire est faible (DICKSON et KRAMER, 1971).

Selon BEAMISH (1964), le métabolisme de routine important qui inclut des mouvements volontaires, diminue progressivement pendant la période de jeûne, approchant ainsi le métabolisme standard. Lorsque le nourrissage reprend, l'observation que la consommation d'oxygène atteint, puis dépasse la valeur initiale, serait la conséquence de l'apparition, après la période de jeûne, d'un transit intestinal plus lent (WINDELL, 1978) permettant une optimisation de la dégradation enzymatique ainsi qu'une meilleure absorption des produits de la digestion.

Cycles journaliers de consommation d'oxygène

Ces cycles illustrant principalement divers facteurs évoqués plus haut font apparaître l'existence d'un rythme d'activité chez les poissons à jeun, notamment l'augmentation du niveau du métabolisme au cours de l'après-midi et la soirée qui est probablement dû à un accroissement de l'activité spontanée durant cette période (FRY, 1971). De tels cycles d'activité endogènes qui affectent le métabolisme de routine pendant la journée existent aussi chez Ictalurus punctatus (HIGGINBOTHAM, 1947 in DICKSON et KRAMER, 1971) et Oreochromis mossambicus (CAULTON, 1978c).

Le cycle de consommation d'oxygène des poissons nourris est parallèle à celui des poissons à jeun mais reflète néanmoins un taux respiratoire beaucoup plus élevé notamment à cause de la S.D.A. apparente.

Pour les poissons nourris automatiquement, on enregistre une forte décroissance de la consommation d'oxygène après le dernier nourrissage, celle-ci retournant au niveau initial après 4 - 5 heures seulement, alors qu'il faut compter 7 à 8 heures après un seul nourrissage. Ce phénomène suggère selon NOBLE (1973) et WINDELL (1978), que la progression de la nourriture est plus rapide chez les poissons nourris fréquemment que chez ceux alimentés en une seule fois.

3.5. Conclusions

L'observation principale de ce chapitre, où nous avons établi l'effet de différents facteurs tels que le poids corporel, la température, la concentration en oxygène, sur la consommation d'oxygène d'O. niloticus en milieu semi-confiné, est que la réponse du métabolisme à un accroissement ou à une diminution de la température dépend du poids du poisson. Ceci constitue pour O. niloticus une importante adaptation éco-étho-physiologique.

Le chapitre qui suit traitera de l'excrétion azotée et plus particulièrement de la production d'ammoniaque, de manière à compléter les informations déjà acquises sur le métabolisme d'O. niloticus dans le chapitre qui précède.

CHAPITRE IV

Excrétion

4.1. Introduction

Chez les poissons téléostéens, le sous-produit principal du métabolisme des protéines est l'ammoniaque (SMITH, 1929 ; FORSTER et GOLDSTEIN, 1969 ; GOSS et RAY, 1974 ; GUERIN-ANCEY, 1976 ; RICHLIY et MARINA, 1977); il peut représenter jusqu'à 90 % de l'azote total excrété (SMITH, 1929 ; FROMM, 1963). L'ammoniaque est formé par déamination et transamination dans le foie et est excrété, sous forme de gaz libre (NH_3) ou d'ion ammonium (NH_4^+) en échange d'un ion sodium du milieu externe (MAETZ et ROMEU, 1964) ; l'excrétion a lieu au niveau des branchies, par simple diffusion du sang vers l'eau environnante, sans consommation d'énergie (FORSTER et GOLDSTEIN, 1969).

La mesure de la production d'ammoniaque est importante pour déterminer l'influence des facteurs environnementaux (par exemple la température) et nutritionnels sur le métabolisme des protéines ainsi que pour établir précisément la balance azotée du bilan énergétique des individus ou populations.

Dans cette étude, nous nous sommes attachés à estimer l'excrétion azotée (sous forme d'ammoniaque) représentée ici par l'excrétion avant le nourrissage, laquelle est directement en relation avec la quantité de protéines utilisées pour la production d'énergie (SAVITZ, 1969).

D'autre part, nous avons aussi déterminé la valeur de la production moyenne d'ammoniaque au cours du nourrissage ainsi que décrit les cycles journaliers d'excrétion azotée permettant d'estimer le supplément d'excrétion associé à l'ingestion et à la digestion des protéines.

4.2. Matériel et méthodes

Les poissons utilisés lors de ces expériences proviennent du stock d'*O. niloticus* de la station expérimentale de pisciculture en eau chaude industrielle de Tihange (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b). Leur poids a fluctué entre 3,8 g et 250,0 g ; les populations comportent des individus mâles et femelles (sexe ratio 1:1) jusqu'au poids de + 30 g, ensuite elles ne sont plus constituées que d'individus mâles (triage manuel).

Mesure de la production d'ammoniaque

La production d'ammoniaque a été déterminée dans des bassins d'élevage en polyester de 4 m²/1 m³ dotés d'une alimentation continue en eau et contenant des poissons destinés à des expériences de croissance

(densité de peuplement : 100 à 2000 individus/m³ selon la taille).

Pour tous les échantillons d'eau, la teneur en ammoniacque (NH₄⁺) a été mesurée au moyen d'un spectrophotomètre Dr-EL/2 Hach par la méthode de Nessler (APHA, 1971). Les échantillons ont été prélevés à l'entrée et la sortie des bassins, ce qui, par différence, a permis, connaissant le débit d'eau horaire, de calculer la production d'ammoniacque par bassin.

Le poids moyen des poissons dans un bassin d'expérience à une date donnée, est calculé à partir du poids moyen initial et de la vitesse absolue de croissance (g/jour.individu) considérée comme constante car la ration journalière de nourriture l'est également.

La connaissance à tous moments de la production d'ammoniacque par bassin, du poids moyen des poissons et de leur nombre permet d'établir le taux d'excrétion azotée, soit par individu (mg NH₄⁺/heure), soit par unité de poids (mg NH₄⁺/kg.heure).

Les productions d'ammoniacque ont été déterminées à divers moments de la journée :

- i) le matin avant le nourrissage, vers 9-10 h, soit après 14-15 heures de jeûne, de façon à estimer le taux d'excrétion azotée inhérent au métabolisme de routine ; 118 mesures ont été réalisées qui ont donné des concentrations en ammoniacque (NH₄⁺) à la sortie des bassins comprises entre 0,27 et 1,56 mg/l ;
- ii) l'après-midi, vers 15 h - 15 h 30, soit pendant la période de nourrissage, de manière à calculer la production d'ammoniacque lors du nourrissage au moyen de l'aliment T₂ (voir chapitre III) ; 103 mesures ont été effectuées qui ont donné des concentrations en ammoniacque (NH₄⁺) à la sortie des bassins fluctuant entre 0,81 et 2,53 mg/l.

Effet de la température

Les températures ont varié progressivement, sans fluctuations brutales, au cours de l'année en fonction des saisons (de 24 à 31°C), laissant aux poissons le temps de s'acclimater.

Les analyses statistiques ont été réalisées au moyen des programmes GLM et STEPWISE du logiciel S.A.S. (HELWIG et COUNCIL, 1979).

4.3. Résultats

4.3.1. Effet du poids corporel et de la température sur la production d'ammoniacque

Il est possible d'exprimer la relation entre l'excrétion d'ammoniacque (P NH₄) et le poids du corps (P) par l'équation suivante :

$$P \text{ NH}_4 = a \cdot P^b \quad \text{ou sous forme logarithmique :}$$

$$\log P \text{ NH}_4 = \log a + b \cdot \log P$$

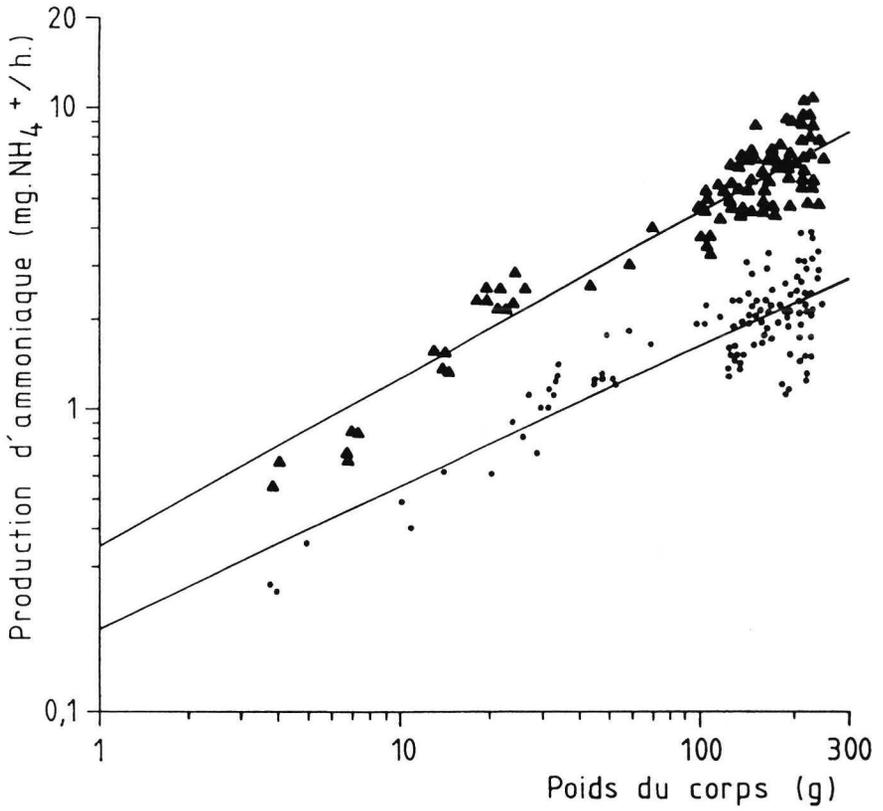


Fig. 54. : Production d'ammoniaque d'*O. niloticus* en fonction du poids du corps. Température : 24-31°C.

- poissons à jeun
- ▲ poissons nourris

qui est équivalente à la relation générale liant le métabolisme et le poids du corps (WINBERG, 1956 ; PALOHEIMO et DICKIE, 1966 a).

La figure 54 montre la relation existant entre le poids du corps et la production d'ammoniaque chez des poissons à jeun ; on voit que l'excrétion azotée fluctue fortement avec la taille : de 0,25 mg/h pour des poissons de 4 g à 3,9 mg/h chez des individus de 230 g. A cause de la dispersion des données et du peu de valeurs mesurées pour certaines températures, nous avons regroupé toutes les mesures comprises entre 24 et 31°C (qui représentent les limites extrêmes des températures optimales pour O. niloticus), pour l'établissement de l'équation :

$$(1) P_{NH_4} = 0,192 \cdot P^{0,461} \quad \text{erreur standard du coefficient de régression : } 0,027$$

$$r : 0,850^{**}$$

$$(** P < 0,01)$$

où P_{NH_4} = production d'ammoniaque en mg NH_4^+ et
 P : poids du corps en g

La valeur de l'exposant poids est comparable à celle obtenue (0,490) pour la relation consommation d'oxygène-poids du corps à 27°C (chapitre III).

Nous avons également ajusté un modèle de régression linéaire multiple de manière à faire intervenir l'effet de la température (T en °C) :

$$(2) P_{NH_4} = 0,003 \cdot T^{1,263} \cdot P^{0,682} \cdot \frac{1}{T}$$

$$\text{analyse de variance : } F_{1,17}^2 = 161,9^{**}$$

$$R^2 : 0,738^{**}$$

$$(** P < 0,01)$$

Ce modèle qui explique 73,8 % de la variation de la production d'ammoniaque traduit dans son premier terme l'effet positif de l'augmentation de la température sur le taux d'excrétion azotée et dans son second terme l'effet variable de la température en fonction de la taille. Comme un accroissement de la température tend à faire diminuer la valeur de l'exposant poids, l'effet de la température sur la production d'ammoniaque diminue lorsque le poids du corps augmente ; ceci est identique à ce que l'on observe pour la consommation d'oxygène (chapitre III).

4.3.2. Effet du nourrissage

L'évolution de la production d'ammoniaque au cours du nourrissage en fonction du poids du corps est présentée dans la figure 54. On voit que l'excrétion d'ammoniaque fluctue entre 0,55 mg/h pour des poissons de 3,8 g et 11,00 mg/h chez des poissons de 230 g. La relation entre la production d'ammoniaque pendant le nourrissage (P_{NH_4N} en mg NH_4^+ /h) et le poids du corps (P en g) s'établit de la manière suivante à 24-31°C :

$$(3) \text{PNH}_4\text{N} = 0,345 \cdot P^{0,557} **$$

erreur standard du coefficient
de régression : 0,021

$$r = 0,935 **$$

(** : $P < 0,01$)

L'exposant poids est similaire à celui calculé pour la relation consommation d'oxygène (pendant le nourrissage - poids du corps à 27°C qui est égal à 0,547 (chapitre III).

Le niveau métabolique (a) indique que, chez un poisson de 1 g, l'excrétion azotée s'accroît de 80 % lors du nourrissage. Pour des poissons de 10 g, elle passe de 0,55 mg à 1,25 mg, soit 130 % d'augmentation et chez des poissons de 200 g, elle s'accroît de 200 % (de 2,1 à 6,5 mg). On remarque donc que l'augmentation de production d'ammoniaque résultant du nourrissage est d'autant plus importante que le poids du corps est élevé. Cette observation est confirmée par le fait que l'"exposant-poids" de la relation (3) est significativement supérieure (analyse de covariance : $F_{2,01}^1 = 11,8 **$; $P < 0,01$) à celui de la relation (1).

Le modèle de régression linéaire multiple, comprenant en plus la variable température (T en °C), s'écrit comme suit :

$$(4) \text{PNH}_4\text{N} = 0,0003 \cdot T^{2,098 **} \cdot P^{0,802 **} \cdot \frac{1}{\log T}$$

analyse de variance : $F_{1,03}^2 = 448,1 **$

$$R^2 = 0,899$$

(** : $P < 0,01$)

Cette équation explique 89,9 % de la variation de la production d'ammoniaque au cours de nourrissage ; elle met aussi en évidence l'effet variable de la température en fonction du poids.

La figure 55 montre l'évolution de l'excrétion d'ammoniaque mesurée toutes les 2 heures au cours d'une journée chez des poissons nourris et chez d'autres à jeun depuis 13 jours. La plupart des valeurs enregistrées chez les poissons nourris sont supérieures à celles des individus à jeun. L'excrétion maximale d'ammoniaque lors du nourrissage représente une augmentation maximale de 375 %. Le taux d'excrétion reste important pendant toute la durée du nourrissage mais décroît ensuite rapidement.

Chez les poissons nourris manuellement toutes les 1 heure $\frac{1}{2}$ l'excrétion d'ammoniaque s'accroît rapidement après chaque nourrissage et diminue ensuite relativement vite pour atteindre des valeurs proches de celles précédant le début du nourrissage (fig. 56).

En utilisant les résultats de 7 cycles journaliers de production d'ammoniaque réalisés à des températures de 26 à 28°C sur des *O. niloticus* de 59 à 215 g nourris au moyen d'aliment T_2 (voir chapitre III), nous avons calculé que la quantité d'ammoniaque supplémentaire excrétée du fait de l'ingestion et de la digestion des protéines

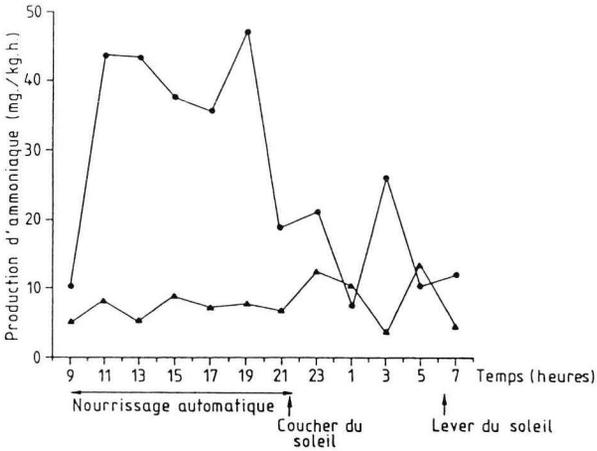


Fig. 55. : Cycle journalier de la production d'ammoniaque d'*O. niloticus* dans les bassins d'expérimentation (4 m²/1m³). Poissons à jeun (▲) et poissons nourris automatiquement (●).

Température : 28,4°C
 Densité de peuplement : 300 ind
 Poids moyen des poissons : 70 et 95 g

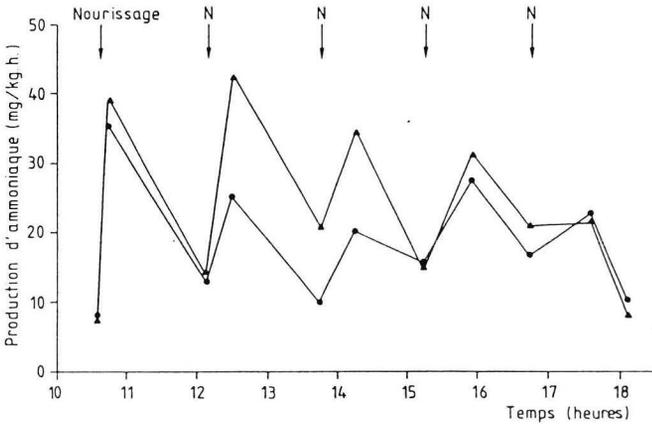


Fig. 56. : Cycle journalier de production d'ammoniaque d'*O. niloticus* dans des bassins d'expérimentation (4 m²/1m³). Nourrissage manuel. Température : 21,5°C. Densité de peuplement : 300 ind.

▲ poids moyen : 63 g
 ● poids moyen : 184 g

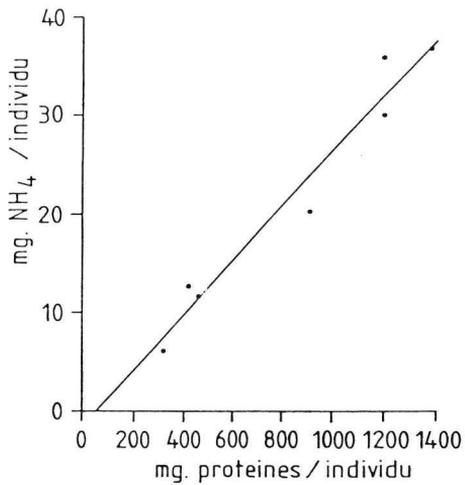


Fig. 57. : Supplément d'excrétion d'ammoniaque associée à l'ingestion et la digestion de protéines chez O. niloticus. Température : 26-28°C.



Photo 13. Lot d'O. niloticus mâles de 300 g (âge : 7 mois)

(cf. SDA) (fig. 57) est en moyenne de $22,8 + 6,7$ (I.C. 95 %) $\text{mg NH}_4^+/\text{g}$ de protéines ingérées. Cette relation est décrite par l'équation :

$$S.NH_4 = - 1,360 + 0,028 \text{ Pr.} \quad r = 0,976^{**} \quad P < 0,01$$

où $S.NH_4$ = supplément d'excrétion, en $\text{mg NH}_4^+/\text{individu}$ et

Pr = ration protéinique, en $\text{mg protéines/individu}$

4.4. Discussion

Dans l'équation excrétion-poids du corps, la valeur moyenne de l'exposant poids (0,45) obtenue chez *O. niloticus* est différente de celle généralement admise (0,54 à 0,99) pour d'autres espèces d'eau tempérée (GERKING, 1955 ; PALOHEIMO et DICKIE, 1966a ; SAVITZ, 1969 ; SAVITZ et al., 1977). Il faut toutefois remarquer que la valeur de cet exposant est comparable à celle observée pour la relation entre la consommation d'oxygène et le poids du corps (chapitre III).

SAVITZ (1969) observe aussi une similitude des deux exposants poids chez *Lepomis macrochirus*. Il est aussi possible que le métabolisme d'*O. niloticus* diffère de celui des espèces de région tempérée. Le phénomène de la variation de l'exposant poids en fonction de la température a été discuté dans le chapitre relatif à la consommation d'oxygène.

Les taux d'excrétion azotée pour diverses espèces de poissons à jeun, de poids comparables, sont présentés dans le tableau suivant :

Espèces	Température °C	Poids du corps g	Excrétion azotée mg N/h	Auteurs
<i>O. niloticus</i>	27	50	0,915	notre étude
<i>O. mossambicus</i>	30	35	0,286	PEER et KUTTY, 1981
<i>Tilapia rendalli</i>	23	50	0,256	CAULTON, 1978a
<i>Lepomis macrochirus</i>	30	50	0,599	SAVITZ, 1969
<i>Salmo gairdneri</i>	14	50	1,400	RICHLI, 1980

Les valeurs d'excrétion sont très variables d'une espèce à l'autre, mais il faut tenir compte en outre de la composition de l'aliment distribué le jour précédant la mesure ; en effet, chez un poisson à jeun, les protéines plasmiqes et celles stockées dans les organes sont d'abord utilisées pour le maintien de la balance-catabolisme-anabolisme (SAVITZ, 1969) ; ces réserves dépendent de la teneur en protéines de l'aliment distribué.

La quantité d'azote excrétée par un poisson à jeun peut constituer une mesure indirecte de la ration alimentaire lui permettant de remplacer les protéines tissulaires utilisées pour la production d'énergie, puisque le niveau de maintenance, pour ce qui concerne les protéines, est lié au métabolisme (SAVITZ, 1971). D'autre part, la ration alimentaire de maintenance dépendra aussi de la quantité et de la qualité des protéines contenues dans l'aliment. En effet, SAVITZ (1969) a montré que chez *Lepomis macrochirus* nourris avec du glucose, la ration de maintenance protéique est inférieure à celle calculée pour la même espèce nourrie au moyen d'un aliment riche en protéines.

Lorsqu'on analyse les résultats d'expériences de nutrition d'*O. niloticus* (voir chapitre II et V) réalisées au moyen d'aliments contenant 45 à 50 % de protéines et les valeurs d'excrétion azotée obtenues grâce à la relation (2) pour des poissons de même poids et à même température (fig. 58), on remarque que les valeurs obtenues sont comparables. Les niveaux de maintenance à 26°C pour des *O. niloticus* de 1,6 g, 11,5 g, 25,0 g, 82,0 g et 165,0 g sont respectivement de 3,4, 11,7, 16,6, 29,6 et 40,5 mg N/jour (= mg protéines) et les valeurs de l'excrétion azotée pour ces mêmes poissons calculées suivant l'équation (2) sont respectivement de 3,7, 10,0, 15,0, 17,0, et 39,0 mgN/jour : l'équilibre est ainsi réalisé.

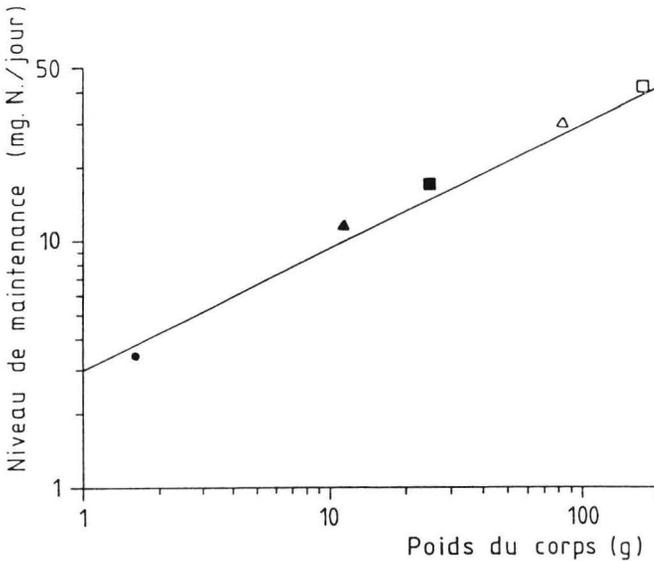


Fig. 58. : Niveau de maintenance en azote établi suivant des expériences de nutrition et des mesures d'excrétion azotée chez *O. niloticus* à 26°C.

Droite : excrétion azotée journalière à 26°C (équation 2)

- poids du corps 1,6 g ; ration de maintenance 21 mg protéines
- ▲ poids du corps 11,5 g ; ration de maintenance 73 mg protéines
- poids du corps 25,0 g ; ration de maintenance 104 mg protéines
- △ poids du corps 82,0 g ; ration de maintenance 185 mg protéines
- poids du corps 165,0 g ; ration de maintenance 253 mg protéines

L'excrétion azotée des poissons nourris est considérablement plus élevée que celle des poissons à jeun (GOSS et RAY, 1974 ; SAVITZ et al., 1977 ; RICHLY et MARINA, 1977), l'ampleur de celle-ci dépend de l'importance de la ration alimentaire (SAVITZ, 1971) mais surtout de la quantité de protéines ingérées (SAVITZ, 1971 ; SAVITZ et al., 1977 ; RICHLY, 1980 ; KAUSHIK, 1980) ; lorsque le taux d'absorption d'azote augmente, l'excrétion azotée s'accroît. L'élévation du taux d'excrétion succédant au nourrissage serait lié à l'action dynamique spécifique (SDA) (WARREN et DAVIS, 1967 ; SAVITZ, 1971) qui provoque un accroissement du métabolisme. Chez *O. niloticus*, l'augmentation de la production d'ammoniaque succédant au nourrissage est toutefois de plus courte durée que celle observée pour la consommation d'oxygène (chapitre III).

Le fait que la SDA, représentée par le supplément d'excrétion azotée, soit proportionnelle à l'importance de la ration alimentaire journalière, implique que le niveau de maintenance en azote pour des rations élevées dépendra du taux de remplacement des protéines tissulaires et alimentaires utilisées comme source d'énergie à travers la SDA (SAVITZ, 1971).

Lorsque l'on compare chez *O. niloticus* les droites de régression des relations entre production d'ammoniaque et poids du corps des poissons nourris et à jeun, on remarque que plus la taille augmente, plus l'accroissement du taux d'excrétion devient important : cela signifie que les gros individus nourris au moyen d'un aliment riche en protéines, présentent une moins bonne rétention de celles-ci (GERKING, 1971 ; RICHLY, 1980) et excrètent donc relativement plus d'ammoniaque.

Le rythme journalier de production d'ammoniaque de poissons à jeun observé chez *O. niloticus* apparaît également chez *Salmo gairdneri* (RICHLY et MARINA, 1977) et pourrait être lié à une variation journalière du niveau des corticostéroïdes qui influencent le rythme d'excrétion azotée chez le poisson (STORER, 1967 ; RICHLY et MARINA, 1977), mais aussi à l'existence d'un cycle d'activité au cours de la journée (cf. chapitre III).

Si la production d'ammoniaque d'*O. niloticus* à jeun depuis 13 jours est comparable à celle observée avant nourrissage chez des poissons alimentés, c'est que des poissons nourris normalement mobilisent d'abord les graisses comme sources d'énergie principales ; lorsque leur condition décline durant le jeûne, ils utilisent ensuite les protéines (CAULTON, 1978a, 1982). Ceci explique que, au cours du jeûne prolongé, la production d'ammoniaque est relativement élevée même pour un métabolisme de routine réduit (cf. chapitre III).

4.5. Conclusions

Ce chapitre établissant la production d'ammoniaque d'*O. niloticus* dans des conditions de poids corporel, de température et d'alimentation variées ainsi que les chapitres traitant des problèmes de consommation d'oxygène et de croissance nous permettent d'aborder dans le chapitre suivant les problèmes de budget énergétique et d'efficacité de conversion de la nourriture chez *O. niloticus*, pour une gamme variée de poids corporels et de rations alimentaires.

CHAPITRE V

Consommation et efficacité de conversion de la nourriture Budget énergétique

5.1. Introduction

La connaissance des relations entre la croissance, l'efficacité de conversion et la ration alimentaire chez des poissons de différents poids est importante pour comprendre les processus de production dans la nature et en pisciculture (GERKING, 1972 ; BRETT, 1974 ; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 b ; CUENCO et al., 1985 a et b).

L'effet de la ration alimentaire sur l'efficacité de conversion et la croissance de poissons de différentes tailles a été étudié par de nombreux auteurs mais principalement chez les Salmonidés (BRETT et al., 1969 ; ELLIOTT, 1975 a et b ; STAPLES et NOMURA, 1976 ; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 a et b). Des études ont aussi été réalisées chez *O. mossambicus* par PANDIAN et RAGHURAMAN (1972) et MIRONOVA (1976) mais pour une gamme limitée de taille et de rations alimentaires.

Il est très important de tester une gamme variée de rations alimentaires puisque, dans la nature, le poisson dispose généralement de quantités de nourriture nettement inférieures aux rations maximales et que le niveau de la ration influence l'efficacité de conversion alimentaire (ELLIOTT, 1975b ; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 b). La température de l'eau est le facteur environnemental principal contrôlant le taux de nourrissage et l'efficacité de conversion alimentaire (BRETT et al., 1969 ; ELLIOTT, 1975c ; CUENCO et al., 1985 a et b). Comme dans les eaux tropicales, les variations thermiques saisonnières sont peu marquées, les expériences visant à déterminer les différents niveaux de nutrition ont été réalisées à une température unique de 26°C.

Pour décrire la croissance, on utilise plusieurs paramètres mais il est intéressant de prendre en compte la nature dynamique de ces paramètres en établissant des budgets énergétiques. Le budget énergétique pour une période donnée peut se définir par l'équation de base :

$$C = F + U + \Delta B + R_t$$

C est l'énergie totale contenue dans la nourriture ingérée,

F est la valeur énergétique des faeces

U est la valeur énergétique des produits d'excrétion,

ΔB est le changement du contenu énergétique corporel et

R_t est l'énergie totale requise par le métabolisme.

A ce jour, peu de budgets énergétiques complets ont été publiés ; citons notamment les études de ELLIOTT (1976 c) sur *Salmo trutta*, de STAPLES et NOMURA (1976) sur *Salmo gairdneri*, de CAULTON (1978b) sur *Tilapia rendalli*, de FLOWERDEW et GROVE (1980) sur *Crenimugil labrosus*, de HOGENDOORN (1983a) sur *Clarias lazera* et de MUSISI (1984 in BRADFIELD, 1985) sur *Oreochromis mossambicus*.

Ce chapitre traitera d'abord de l'effet du taux d'alimentation sur l'efficacité de conversion alimentaire et de la détermination des rations types (rations de maintenance, optimale et maximale) chez *O. niloticus*. Une autre partie sera consacrée à la mise en évidence de l'influence d'autres facteurs sur la conversion de l'aliment mais aussi sur la consommation de nourriture.

Enfin, la dernière partie consistera en un essai d'établissement du budget énergétique d'*O. niloticus* de différents poids corporel recevant des rations alimentaires variées.

5.2. Matériel et méthodes

Les poissons utilisés pour les expériences proviennent du stock d'*O. niloticus* de la station expérimentale de pisciculture en eau chaude de Tihange (MELARD et PHILIPPART, 1981 a et b).

Les expériences visant à déterminer l'effet de la ration alimentaire sur l'efficacité de conversion de la nourriture et permettant de définir les relations entre le poids du corps et les rations de maintenance, optimale et maximale, ont été réalisées à une température de 26°C, soit dans des bassins de 100 l (jusqu'à 13 g) pourvus d'une pompe filtrante de grande capacité (Q_{\max} 2 l/min), soit en bassins de 4 m²/1 m³ alimentés en circuit ouvert (débit 3,6 m³/h) pour les poissons de plus grande taille. Au cours de ces expériences, le taux d'oxygène a été maintenu constant (5 à 6 mg/l) quelle que soit la ration alimentaire distribuée. Les poissons étaient maintenus à jeun 24 heures avant la constitution des lots ainsi qu'avant le contrôle final. En fin d'expérience, un échantillon minimum de 20 à 60 poissons (selon l'importance des lots) étaient mesurés (au mm près) et pesés (au dixième de gramme près).

La composition brute et la valeur énergétique des aliments distribués lors de ces expériences apparaissent dans le tableau 36. Ces aliments se présentent sous forme de miettes (T_1) ou de granulés de différents calibres (T_1 : 1,6 mm ; T_2 : 2 mm ; T_3 : 3 mm) ; ils sont distribués au moyen de distributeurs à tapis (bassins de 100 l) ou de distributeurs automatiques électriques (EWOS 505 ; bassin de 1 m³).

La mise en évidence de l'effet des facteurs biotiques et environnementaux sur l'efficacité de conversion alimentaire a été réalisée au moyen d'un traitement statistique (corrélation simple et partielle) des résultats de 394 expériences de croissance (voir chapitre II).

Les expériences visant à définir les facteurs influençant la consommation de nourriture ont été effectuées en bassin de 4 m²/1 m³ pourvus d'une alimentation continue en eau. Le poids des poissons était compris entre 75,3 et 313,6 g, la densité de peuplement entre 250 et 346 ind/m³, la biomasse entre 22,6 et 108,2 kg/m³, la territorialité (Mesure, voir chapitre II) entre 1,0 et 5,3 % de mâles territoriaux, l'oxygène disponible pour la croissance entre 191 et 906 mg/kg et enfin la teneur en matières en suspension (mesurées au moyen de la trousse Hach) entre 4 et 90 mg/l. La distribution de nourriture se faisait à l'aide de nourrisseurs à pendule (nourrisseurs à la

Tableau 36 :

Composition et valeur énergétique des aliments utilisés (Aliments Trouw S.A.)

Aliments	T ₁ miette	T ₁ granulé	T ₂ granulé	T ₃ granulé
Protéines brutes %	50,0	48,0	46,0	45,0
Matières grasses %	8,5	7,5	7,0	7,0
Sucres + amidon %	10,0	13,0	13,0	14,0
Autres extraits non azotés %	7,5	8,5	11,0	11,0
Cellulose	2,0	3,0	3,0	3,0
Cendre	11,0	10,0	10,0	10,0
Humidité	11,0	10,0	10,0	10,0
Energie brute (1) cal/g	4241	4204	4151	4137

(1) Basée sur 5,5 Kcal/g protéine, 9,1 Kcal/g graisse et 4,1 Kcal/g d'hydrate de carbone (Jauncey et Ross, 1982).

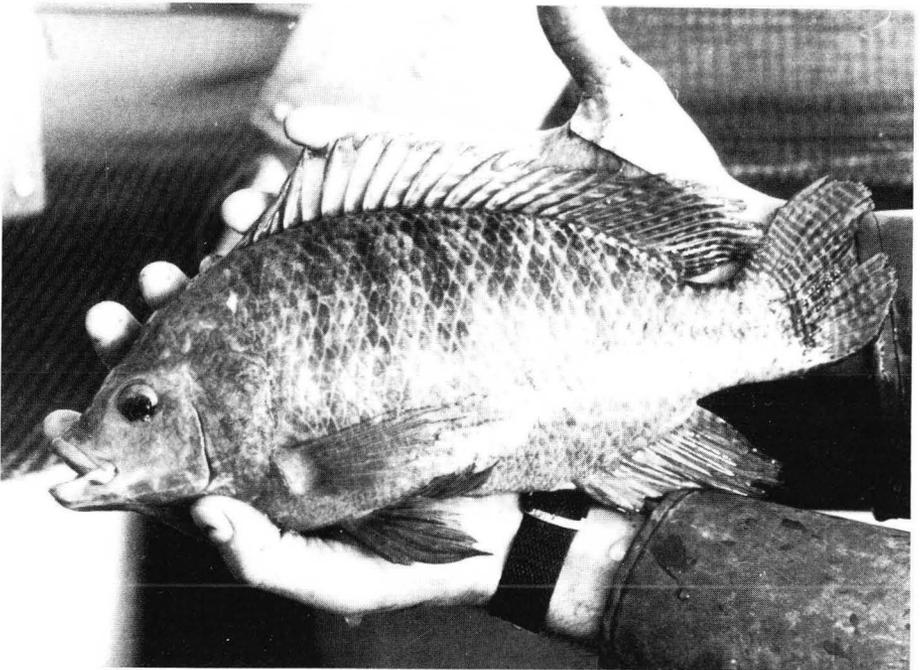


Photo 14. Un individu mâle de 600 g (âge : 14 mois)

Tableau 37 : Résultats des expériences de nutrition réalisées avec *O. niloticus*. Température 26 °C.

Conditions d'expérience	Poids moyen initial	Poids moyen final	Poids moyen intermédiaire	Ration alimentaire	Ration alimentaire	Vitesse instant. de croissance	Croissance absolue	Efficacité de conversion	
	g ± IC 95 %	g ± IC 95 %	g	g/ind.j.	% du poids moyen intermédiaire /j.	Gp (%/j)	g/j.ind.	Kb (%)	Kn (%)
Bassin de 100 l	1,57 ±0,14	1,93 ±0,23	1,75	0,075	4,31	2,95	0,05	21,40	57,84
Durée : 7 j.	1,63 ±0,14	2,63 ±0,20	2,13	0,163	7,63	6,83	0,14	28,56	42,55
Nombre d'ind. : 40	1,62 ±0,14	3,21 ±0,24	2,42	0,326	13,46	9,77	0,23	23,14	28,11
Aliment : T ₁ M	1,56 ±0,14	3,03 ±0,32	2,30	0,402	17,46	9,48	0,21	17,97	20,88
Bassin de 100 l	11,1 ±0,7	11,2 ±1,4	11,1	0,154	1,39	0,12	0,01	3,61	30,91
Durée : 6 j.	11,4 ±0,7	14,1 ±1,4	12,8	0,531	4,15	3,54	0,45	26,50	36,69
Nombre d'ind. : 20	11,2 ±0,7	14,6 ±1,1	12,9	0,786	6,09	4,42	0,57	24,74	30,48
Aliment : T ₁ g	11,2 ±0,7	15,4 ±1,3	13,3	1,301	9,78	5,31	0,70	19,64	22,22
Bassin de 1000 l	25,4 ±1,4	34,1 ±2,1	29,8	0,706	2,37	1,96	0,58	27,70	41,73
Durée : 15 j.	25,2 ±1,4	44,2 ±1,7	34,7	1,725	4,97	3,75	1,27	23,83	28,04
Nombre d'ind. : 200	25,2 ±1,4	45,3 ±1,9	35,3	2,231	6,32	3,91	1,34	20,05	22,71
Aliment : T ₂	25,6 ±1,4	46,4 ±1,9	36,0	2,776	7,71	3,96	1,39	16,44	18,17
	25,5 ±1,4	45,3 ±2,1	35,4	3,529	9,97	3,83	1,32	12,51	13,51
Bassin de 1000 l	82,0 ±3,1	82,2 ±4,6	82,1	0,411	0,50	0,02	0,01	0	-
Durée : 10 j.	81,3 ±3,1	101,7 ±5,9	91,5	2,443	2,67	2,24	2,04	27,24	33,34
Nombre d'ind. : 300	81,7 ±3,1	108,2 ±4,4	95,0	3,268	3,44	2,81	2,65	27,44	31,89
Aliment : T ₃	79,8 ±3,1	106,5 ±4,0	93,2	3,989	4,28	2,89	2,67	24,43	27,55
	81,5 ±3,1	105,2 ±5,4	93,4	6,519	6,98	2,55	2,37	13,04	13,99
Bassin de 1000 l	165,9 ±4,5	170,5 ±7,2	168,2	0,830	0,49	0,25	0,42	8,15	26,15
Durée : 11 j.	167,5 ±4,5	183,5 ±6,8	175,5	2,510	1,43	0,83	1,46	17,95	24,16
Nombre d'ind. : 300	170,7 ±4,5	204,3 ±7,3	187,5	4,275	2,28	1,63	3,06	26,68	31,63
Aliment : T ₃	163,6 ±4,5	198,0 ±6,9	180,8	5,731	3,17	1,73	3,13	20,04	22,63
	165,8 ±4,5	204,1 ±6,6	185,0	9,953	5,38	1,89	3,48	13,60	14,57

demande) : les poissons conditionnés à se nourrir eux-mêmes provoquent la chute de l'aliment dans l'eau lorsqu'ils heurtent le pendule de l'appareil. Chaque jour à 9 heures, la nourriture restante est pesée, ce qui permet d'évaluer par différence la consommation de nourriture depuis la veille. Ensuite, par traitement statistique des données (régression linéaire multiple, corrélation partielle), nous avons établi la relation entre la consommation d'aliment et les facteurs biotiques et environnementaux.

Des analyses chimiques ont été pratiquées sur un lot de 17 *O. niloticus* placés dans des conditions normales de croissance et dont le poids du corps était compris entre 70,5 et 156,0 g. Après broyage dans un hachoir des individus congelés, un séchage à 90°C pendant 24 heures donne la teneur en eau par différence de poids. Les prises d'échantillons (2 par poisson) furent réalisées sur les poissons séchés et homogénéisés sous forme de poudre au moyen d'un moulin à hélice. La teneur en protéines a été évaluée par la méthode de Kjeldahl (azote x 6,25), la teneur en lipides par la méthode de Soxhlet (extraction à l'éther) et le teneur en cendres par chauffage à 550°C dans un four pendant 12 heures (1).

La relation générale entre la teneur en eau, déterminée par séchage à 90°C pendant 48 heures, et le coefficient de condition ($K = \frac{P \text{ (g)} \times 100}{L^3 \text{ (cm)}})$ a été établie au départ des analyses effectuées sur 50 poissons dont le poids corporel était compris entre 3,9 et 631,0 g et le coefficient de condition entre 1,681 et 2,211.

5.3. Résultats

5.3.1. Effet de la ration alimentaire sur l'efficacité de conversion Estimation des rations de maintenance, optimale et maximale

i) Détermination des rations types

Le tableau 37 rassemble les principaux résultats des expériences de nutrition réalisées avec des *O. niloticus* de poids variés. Le poids moyen intermédiaire est défini comme étant la moyenne arithmétique du poids initial et du poids final puisque la ration alimentaire distribuée est constante au cours du nourrissage (STAPLES et NOMURA, 1976). La figure 59 montre que la vitesse de croissance augmente d'une valeur nulle pour la ration de maintenance jusqu'à un maximum lorsque le taux de nourrissage croît. A partir des relations de la figure 59, 3 niveaux de ration importants peuvent être définis :

- 1) la ration de maintenance (R.MT.) correspondant à une croissance nulle et représentée par l'intersection avec l'axe des abscisses de la courbe ajustée sur les points croissance-ration ;
- 2) la ration optimale (R.OP.) procurant la croissance maximale par unité de ration et qui est estimée en projetant sur l'axe des

(1) Analyses effectuées par H. MICHEL, Faculté Agronomique de Gembloux.

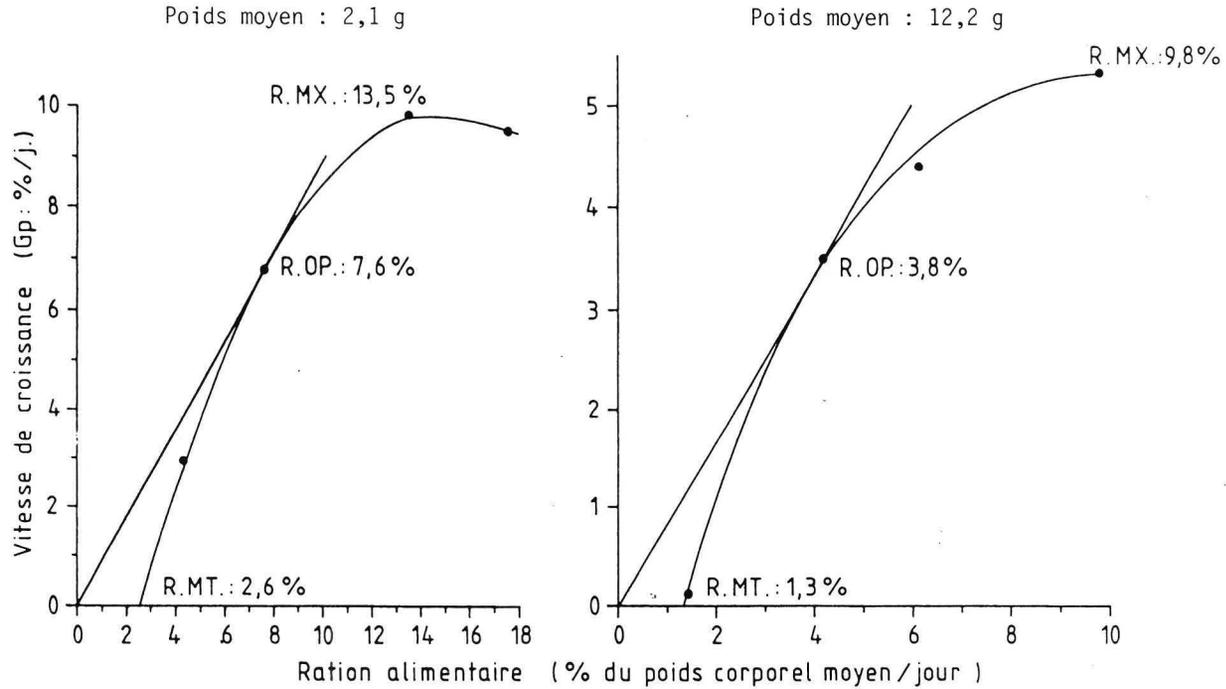


Fig. 59 (1re partie). : Influence de la ration alimentaire sur la vitesse de croissance d'*O. niloticus*. Détermination des rations de maintenance, optimale et maximale. Température : 26°C.

R.MT. = ration de maintenance

R.OP. = ration optimale

R.MX. = ration maximale

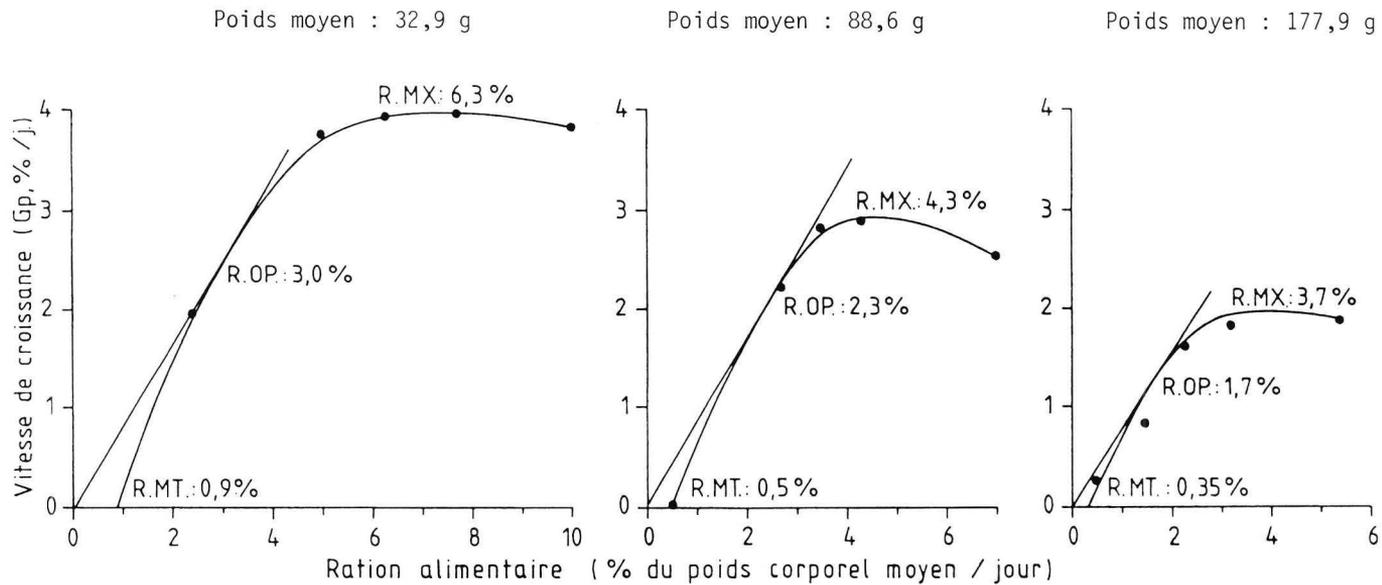


Fig. 59 (seconde partie).

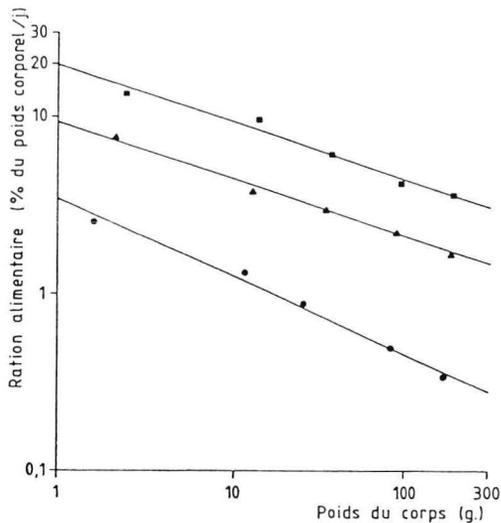


Fig. 60. : Relations entre le poids du corps et la ration alimentaire de maintenance, optimale et maximale chez *O. niloticus*.
Température : 26°C.

Valeurs expérimentales: ● Ration de maintenance
 ▲ Ration optimale
 ■ Ration maximale

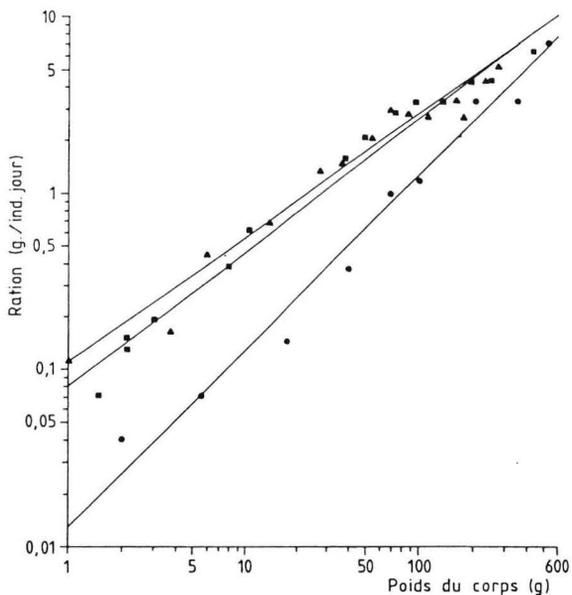


Fig. 61. : Relation entre le poids du corps et la ration optimale à différentes températures chez *O. niloticus*.

▲ 27 ≤ T < 30°C
■ 23 ≤ T < 27°C
● 19 ≤ T < 23°C

abscisses le point de tangence entre la courbe de la relation croissance-ration et la droite bissectrice de l'intersection de l'axe des abscisses et des ordonnées ;

3) la ration maximale (R.MX.) produisant la croissance maximale.

Les relations entre ces 3 rations types et le poids du corps apparaissent dans la figure 60 et se décrivent par les équations suivantes valables à 26°C :

R.MT. (%) = 3,423.P ^{-0,434}	r = - 0,996**
R.MT. (g) = 0,035.P ^{0,564}	r = 0,993**
R.OP. (%) = 9,291.P ^{-0,324}	r = - 0,995**
R.OP. (g) = 0,093.P ^{0,675}	r = 0,999**
R.MX. (%) = 19,238.P ^{-0,315}	r = - 0,987**
R.MX. (g) = 0,192.P ^{0,685}	r = 0,997**

R : ration en % du poids corporel/jour ou en g/jour

P : poids corporel en g

** : significatif à P < 0,01

Exprimées en valeurs relatives (% du poids du corps), les valeurs des rations journalières types diminuent quand le poids corporel augmente, mais exprimées en g/jour elles augmentent avec le poids corporel.

En analysant les résultats de 394 expériences de croissance (voir chapitre II) réalisées sur des *O. niloticus* de différentes classes de poids et en ne retenant que les données relatives à des efficacités de conversion alimentaire maximales (fig. 61) (cf. ration optimale), nous avons établi pour trois gammes de températures (T) (19-23, 23-27 et 27-30°C) les relations suivantes entre la ration alimentaire optimale (R.OP. en g/jour) et le poids du corps (P en g) :

Température °C	Equation de régression	Erreur standard du coefficient de régression	n	Coefficient de corrélation
19 ≤ T < 23°C	R.OP. = 0,013.P ^{0,995**}	0,067	9	0,985**
23 ≤ T < 27°C	R.OP. = 0,081.P ^{0,754**}	0,030	16	0,989**
27 ≤ T < 30°C	R.OP. = 0,109.P ^{0,693**}	0,037	14	0,983**

** P < 0,01

La tendance à la diminution des exposants poids lorsque la température augmente est significative (analyse de covariance : $F_{3,8}^2 = 11,5^{**}$ P < 0,01) et se traduit dans la figure 61 par une tendance à la convergence des droites lorsque le poids du corps augmente. Cette observation doit être mise en parallèle avec celles réalisées à propos de la relation croissance-température et consommation d'oxygène-température, à savoir que plus le poids du corps est important, moins le métabolisme d'*O. niloticus* devient dépendant de la température.

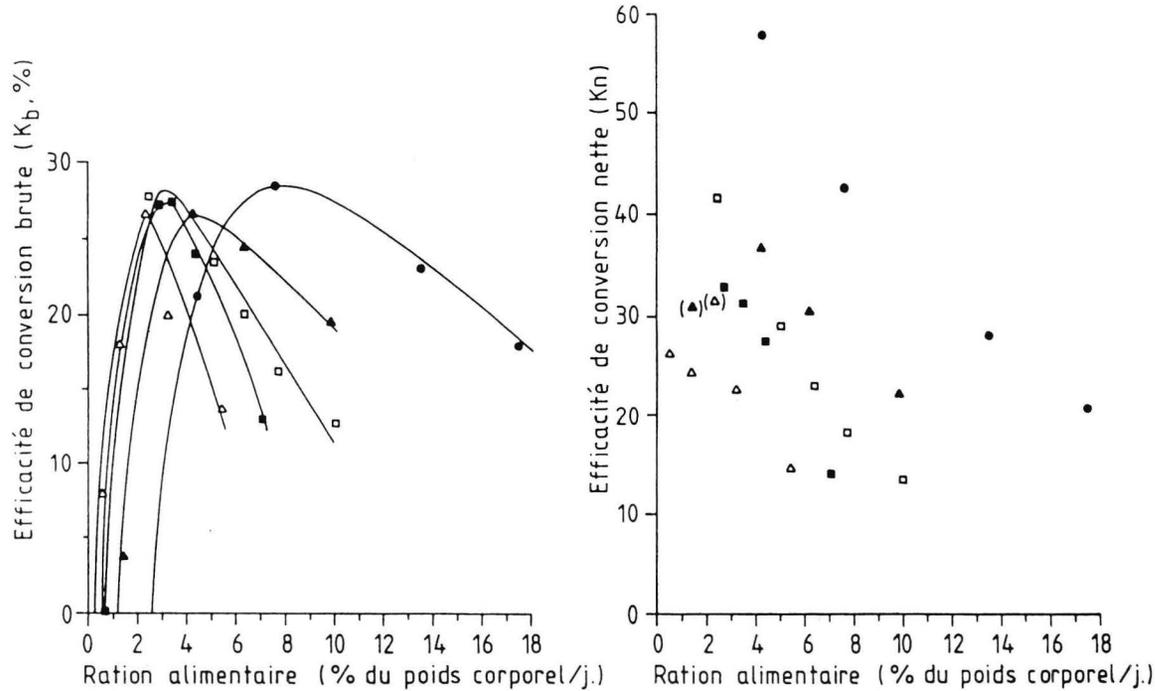


Fig. 62. : Relation entre l'efficacité de conversion brute (K_b) et l'efficacité de conversion nette (K_n) et l'importance de la ration alimentaire chez *O. niloticus*

Température : 26°C.

Poids moyens intermédiaires :

- 2,1 g
- ▲ 12,2 g
- 32,9 g
- 88,6 g
- △ 177,9 g

En tenant compte de cette remarque et en sachant que la dépendance de l'exposant poids à l'égard de la température se traduit par la relation: exposant poids = $38,372 T^{-1,206}$ $r = 0,981^{**}$, on calcule une équation générale permettant d'estimer la ration optimale (R.OP. en g) en fonction du poids du corps (P en g) et de la température de l'eau (T en °C) :

$$R.OP. = 227,7 \cdot 10^{-12} \cdot T^{6,059} \cdot P^{36,491} T^{-1,206}$$

$$R^2 = 0,950$$

Analyse de variance pour l'ensemble de l'équation :

$$F_{3,6}^2 = 339,15^{**} \quad P < 0,01$$

A 26°C, l'équation établie selon ce modèle (R.OP. = $0,085P^{0,717}$) est très comparable à l'équation issue des expériences de nutrition du paragraphe précédent (R.OP. = $0,093 P^{0,675}$)

ii) Efficacité de conversion alimentaire

L'efficacité de la conversion alimentaire est exprimée en terme d'efficacité brute ou nette. L'efficacité brute (K_b) est le rapport de la croissance (G en g) à la nourriture consommée (N en g) : $K_b (\%) = 100 G/N$. L'efficacité nette (K_n) est l'efficacité avec laquelle un poisson utilise pour la croissance la part de la ration qui excède la ration de maintenance (M) : $K_n (\%) = 100 \cdot G/(N-M)$. G, N et M sont exprimés en g de poids sec.

Les valeurs de K_b et K_n pour des O. niloticus de poids différents, recevant des rations alimentaires variées, apparaissent dans le tableau 37. La figure 62 montre que l'efficacité brute (K_b) est nulle pour la ration de maintenance puis croît rapidement jusqu'à un maximum pour la ration optimale et diminue enfin lorsque celle-ci est dépassée. De plus, on observe une légère régression de l'efficacité brute maximale lorsque le poids du corps augmente : de 28,6 % pour des poissons de 2,1 g à 26,7 % pour des poissons de 177,9 g.

L'efficacité nette (K_n) est toujours supérieure à l'efficacité brute. Les différences sont plus importantes lorsque les rations alimentaires sont proches de la maintenance et minimales quand la ration maximale est atteinte (tableau 37). L'efficacité nette maximale qui s'observe pour des rations proches de la maintenance diminue lorsque le poids augmente (fig. 62) : de 57,8 % pour des poissons de 2,1 g à 31,6 % pour des poissons de 177,9 g ; cela signifie que la part de la nourriture consacrée au métabolisme de routine est nettement plus importante chez les petits que chez les gros poissons.

5.3.2. Autres facteurs influençant l'efficacité de conversion

L'analyse statistique (tableau 38) des 394 expériences de croissance (cf. chapitre II) révèle que d'autres facteurs agissent sur l'efficacité de conversion brute. Remarquons que dans la plupart de ces expériences la ration optimale est le niveau de nutrition minimum. Plusieurs facteurs exercent une influence positive sur K_b , par un renforcement de l'appétence : ce sont la température de l'eau, la disponibilité en oxygène dissous et le sexe (appétit des mâles plus important que celui des femelles).

Tableau : 38

Coéfficients de corrélation simple et partielle entre le logarithme de l'efficacité de conversion brute (K_b en %) et le logarithme de la température moyenne (LTM en °C), le logarithme du fractionnement de la ration de nourriture (LFA en % de la ration journalière), le logarithme du poids du corps (LPM en g), le logarithme de la disponibilité en oxygène dissous pour la croissance (LO_2 en mg O_2 /kg de poisson et par heure), la biomasse ($IB = \log B / (1 + \log PM)$; B en g/m³), la teneur moyenne en matières en suspension de l'eau (MS en mg/l), la ration alimentaire ($INO = \log NO \cdot (1 + \log PM)$; NO en % du poids du corps/jour) et le logarithme du sexe (LSX en % de la croissance des mâles)

Variabes	Coéfficients de corrélation simple	Coéfficients de corrélation partielle
LTM	0,412**	0,424**
LFA	-0,326**	-0,370**
LPM	-0,420**	-0,321**
LO_2	0,434**	0,254**
IB	0,193**	-0,171**
MS	-0,267**	-0,164**
INO	0,091	-0,146**
LSX	0,048	0,140**

** P < 0,01

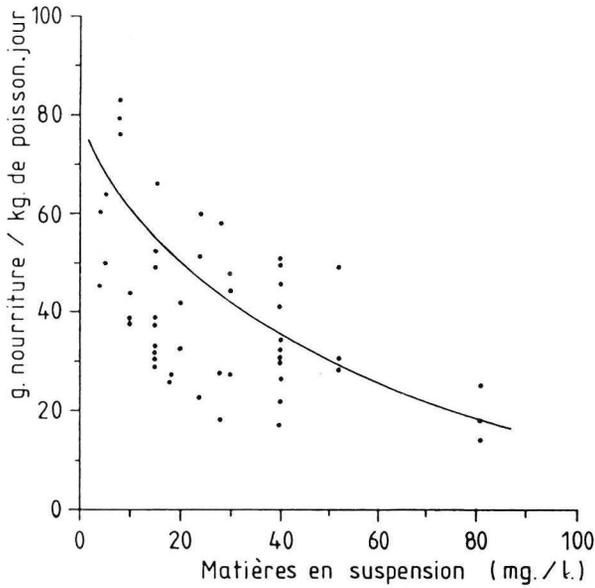


Fig. 63. : Influence de la teneur en matières en suspension dans l'eau sur la consommation de nourriture d'O. niloticus

Température : 28,5°C
 Poids du corps : 73 à 157 g
 Oxygénation optimale

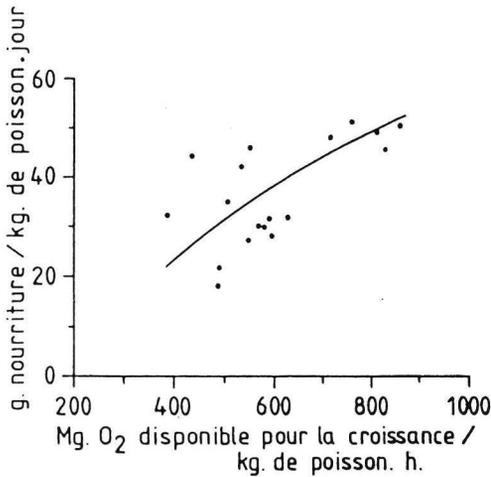


Fig. 64. : Effet de la disponibilité en oxygène dissous pour la croissance sur la consommation de nourriture d'O. niloticus

Température : 28,5°C
 Poids du corps : 73 à 157 g
 Matières en suspension : 30 à 52 mg/l

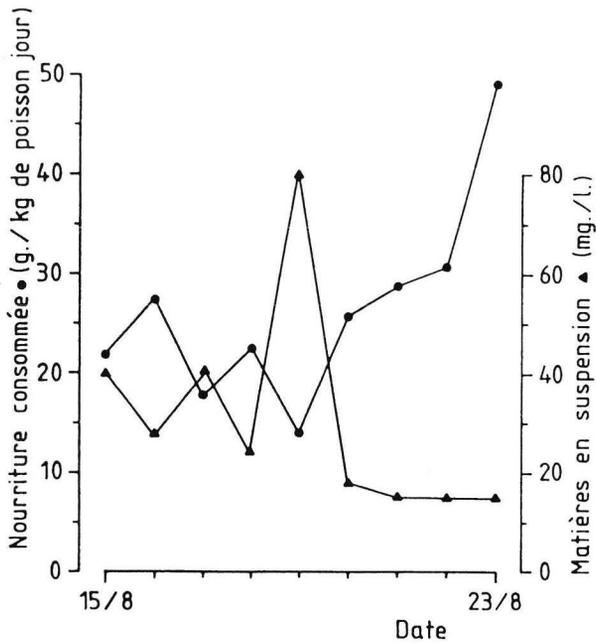


Fig. 65. Evolution de la consommation de nourriture chez *O. niloticus* mâle. Effet de la teneur en matières en suspension.

Poids du corps : 106,8 à 135,8 g
 Température : 28,3°C
 Aliment : T2

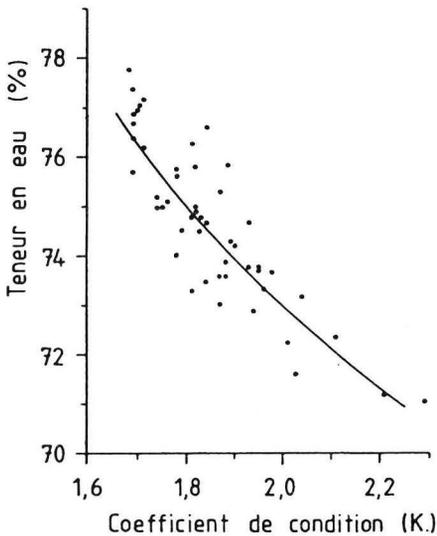


Fig. 66. Relation entre le coefficient de condition et la teneur en eau du corps chez *O. niloticus*.

Poids du corps : 3,9 à 631,0 g.

Parmi les facteurs qui réduisent K_b , notamment par une diminution de l'appétence, il faut citer la biomasse (effet densité, stress), la teneur en matière en suspension dans l'eau (stress, branchial, mauvaise visibilité) ou le fractionnement de la ration alimentaire (lorsque la fraction distribuée devient trop importante, la totalité de la nourriture ne peut être ingérée, cf. O. niloticus espèce planctonophage). L'effet négatif du poids du corps ainsi que de l'importance de la ration alimentaire sur K_b , déjà évoqué au paragraphe précédent, est confirmée.

Les deux facteurs exerçant une action prépondérante sur K_b sont la température et le fractionnement de la ration.

5.3.3. Analyse des facteurs influençant la consommation de nourriture d'O. niloticus

L'élaboration d'un modèle de régression linéaire multiple basé sur les résultats des expériences de consommation de nourriture a mis en évidence l'effet de quelques facteurs sur la consommation de nourriture précisant ainsi les observations du paragraphe précédent.

L'analyse du tableau 39 révèle que plusieurs variables ont une action négative sur la consommation de nourriture ; ce sont : le poids du corps, la teneur en matières en suspension (fig. 63) et la territorialité (en relation avec la densité de peuplement). Le premier, le poids du corps, agit au niveau de la demande métabolique, les deux autres agissent en tant que facteur inhibiteurs de l'appétence.

Seul l'accroissement de l'oxygène dissous disponible favorise la consommation de nourriture (fig. 64) (cette observation est toutefois à la limite de la signification statistique). A cause de la faible gamme de variation (24,5 à 29,1°C), la température n'exerce aucune action significative et n'est pas reprise dans le modèle.

L'équation de régression multiple n'explique que 58,6 % de la variation de la consommation journalière de nourriture d'O. niloticus dont l'extrême variabilité apparaît dans la figure 65, où la relation avec la teneur en matières en suspension est évidente.

5.3.4. Budget énergétique journalier

5.3.4.1. Composition d'O. niloticus

La relation curvilinéaire entre la teneur en eau (H_2O en %), comprise entre 71,1 et 77,9 %, et le coefficient de condition (K), qui apparaît sur la figure 66, se traduit par l'équation :

$$H_2O (\%) = 87,7 \cdot K^{-0,264} (1) \quad r = 0,837^{**} \quad P < 0,01$$

Le tableau 40 présente les résultats des analyses de composition effectuées sur 17 O. niloticus de différents poids. La proportion des principaux constituants du corps présente une très grande variabilité individuelle. Les valeurs moyennes (en % du poids humide +

Tableau 39 :

Coefficients de régression partiels, de corrélation simple et partielle pour la relation entre la consommation de nourriture journalière (CN en g de nourriture /Kg de poisson.jour) et le logarithme du poids du corps (LPM en g), la teneur en matières en suspension dans l'eau (MS en mg/l), le logarithme de la territorialité (LTER en % de mâles territoriaux) et la disponibilité en oxygène dissous pour la croissance (mg O₂/kg de poisson, par heure).

Température : 24,5 - 29,1° C.

Entre parenthèses : erreurs standards des coefficients de régression partiels.

a : ordonnée à l'origine.

Variables	Coefficients de régression partiels	Coefficients standards de régression partiels	Coefficients de corrélation simple	Coefficients de corrélation partielle
a	122,5207			
LPM	-38,7045(7,9975)**	0,4904	-0,61**	-0,49**
MS	- 0,2127(0,0608)**	0,2641	-0,31**	-0,38**
LTER	-18,3831(7,1643)*	0,2552	-0,36**	-0,29*
O ₂	0,0180(0,0116) ⁽¹⁾	0,1861	0,61**	0,18 ⁽¹⁾

Coefficient de détermination multiple : 0,586

Analyse de variance pour l'ensemble de l'équation : $F_{73}^4 = 25,88^{**}$

** P < 0,01

* P < 0,05

(1) P < 0,12

Tableau 40 : Composition chimique (en % du poids humide) et valeur énergétique individuelles d'*O. niloticus* de différents poids.

Poids g	Humidité %	Protéines %	Graisses %	Cendres %	Energie (1) Cal/g P.frais
70,5	74,18	15,36	5,89	4,51	1424
80,0	76,13	14,28	5,39	4,10	1216
95,0	76,95	14,86	3,63	4,86	1183
100,0	75,00	14,99	6,04	3,27	1418
114,5	79,13	13,66	3,10	3,85	1065
115,0	74,96	15,35	5,87	4,31	1422
121,5	75,06	14,05	7,12	3,73	1467
122,5	74,29	15,05	6,41	4,55	1456
124,0	74,68	15,33	5,89	4,33	1423
125,5	75,62	13,98	6,32	3,90	1387
127,5	74,27	14,74	7,28	3,94	1521
128,0	73,67	14,63	7,67	4,29	1551
136,0	72,94	15,81	6,96	4,62	1551
137,0	73,58	14,89	7,20	4,34	1522
138,0	73,91	15,22	6,88	4,34	1510
140,0	72,57	14,85	8,66	4,28	1657
156,0	74,87	15,43	5,99	4,03	1438

(1) Basée sur 5,65 Kcal/g de protéine et 9,45 Kcal/g de graisse (Phillips, 1972)

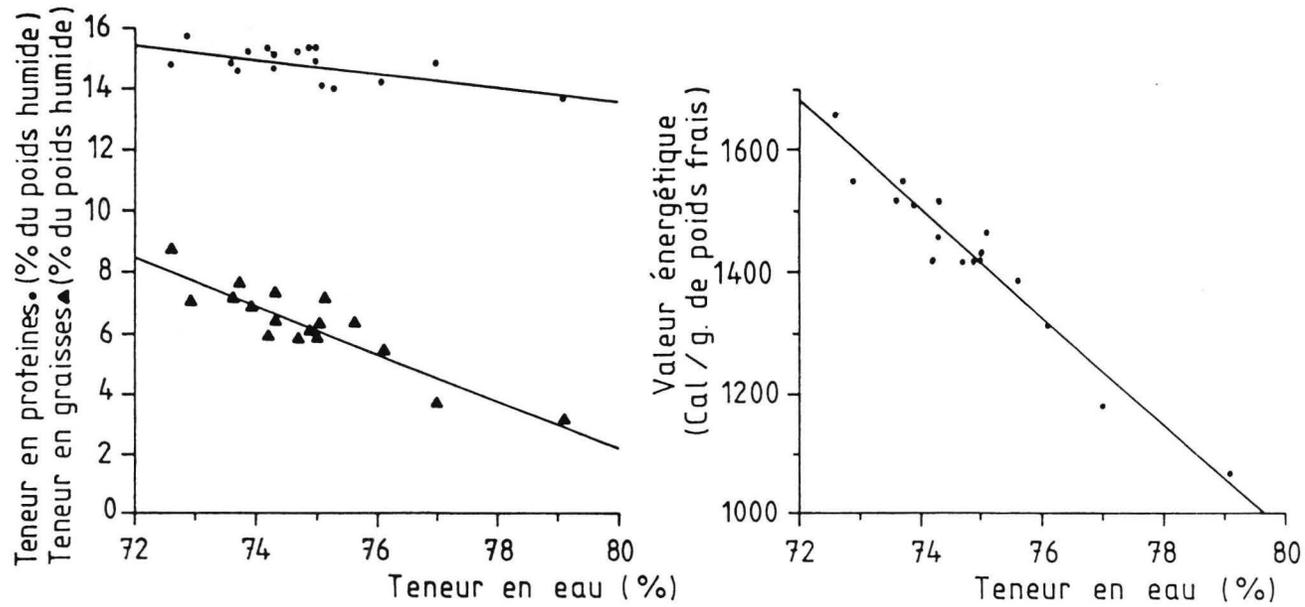


Fig. 67. : Relation entre la teneur en eau, la teneur en protéines et en graisses et la valeur énergétique d'O. niloticus

intervalle de confiance à 95 %) ainsi que la gamme de variation sont 74,8 + 0,8 % et 72,6 à 79,1 % pour la teneur en eau, 14,9 + 0,3 % et 13,7 à 15,8 % pour les protéines, 6,3 + 0,7 % et 3,1 à 8,7 % pour les graisses. Il existe une variation correspondante de la valeur énergétique avec une moyenne et une gamme de variation de 1430 ± 72 Cal/g de poids frais et 1065 à 1657 Cal/g de poids frais.

La figure 67 montre les relations linéaires négatives entre la teneur en eau et la teneur en graisses ou en protéines ; ces relations sont décrites par les équations de régression suivantes, toutes statistiquement significatives (P < 0,01) :

$$Gr = 65,203 - 0,788.H_2O \quad (2) \quad r = - 0,904^{**}$$

$$Pr = 32,161 - 0,231.H_2O \quad (3) \quad r = - 0,621^{**}$$

$$Ve = 7973,1 - 87,5.H_2O \quad (4) \quad r = - 0,971^{**}$$

Gr = teneur en graisses (% du poids humide), Pr = teneur en protéines (% du poids humide), Ve = valeur énergétique (Cal/g de poids humide) et H₂O = teneur en eau (% du poids humide).

Puisque l'équation (1) décrit la relation significative entre la teneur en eau et le coefficient de condition (K), on peut substituer dans les équations (2), (3) et (4) la teneur en eau par l'équation (1). Par exemple, l'équation (4) devient :

$$Ve = 7973,1 - 7673,8.K^{-0,264} \quad (5)$$

Grâce à ce type de relation, il est aisé d'estimer rapidement, sans analyses fastidieuses, la teneur en protéines, en graisses ou la valeur énergétique d'O. niloticus en ne connaissant que le coefficient de condition.

En utilisant les modèles qui viennent d'être établis, nous avons estimé (tableau 41), suivant le coefficient de condition moyen, les valeurs énergétiques, les teneurs en eau, en graisses et en protéines d'O. niloticus au départ et à la fin de chaque expérience de nutrition.

Une analyse de variance révèle des différences significatives entre les coefficients de condition (K) à l'issue de chaque expérience (sauf la 3me) : $F_{15,6}^3 = 5,7^{**}$; $F_{7,6}^3 = 4,0^*$; $F_{24,5}^4 = 1,98$; $F_{29,5}^4 = 56,1^{**}$ et $F_{29,5}^4 = 21,0^{**}$.

La première constatation à faire est que lorsque le poids du poisson augmente, la teneur en eau diminue et la teneur en graisses croît (la teneur en protéines est relativement stable), ce qui se traduit par un accroissement de la valeur énergétique : de 1368 Cal/g à 1845 Cal/g, pour des poissons de respectivement 1,6 et 204,1 g. On remarque ensuite que, pour un poids du corps donné, l'augmentation de la ration de nourriture se traduit par le fait que la teneur en protéines, mais surtout en graisses ainsi que la valeur énergétique croissent alors que la teneur en eau diminue.

Tableau 41 : Coefficient de condition, valeur énergétique et teneur en eau, en graisses et en protéines estimées d'O. niloticus nourri avec des rations alimentaires variées. Température 26 °C.

Poids moyen intermédiaire g	Ration alimentaire % du poids moyen intermédiaire	Coefficient de condition ± IC 95 %	Valeur énergétique Cal/g de p.f. (1)	Teneur en eau % p.f. (2)	Teneur en graisses % p.f. (3)	Teneur en protéines % p.f. (4)
initial		1,765 ±0,034	1.368	75,5	5,7	14,7
1,75	4,31	1,801 ±0,059	1.403	75,1	6,0	14,8
2,13	7,63	1,920 ±0,043	1.513	73,8	7,0	15,1
2,42	13,46	2,010 ±0,041	1.591	72,9	7,8	15,3
2,30	17,46	2,030 ±0,045	1.608	72,7	7,9	15,4

initial		2,030 ±0,041	1.608	72,7	7,9	15,4
11,1	1,39	2,027 ±0,068	1.605	72,8	7,8	15,3
12,8	4,15	2,048 ±0,084	1.622	72,6	8,0	15,4
12,9	6,09	2,124 ±0,085	1.683	71,9	8,5	15,6
13,3	9,78	2,196 ±0,084	1.738	71,2	9,1	15,7

initial		2,006 ±0,030	1.588	73,0	7,7	15,3
29,8	2,37	2,096 ±0,051	1.661	72,1	8,4	15,5
34,7	4,97	2,136 ±0,062	1.693	71,8	8,6	15,6
35,3	6,32	2,153 ±0,043	1.706	71,6	8,8	15,6
36,0	7,71	2,132 ±0,071	1.689	71,8	8,6	15,6
35,4	9,97	2,153 ±0,063	1.706	71,6	8,8	15,6

initial		2,153 ±0,033	1.706	71,6	8,8	15,6
82,1	0,50	2,100 ±0,035	1.692	73,9	7,0	15,1
91,5	2,67	2,169 ±0,038	1.718	71,5	8,9	15,6
95,0	3,44	2,205 ±0,043	1.745	71,2	9,1	15,7
93,2	4,28	2,278 ±0,043	1.798	70,6	9,6	15,9
93,4	6,98	2,248 ±0,041	1.777	70,8	9,4	15,8

initial		2,201 ±0,035	1.742	71,2	9,1	15,7
168,2	0,49	2,123 ±0,038	1.721	71,5	8,9	15,6
175,5	1,43	2,193 ±0,043	1.736	71,3	9,0	15,7
187,5	2,28	2,297 ±0,037	1.812	70,4	9,7	15,9
180,8	3,17	2,291 ±0,040	1.808	70,5	9,6	15,9
185,0	5,38	2,344 ±0,038	1.845	70,0	10,0	16,0

(1) calculé d'après la relation ... (5)

(3) calculé d'après la relation ... (2)

(2) calculé d'après la relation ... (1)

(4) calculé d'après la relation ... (3)

5.3.4.2. Budget énergétique journalier

Le budget énergétique pour une période donnée de temps est décrit par l'équation de base suivante (RICKER, 1968 ; FISHER, 1979)

$$C = F + U + \Delta B + R_t$$

$$\text{ou } R_t = R_s + R_a + R_d$$

C = contenu énergétique total de la nourriture consommée par le poisson

F = valeur énergétique des faecès

U = valeur énergétique des produits d'excrétion (principalement l'ammoniaque chez les Téléostéens)

ΔB = changement total de la valeur énergétique des tissus (croissance ou perte de poids)

R_t = énergie totale nécessaire au métabolisme, subdivisé comme suit :

R_s = métabolisme standard

R_a = énergie requise pour la nage et d'autres activités

R_d = énergie nécessaire au processus de digestion, d'assimilation et de stockage de la nourriture (= action dynamique spécifique apparente).

Remarque : $R_s + R_a$ = métabolisme de routine.

Les équations qui permettent d'estimer l'énergie dérivée vers la respiration (chapitre III) et vers l'excrétion azotée (chapitre IV) ont été définies dans les chapitres précédents.

En supposant qu'aucun métabolisme anaérobie n'intervienne, pour la consommation d'oxygène, nous avons appliqué un coefficient oxycalorifique de 3,42 Cal/mg d'oxygène (Brett, 1973).

La consommation d'oxygène individuelle due au métabolisme de routine (voir chapitre III) représente une dépense énergétique (Cal/individu.heure) de :

$$R_s + R_a = 7,989 \cdot 10^{-7} T^{4,689} \cdot P^{36,468} \cdot T^{-1,334} \quad (6)$$

P = poids du corps en g, T = température en °C et l'action dynamique spécifique apparente (voir chapitre III) une dépense supplémentaire (Cal/individu) de :

$$R_d = 2,09 + 200,75 \cdot \text{GNI} \quad (7) \text{ ou } R_d = 2,09 + 0,048 \cdot \text{R.C.} \quad (7')$$

GNI = g. de nourriture/individu

R.C. = ration en calories.

L'excrétion d'ammoniaque a été convertie en unité énergétique en utilisant la valeur de 4,60 Cal/mg de NH_4^+ (ELLIOTT, 1976 b). L'excrétion d'ammoniaque d'un *O. niloticus* a jeun depuis 16 heures (voir chapitre IV) représente une perte d'énergie (Cal/individu.heure) de :

$$U_1 = 0,014 \cdot T^{1,263} \cdot P^{0,682} \cdot \frac{1}{\text{Log } T} \quad (8)$$

tandis que la perte d'énergie supplémentaire (Cal/individu) issue de l'excrétion d'ammoniaque relative à l'ingestion de protéines (voir chapitre IV) est de :

$$U_2 = - 6,256 + 0,129 \text{ R.Pr.} \quad (9)$$

Remarques : R.Pr. = ration protéique en mg

$$U = U_1 + U_2$$

Dans le tableau 42 figurent les principales composantes du budget énergétique journalier d'*O. niloticus* de différents poids et nourris de rations alimentaires variées (voir tableau 37).

Le contenu énergétique maximum de la ration alimentaire journalière (C en Cal/jour) est calculé d'après les données du tableau 36.

L'évaluation de la part d'énergie dérivée vers la croissance (ΔB , Cal/jour) est basée sur les données du tableau 41, en soustrayant le contenu énergétique total initial du poisson du contenu énergétique total final et en divisant le résultat par le nombre de jours de croissance. L'énergie perdue dans les produits d'excrétion (U Cal/jour) est estimée au moyen des équations (8) et (9). L'énergie requise pour le métabolisme (R_t Cal/jour) est calculée par les équations (6) et (7 ou 7') (le poids moyen intermédiaire est utilisé comme poids du corps de référence et est introduit dans les équations), tandis que celle perdue dans les faeces (F Cal/jour) est obtenue par différence :

$$F = C - R_t - U - \Delta B$$

Lorsque *O. niloticus* reçoit des rations alimentaires maximales, toutes les composantes énergétiques augmentent lorsque le poids du poisson croît ; il en est de même lorsque, pour un poids déterminé, la ration alimentaire augmente.

Dans le tableau 43 apparaissent, exprimées en pourcent de la ration alimentaire (C en Cal), l'importance relative des différentes composantes du budget énergétique journalier d'*O. niloticus*. Pour un poids du corps déterminé, lorsque la ration augmente, la part de l'énergie requise par le métabolisme diminue (de 39 à 12 % pour des poissons de 2,1 g) alors que celle dirigée vers la croissance augmente jusqu'à la ration optimale puis décroît.

Notons aussi que pour des rations alimentaires maximales la part du métabolisme dans le budget énergétique diminue lorsque le poids du corps augmente : de 14 à 9 % pour des poissons de 2,1 à 177,9 g.

La proportion d'énergie perdue dans les faeces croît rapidement (de 40 à 60 % pour des poissons de 12,8 g) lorsque la ration augmente ; il faut toutefois remarquer que, lorsque la ration maximale est dépassée, celle-ci n'étant plus complètement absorbée, F n'est

Tableau 42 : Composantes principales du budget énergétique journalier d'*O. niloticus* nourri de rations alimentaires variées. Température 26 °C.

Poids moyen intermédiaire g	Ration aliment. % du poids moyen intermédiaire	C cal	F cal	U (U ₁ +U ₂) cal	Δ B cal	Rs+Ra cal	Rd cal	Rt cal
1,75	4,31	318	84	29	80	108	17	125
2,13	7,63	691	252	36	250	118	35	153
2,42	13,46 (R. MX)	1.383	727	49	413	126	68	194
2,30	17,46	1.705	1.055	53	391	123	83	206

11,1	1,39	647	262	73	21	258	33	291
12,8	4,15	2.232	988	102	757	276	109	385
12,9	6,09	3.304	1.655	118	1.094	277	160	437
13,3	9,78 (R. MX)	5.469	3.315	151	1.459	281	263	544

29,8	2,37	2.931	1.140	149	1.087	411	144	555
34,7	4,97	7.160	3.902	218	2.250	442	348	790
35,3	6,32 (R. MX)	9.261	5.633	249	2.484	445	450	895
36,0	7,71	11.523	7.718	282	2.514	450	559	1.009
35,4	9,97	14.649	10.701	326	2.465	446	711	1.157

82,1	0,50	1.700	748	203	0	664	85	749
91,5	2,67	10.107	4.984	330	3.602	698	493	1.191
95,0	3,44	13.520	6.827	381	4.943	711	658	1.369
93,2	4,28 (R. MX)	16.502	9.038	421	5.535	705	803	1.508
93,4	6,98	26.969	19.595	568	4.790	705	1.311	2.016

168,2	0,49	3.434	1.628	303	403	931	169	1.100
175,5	1,43	10.384	6.088	406	2.434	950	506	1.456
187,5	2,28	17.686	8.708	517	6.621	980	860	1.840
180,8	3,17 (R. MX)	23.709	14.360	596	6.636	964	1.153	2.117
185,0	5,38	41.176	29.381	845	7.976	974	2.000	2.974

R. MX = Ration maximale.

Tableau 43: Pourcentage de la ration énergétique journalière utilisé par chaque composantes du budget énergétique journalier et coefficients d'efficacité énergétique d'*O. niloticus* nourri de rations alimentaires variées. Température 26 °C. (valeur pour Rs+Ra et Rd en pourcent de Rt; R. MX : Ration maximale)

Poids moyen intermédiaire g	C cal	F %	U %	$\Delta B(K_1)$ %	Rt %	Rs+Ra %	Rd %	K ₂ %	E %
1,75	318	27	9	25	39	86	14	39	64
2,13	691	36	6	36	22	77	23	62	58
2,42	1.383 (R. MX)	53	4	29	14	65	35	68	43
2,30	1.705	62	3	23	12	60	40	66	35

11,1	647	40	11	4	45	89	11	7	49
12,8	2.232	44	5	34	17	72	28	66	51
12,9	3.304	50	4	33	13	63	37	71	46
13,3	5.469 (R. MX)	60	3	27	10	52	48	73	37

29,8	2.931	39	5	37	19	74	26	66	56
34,7	7.160	54	3	31	12	56	44	74	43
35,3	9.261 (R. MX)	60	3	27	10	50	50	74	37
36,0	11.523	67	2	22	9	45	55	71	31
35,4	14.649	73	2	17	8	39	61	68	25

82,1	1.700	44	12	0	44	89	11	0	44
91,5	10.107	49	3	36	12	59	41	75	48
95,0	13.520	50	3	37	10	52	48	78	47
93,2	16.502 (R. MX)	54	3	34	9	47	53	79	43
93,4	29.969	73	2	18	7	35	65	70	25

168,2	3.434	47	9	12	32	85	15	27	44
175,5	10.384	59	4	23	14	65	35	63	37
187,5	17.686	49	3	37	11	53	47	78	48
180,8	23.709 (R. MX)	60	3	28	9	46	54	76	37
185,0	41.176	71	2	19	8	33	67	73	27

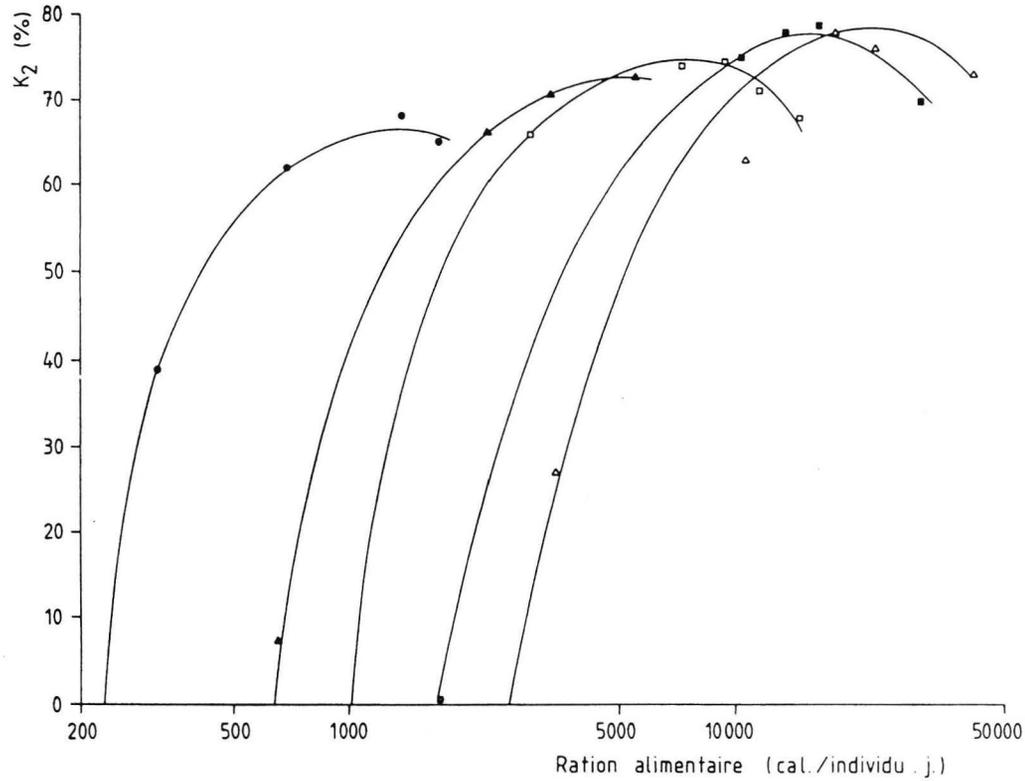


Fig. 68. : Influence de la ration alimentaire sur le coefficient d'utilisation de l'énergie assimilée pour la croissance (K_2) chez *O. niloticus*

Température : 26°C. Poids moyens intermédiaires : ● 2,1 g ■ 88,6 g
 ▲ 12,2 g △ 177,9 g
 □ 32,9 g

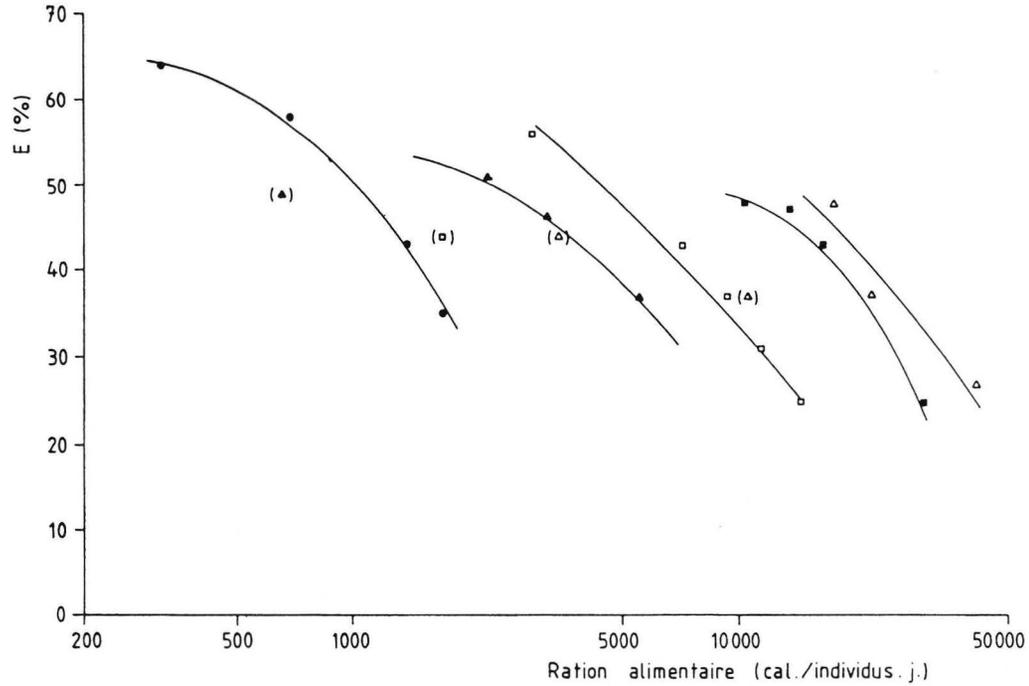


Fig. 69. : Influence de la ration alimentaire et du poids du corps sur le coefficient d'efficacité d'assimilation énergétique (E) chez *Q. niloticus*.

Température : 26°C.

Poids moyens intermédiaires : ● 2,1 g ■ 88,6 g
 ▲ 12,2 g △ 177,9 g
 □ 32,9 g

plus représentatif de l'énergie des faèces puisqu'il comprend alors aussi l'énergie non ingérée par le poisson.

Pour des rations maximales, la somme des pertes énergétiques (F + U), relativement constante quelque soit le poids est en moyenne de 60,6 %, les extrêmes étant 57 et 63 %. Au sein du métabolisme (R_T), la part d'énergie dérivée vers l'action dynamique spécifique apparente (R_d) augmente quand la ration et le poids du corps croissent. Le coefficient d'efficacité brute d'utilisation de l'énergie pour la croissance (K_1 (%) = $\frac{\Delta B}{C} \times 100$) est indépendant du poids du corps pour *C. niloticus* nourris \overline{C} de rations maximales : la moyenne est 29 % et les extrêmes 27 à 34 % (tableau 43).

Le coefficient d'efficacité (nette) de l'utilisation de l'énergie assimilée pour la croissance (K_2 (%) = $\frac{\Delta B}{\Delta B + R} \times 100$) croît rapidement jusqu'à la ration maximale (fig. 68).

D'autre part, on observe un accroissement sensible du K_2 maximum lorsque le poids du corps augmente de 68 % à 79 % pour des poissons de respectivement 2,4 g à 93,2 g.

Le coefficient d'efficacité d'assimilation énergétique (E (%) = $\frac{\Delta B + R}{C} \times 100$), en moyenne légèrement plus élevé pour les poissons de \overline{C} faible taille, décroît progressivement lorsque la ration augmente (Fig. 69). Cependant, si on ne tient pas compte des valeurs de E correspondant à des rations submaximales, la moyenne de l'efficacité d'assimilation est de 46,2 + 3,8 % avec des extrêmes de 37 % à 64 %.

5.4. Discussion

Efficacité de la conversion alimentaire. Rations alimentaires de maintenance, optimale et maximale

Nos expériences démontrent que le poids corporel d'*O. niloticus* influence le taux de consommation de nourriture ; la diminution des rations relatives (minimale, optimale et maximale), lorsque le poids corporel augmente, a été observée par d'autres auteurs (BRETT et al., 1969 ; ELLIOTT, 1975b ; BRETT et SHELBROUN, 1975 ; HOGENDOORN et al., 1983 II).

La part pour la croissance (scope for growth), qui est la différence entre la ration maximale et la ration de maintenance (WARREN et DAVIS, 1967), augmente avec le poids du corps (fig. 60) ; ceci est dû à la réduction du métabolisme (et donc des besoins de maintenance) avec l'accroissement de la taille du poisson. La part maximale pour la croissance à une température déterminée n'est réalisée que dans un environnement optimum sans restriction de nourriture, car la valeur de la ration maximale peut être influencée par divers facteurs environnementaux (teneur en oxygène, densité de peuplement, ...).

A 26°C, l'exposant poids de la relation entre ration de maintenance absolue (g/ind.j.) et le poids du corps (= $0,035 P^{0,564}$) est proche de celui de la relation consommation d'oxygène (= métabolisme) - poids du corps (= $1,008 P^{0,472}$) puisque, dans ce cas, la totalité de

la ration alimentaire est dirigée vers le métabolisme. La faible différence entre les exposants poids est due à la légère diminution de l'assimilation avec l'accroissement de la taille.

La comparaison des rations types d'un même aliment (T_1) chez O. niloticus et Tilapia rendalli révèle que, toutes autres conditions égales, les rations de maintenance, optimales et maximales, sont dans l'ensemble plus élevées chez O. niloticus (tableau 44). Cette différence traduit des variations interspécifiques du niveau du métabolisme de routine qui s'exprime en outre par le fait que les potentialités de croissance d'O. niloticus sont supérieures à celles de T. rendalli.

La dépendance de l'exposant poids de la relation ration optimale absolue - poids du corps à l'égard de la température enregistrée chez O. niloticus, a été aussi observée par FONDS et SAKSENA (1977) chez Solea solea. Chez cette espèce, comme chez O. niloticus, on observe une décroissance de l'exposant poids lorsque la température augmente. Ceci est identique à l'observation réalisée pour la croissance absolue (chapitre II) et la consommation d'oxygène (chapitre III) pour lesquelles la température optimale et l'effet de la température sur la consommation d'oxygène varient avec la taille du poisson. Ceci est en concordance étroite avec les différentes niches écologiques occupées par les différentes classes de tailles dans le milieu naturel (voir chapitres II et III).

L'accroissement de l'efficacité brute de conversion alimentaire (K_b) en fonction de la ration alimentaire jusqu'à la ration optimale, puis ensuite la diminution au-delà de cette valeur, ainsi que la diminution de K_b avec l'accroissement de la taille, ont été observés chez diverses espèces comme Oncorhynchus nerka (BRETT et al., 1969), Salmo trutta (ELLIOTT, 1975b), Salmo gairdneri (WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 a et b), Clarias lazera (HOGENDOORN, 1983a) et Tilapia rendalli (AMOUSSA, 1985). Le déclin de l'efficacité brute pour des rations suboptimales peut être attribuée à un accroissement de l'action dynamique spécifique apparente (augmentation de la déamination des acides aminés) et à une légère diminution de l'efficacité d'assimilation de la nourriture.

Le K_b maximum d'O. niloticus est assez comparable à celui d'autres espèces : Oncorhynchus nerka : 25 % (BRETT et al., 1969), Salmo gairdneri : 28 % (WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 a), O. mossambicus : 24 % (PANDIAN et RAGHURAMAN, 1972) et Tilapia rendalli : 24 % (CAULTON, 1978b). L'analyse de PALOHEIMO et DICKIE (1966 b) qui suggérerait que le logarithme de K_b diminuait avec l'accroissement de la ration depuis un maximum à un taux de nutrition bas (K.line) n'est pas confirmée par notre étude, car cette relation n'est applicable que de la ration optimale à la ration maximale ; des mêmes constatations sur ce point ont été réalisées par d'autres auteurs (BRETT et al. 1969 ; ELLIOTT, 1975b; WURTSBAUGH et DAVIS, 1977 a).

Nos observations sur l'efficacité de la conversion alimentaire nette (K_n) sont similaires à celle de BRETT et al. (1969) et ELLIOTT (1975b), à savoir :

1) que l'efficacité nette est toujours supérieure à l'efficacité brute ;

Tableau 44 : Comparaison des rations types chez *O. niloticus* et *Tilapia rendalli* (Aliment T₁).

Rations (%/jour)	<i>O. niloticus</i>	<i>T. rendalli</i> (1)
Poids du corps 1 g		
Ration maint.	3,4	1,2
Ration opt.	9,3	7,8
Ration max.	19,2	12,7
Poids du corps 5 g		
Ration maint.	1,7	0,5
Ration opt.	5,5	5,1
Ration max.	11,6	8,5
Poids du corps 10 g		
Ration maint.	1,3	0,4
Ration opt.	4,4	4,3
Ration max.	9,3	7,1

(1) d'après Amoussa, 1985

- 2) que cette différence est maximale lorsqu'on approche du niveau de maintenance ;
- 3) que la zone où K_n est maximale se situe dans les faibles rations.

Effet des facteurs environnementaux et biotiques sur l'efficacité de conversion brute et sur la consommation de nourriture

Les différents facteurs tendant à faire diminuer ou augmenter l'efficacité de conversion brute sont - quand la ration alimentaire disponible n'est pas limitante - assez similaires à ceux provoquant un ralentissement ou un accroissement de la consommation de nourriture.

Selon FRY (1971), ces facteurs se répartissent en facteurs de contrôle (la température) et limitants (oxygène, matières en suspension) qui affectent la quantité de nourriture ingérée et en facteurs directeurs et masquants (la densité ou la territorialité) qui accroissent les besoins de maintenance mais diminuent aussi la quantité de nourriture absorbée (cf. CUENCO et al., 1985 a). En outre, la prise de nourriture peut dépendre du contenu énergétique de celle-ci ; en effet, MARAIS et KISSIL (1979) observent chez Sparus aurata une corrélation négative entre la prise de nourriture et le contenu énergétique de celle-ci.

En dernière analyse, si les conditions environnementales sont optimales, deux paramètres déterminent l'importance de la consommation de nourriture :

- a) la prise maximale volontaire de nourriture en un repas (cf. fréquence de nourrissage) qui est fonction de la taille de l'estomac (liée elle-même au poids du corps selon l'exposant poids de la relation ration maximale - poids du corps (CUENCO et al., 1985 a))
- b) la vitesse d'évacuation de l'estomac (VAHL, 1979).

Composition d'O. niloticus

Les résultats relatifs à la composition moyenne d'O. niloticus (74,8 % d'eau, 14,9 % de protéines et 6,3 % de graisses) sont très comparables à ceux obtenus chez O. mossambicus par PANDIAN et RAGHURAMAN (1972) et JAUNCEY (1982) et chez Tilapia rendalli par CAULTON et BURSELL (1977). Les corrélations négatives significatives entre la teneur en eau et la teneur en graisses, en protéines ou la valeur énergétique, qui permettent de déterminer la composition du corps en connaissant la teneur en eau chez O. niloticus, ont été observées chez de nombreuses espèces comme Oncorhynchus nerka (BRETT et al. 1969), Salmo trutta (ELLIOTT, 1976 a), Salmo gairdneri (STAPLES et NOMURA, 1976) et Tilapia rendalli (CAULTON et BURSELL, 1977).

La relation entre le coefficient de condition et la teneur en eau a été établie aussi chez Lepomis macrochirus (MCCOMISH et al., 1974) et chez Tilapia rendalli (CAULTON et BURSELL, 1977) ; néanmoins, ces derniers auteurs recommandent de ne pas utiliser cette relation

pour déterminer la teneur en eau de poissons dont le coefficient de condition est très faible (poissons à jeun depuis longtemps par exemple), car pour de tels individus la relation ne se vérifie plus et les estimations risquent d'être erronées.

Dans son étude sur S. trutta, ELLIOTT (1976 a) préconise aussi d'utiliser les relations teneur en eau - coefficient de condition avec prudence car celui-ci peut présenter des variations individuelles importantes.

Dans notre étude, d'une part, les poissons présentaient des coefficients de conditions supérieurs ou égaux à la moyenne générale et, d'autre part, les déterminations du coefficient de condition moyen par lot expérimental ont été établies à partir d'échantillons importants, de 20 à 60 individus selon les expériences ; nous avons donc estimé que ce type de relation pouvait être utilisée pour déterminer la teneur en eau d'O. niloticus. L'augmentation de la valeur énergétique ainsi que de la teneur en graisses et en protéines d'O. niloticus, lorsque la ration alimentaire et le poids du corps augmentent, est un phénomène déjà observé chez O. mossambicus (PANDIAN et RAGHURAMAN, 1972), Clarias lazera (HOGENDOORN, 1983a), Oncorhynchus nerka (BRETT et al., 1969), Salmo trutta (ELLIOTT, 1976 a) et Salmo gairdneri (STAPLES et NOMURA, 1976).

Budget énergétique journalier

PALOHEIMO et DICKIE (1965, 1966 a et b) concluent que l'estimation du métabolisme d'après une étude de la consommation de nourriture et de la croissance est préférable à des estimations effectuées selon des mesures de la consommation d'oxygène, parce que la première peut être enregistrée pendant de longues périodes tandis que la dernière nécessite un confinement du poisson dans un respiromètre et que la mesure s'effectue sur une courte période. C'est pourquoi certains auteurs (cf. ELLIOTT, 1976 c) ont utilisé la première méthode pour estimer le métabolisme. Dans notre étude de la consommation d'oxygène d'O. niloticus (voir chapitre III), nos mesures de la consommation d'oxygène furent réalisées pendant de longues périodes sur des groupes d'individus placés en milieu semi-confiné, pouvant exprimer ainsi des comportements relativement naturels ; de ce fait, nous considérons que nos estimations du métabolisme de routine sont très représentatives (cf. STAPLES et NOMURA, 1976 ; HOGENDOORN, 1983a). D'autre part, la mesure de la quantité de faeces produites par le poisson est extrêmement difficile et laborieuse à réaliser (milieu aquatique) et est sujette à des erreurs parfois importantes (dissolution des protéines dans l'eau, perte de faeces surtout pour les petits poissons, ...) (SMITH, 1979 ; BRAATEN, 1979 ; BOWEN, 1982). C'est ainsi que HOGENDOORN (1983a) constate que, dans son étude du budget énergétique de Clarias lazera, 25 à 37 % de l'énergie de l'aliment n'est reprise ni comme matières fécales ni comme énergie métabolisable. Ces constatations nous ont décidé à mesurer l'énergie assimilée par addition de la croissance et du métabolisme.

Diverses observations réalisées sur le budget énergétique d'O. niloticus sont très comparables à celles effectuées par ELLIOTT (1976 c) sur Salmo trutta, salmonidae d'eau froide. Par exemple : la part d'énergie perdue dans les faeces croît lorsque la ration

augmente, tandis que la proportion d'énergie perdue par l'excrétion augmente quand la ration diminue. Le résultat de ces deux observations est que la somme de l'énergie perdue dans les faeces et par l'excrétion est moins variable que ses deux composantes mais croît néanmoins légèrement lorsque la ration augmente. Cette relative constance serait due à un système de "feedback" qui régulerait les pertes d'énergie en fonction de la ration et qui ferait que l'énergie disponible pour la croissance et le métabolisme serait plus ou moins constante (ELLIOTT, 1976 b).

A titre de comparaison, le tableau 45 indique que des efficacités d'assimilation énergétique (E) comprises entre 34 et 55 % sont fréquentes chez diverses espèces de poissons tropicaux. Par contre, chez les salmonidés, l'efficacité d'assimilation énergétique est nettement supérieure, de l'ordre de grandeur de 70 %. Toutefois, les efficacités brutes (K_1) et nettes (K_2) sont comparables chez la plupart des espèces présentées dans le tableau 45.

La faible efficacité d'assimilation énergétique observée chez ces poissons tropicaux pourrait en premier lieu s'expliquer par un métabolisme relativement plus bas, donc des besoins énergétiques moins importants, chez ceux-ci que chez les salmonidés. En effet, le tableau 46 montre que chez *S. trutta*, recevant une ration alimentaire maximale, 50 % de l'énergie ingérée est dirigée vers le métabolisme alors que chez *O. niloticus* et *C. lazera* cette part n'est respectivement que de 10 % et de 15 %. Le métabolisme d'*O. niloticus* à 26°C est comparable à celui de *S. trutta* à 15°C. Cette particularité résulterait d'un niveau d'activité et d'un métabolisme moins intenses chez *O. niloticus* (planctonophage) et chez les poissons tropicaux en général qui maintiendraient un taux métabolique bas à haute température (cf. HUISMAN et VALENTIEN, 1981) en comparaison avec les poissons tempérés comme *S. trutta* (prédateur).

Il faut aussi tenir compte d'une action dynamique spécifique apparente (SDA apparente) très basse chez *O. niloticus* puisqu'une part importante de la ration alimentaire n'est pas assimilée. En effet, la SDA apparente représente en moyenne 5 % de l'énergie ingérée, ce qui est comparable aux 6 % de *T. rendalli* (CAULTON, 1978b) mais est nettement inférieur à la SDA apparente de 14 % chez *Micropterus salmoides* (BEAMISH, 1974). ELLIOTT (1976 c) a évalué le métabolisme de *S. trutta* par soustraction de l'énergie totale ingérée, de l'énergie des faeces, des produits d'excrétion et de la croissance ; une sous-estimation de la valeur énergétique des faeces (grande difficulté de mesure) a pu provoquer une surévaluation du métabolisme chez cette espèce.

Une autre cause de la faible efficacité d'assimilation chez *O. niloticus* serait le fait que l'aliment distribué est trop riche en protéines (surtout animales). Or FISH (1960) a montré que les *Oreochromis* spp. digèrent plus facilement les hydrates de carbone que les protéines, situation inverse chez un poisson carnivore comme *Perca fluviatilis*. Les informations du tableau 47 confirment cette observation ; en effet, pour des rations alimentaires maximales, le pourcentage de digestion des protéines est faible (48,2 % en moyenne) et, dans les mêmes conditions, la quantité de graisses accumulées par rapport aux graisses ingérées est élevée (en moyenne 89 %). Mais, pour des rations alimentaires proches de la maintenance, la proportion

Tableau 45 : Comparaison des efficacités énergétiques chez différentes espèces de poissons d'eau douce et un poisson d'eau de mer.

Espèces	Nourriture	Poids du corps g	Temp. °C	E %	K ₁ %	K ₂ %	Auteurs
<i>O. niloticus</i>	Aliment composé (46 à 50 % prot.) R. MX	2,4	26	43	29	68	Cette étude
		180,8	26	37	28	76	Cette étude
<i>O. mossambicus</i>	Tubifex R. MX	3,9	25	34	21	62	Mironova, 1976
	Tubifex R. MX	35,5	25	54	22	41	Mironova, 1974
	Algue R. MX	27,6	25	51	22	42	Mironova, 1974
<i>Tilapia rendalli</i>	Ceratophyllum R. MX	50	26	55	-	-	Caulton, 1978b
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Végétale	74	22	20	4	20	Fischer, 1973
	Animale	74	22	40	27	68	Fischer, 1973
	Aliment composé (38 % prot.) R. MX	86	27	44	25	58	Huisman et Valentijn, 1981
<i>Clarias lazera</i>	Aliment composé (46 à 50 % prot.) R. MX	4	25	39	24	67	Hogendoorn, 1983a
		157	25	38	23	60	Hogendoorn, 1983a
<i>Salmo trutta</i>	Gammarus	11,8	15	70	20	29	Elliott, 1976 C
	R. MX	50,0	15	69	20	29	Elliott, 1976 C
<i>Salmo gairdneri</i>	Aliment composé	6	11	76	41	53	Staples et Nomura, 1976
	(45 % prot.)	300	11	76	54	70	Staples et Nomura, 1976
<i>Crenimugil labrosus</i>	Aliment composé R. MX	7	18	74	28	38	Flowerdew et Grove, 1980

R. MX = Ration maximale

$$E = \frac{\Delta B + R}{C} \times 100$$

$$K_1 = \frac{\Delta B}{C} \times 100$$

$$K_2 = \frac{\Delta B}{\Delta B + R} \times 100$$

Tableau 46 : Comparaison des budgets énergétiques d'*O. niloticus*, *Clarias lazera* et de *Salmo trutta*, nourris de rations maximales.

Espèces	Poids du corps (g)	Températures °C	C cal/j	F + U cal/j (%)	Δ B cal/j (%)	R cal/j (%)
<i>O. niloticus</i>	13,3	26	5469	3466 (63)	1459 (27)	544 (10)
<i>C. lazera</i> (1)	4,4	25	1324	814 (61)	312 (24)	198 (15)
<i>S. trutta</i> (2)	11,8	15	1280	389 (30)	255 (20)	636 (50)

(1) d'après Hogendoorn (1983a)

(2) d'après Elliott (1976,C)

Tableau 47 : Evaluation du taux de digestion des protéines chez *O. niloticus* nourri au moyen de rations alimentaires maximales. Température : 26°C.

Poids du corps (g)	Protéines distribuées mg/ind	Protéines déposées (NPU apparente) (%)	Protéines excrétées (ammoniaque) (%)	Protéines digérées (%)
2,4	163	22	32	54
13,3	624	19	26	45
35,3	1026	21	26	47
93,2	1795	25	25	50
180,8	2579	21	24	45

de protéines digérées avoisine les 90 %. Lorsque la ration protéinique augmente, une part de plus en plus importante de celle-ci n'est donc plus assimilée ; la conclusion de cette analyse est que l'aliment distribué (T_1 , T_2 ou T_3) est trop riche en protéines.

Ces observations sont en accord avec celles réalisées dans le milieu naturel où le régime alimentaire d'*O. niloticus* est constitué de nourriture (principalement du phytoplancton ; MORIARTY et MORIARTY, 1973b ; JAUNCEY et ROSS, 1983) dont la teneur moyenne en protéines est seulement de 15 % (CAULTON, 1978 b ; BOWEN, 1982), alors que l'aliment naturel d'un poisson carnivore contient jusqu'à 80 % de protéines.

A ce niveau, il est bon de rappeler qu'*O. niloticus* possède des acides gastriques puissants ($pH < 1,5$) lui permettant de lyser les membranes des cellules des algues monocellulaires et d'assimiler ainsi jusqu'à 43 % du phytoplancton ingéré (y compris les algues bleues) (MORIARTY, 1973).

Lors de toutes nos expériences, la température ($26^\circ C$) n'était pas maximale. Or divers auteurs (BRETT et HIGGS, 1970 ; CAULTON, 1978b) ont noté un accroissement de la digestibilité des aliments lorsque la température augmente. Il est donc possible que chez *O. niloticus* l'efficacité d'assimilation énergétique soit un peu plus importante pour des températures plus élevées ($28-32^\circ C$).

Les résultats relatifs au budget énergétique journalier d'*O. niloticus* peuvent être intégrés de manière à constituer un modèle bioénergétique de croissance. En partant de l'équation énergétique générale : $C = F + U + R_S + R_a + R_d + \Delta B$, nous définissons la croissance comme étant le résultat net d'une série de processus physiologiques (F, U, R) et comportementaux, commençant par l'absorption de nourriture (C) et se terminant par le dépôt de tissus (ΔB) :

$$\Delta B = C - [(F + U) + (R_S + R_a) + R_d]$$

Ce modèle de croissance journalière devient à $26^\circ C$:

$$\Delta B_{26^\circ C} = C - [(1 - 0,553.P^{-0,052}).C + 82,702.P^{0,472} + 2,09 + 0,048.C] \quad (10)$$

où la digestibilité de l'aliment pour des rations de maintenance à maximale (aliment T_1 , T_2 ou T_3) est estimée par la relation établie grâce aux données du tableau 43 :

$$E (\%) = 55,263.P^{-0,052} \quad r = -0,907 * \quad P < 0,05$$

E = efficacité d'assimilation (%)

P = poids du corps en g

Nous avons estimé préférable d'utiliser ce modèle (statistiquement significatif) qui fait apparaître la relation entre l'efficacité d'assimilation et le poids du corps, plutôt que l'efficacité moyenne (46,2 %).

Le terme $R_S + R_a$ (métabolisme de routine) est remplacé par la relation entre la consommation d'oxygène à $26^\circ C$ (exprimée en Cal/jour) et le poids du corps (équation 6). Enfin, R_d (action dynamique

Tableau 48 : Comparaison des rations caloriques de maintenance ($\Delta B = 0$) estimées au moyen de la relation ration alimentaire - poids du corps et du modèle bioénergétique de croissance (10) Température 26°C. Aliment (T_1 , T_2 ou T_3)

Poids du corps (g)	Ration de maintenance (cal/j)		Différence (%)
	Relation ration-poids du corps (Observation § 5.3.1.)	Equation 10 (calcul)	
1	143	168	17
10	526	558	6
100	1924	1883	-2
300	3576	3369	-6

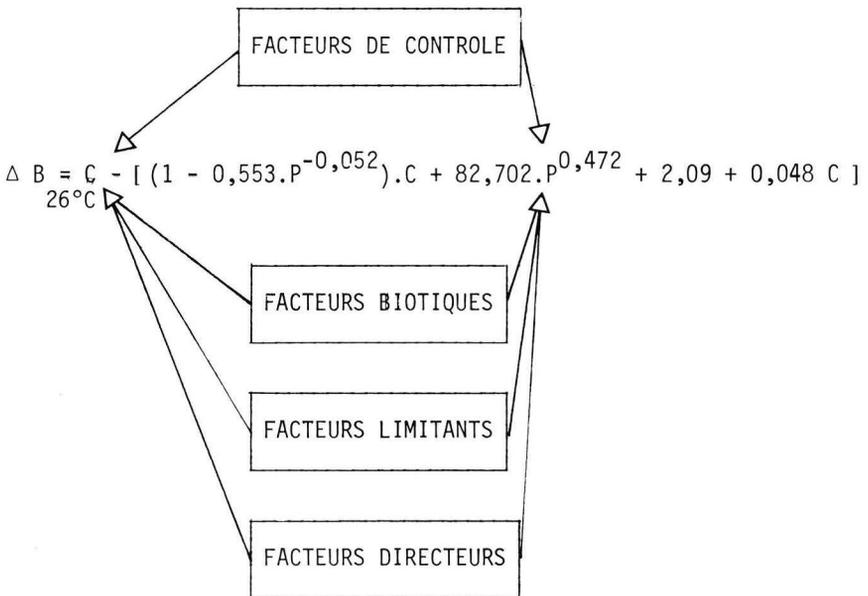


Fig. 70 : Schématisation de l'action des différents facteurs influençant la croissance d'*O. niloticus*.

spécifique apparente) est remplacé par l'équation 7'.

Ce modèle (10) est applicable pour des rations alimentaires allant de la valeur de maintenance à la valeur maximale. Nous avons testé sa validité chez des O. niloticus de différents poids, en vérifiant la concordance entre les rations de maintenance (Cal/j.) estimées au moyen de la relation ration-poids du corps ($R.MT (Cal/j) = 143,3.P^{0,564}$) ou déterminées en terme de la valeur de C dans l'équation 10, lorsque $\Delta B = 0$.

La concordance entre les deux estimations est bonne (tableau 48), la différence maximale (17 %) s'observe pour des poissons de 1 g.

CAULTON (1978b) a élaboré chez T. rendalli des modèles bio-énergétiques de croissance du même type valables à différentes températures mais pour une gamme restreinte de poids (40 à 60 g). Cet auteur a aussi observé une bonne correspondance entre les rations de maintenance estimées selon les deux méthodes décrites plus haut.

L'expression bioénergétique de la croissance que nous venons de décrire pourrait être appliquée à des populations naturelles d'O. niloticus puisque, d'une part, la digestibilité du phytoplancton (+ 43 %) est comparable à celle de l'aliment utilisé lors de nos expériences (+ 46 %) et que, d'autre part, le métabolisme de routine a été mesuré sur des ensembles d'individus exprimant des comportements relativement naturels (cf. grand bassin).

S'il s'agit de décrire la croissance maximale (situation que l'on ne connaît guère qu'en conditions artificielles, p. ex. pisciculture), l'équation 10 peut être transformée en remplaçant C par la relation entre la ration maximale exprimée en Cal/j et le poids du corps (cf. CUENCO et al., 1985 a) : $R.MX.(Cal/j) = 803.P^{0,685}$; l'équation (10) devient alors :

$$\Delta B_{MAX 26^{\circ}C} = 803.P^{0,685} - [(1 - 0,553.P^{-0,052}).803.P^{0,685} + 82,702.P^{0,472} + 2,09 + 38,5.P^{0,685}] \quad (11)$$

où la croissance est exprimée uniquement en fonction du poids du corps

L'équation 11 n'est toutefois valable que dans des conditions optimales car, comme nous l'avons vu au chapitre II, la croissance d'O. niloticus est influencée par de nombreux facteurs (fig. 70).

5.5. Conclusions

Dans ce chapitre, nous avons défini les rations alimentaires types (maintenance, optimale, maximale) d'O. niloticus. Ensuite, ces résultats ainsi que les données acquises dans les chapitres précédents (croissance, consommation d'oxygène et excrétion) ont été intégrés de manière à établir d'abord le budget énergétique journalier d'O. niloticus et, ensuite, un modèle bioénergétique de croissance où celle-ci n'est plus exprimée qu'en terme de poids corporel (composante physiologique) et de ration alimentaire absorbée (composante environnementale).

CONCLUSIONS GENERALES

Pris synthétiquement, les apports significatifs et originaux de notre étude sur O. niloticus sont :

1. la démonstration de la relation stock parental - recrutement d'alevins et des conditions optimales de reproduction (densité de population, sex-ratio et poids corporel) chez un poisson d'eau douce autre qu'un salmonidé ;
2. la mise en évidence de l'indépendance partielle de la vitesse de croissance, de la consommation d'oxygène (métabolisme), de l'excrétion azotée et de la ration optimale de nourriture à l'égard de la température lorsque le poids corporel augmente, ceci constituant, en relation avec le mode de vie de ce poisson, une adaptation éco-physiologique importante ;
3. la caractérisation par des modèles mathématiques des conditions optimales de croissance et d'assimilation de l'énergie ingérée (température, oxygène, nourriture, densité de peuplement) ;
4. la découverte de l'action significative, mais néanmoins limitée, sur la croissance de variables environnementales, rarement évoquées lors d'autres études sur celle-ci, telles que la luminosité et la teneur en matières en suspension dans l'eau ;
5. enfin, la description de la croissance d'O. niloticus uniquement en terme d'énergie par un modèle bioénergétique de croissance.

Rappelons aussi que nous n'avons pas accordé d'intérêt aux problèmes de la production car, puisque celle-ci n'est en définitive que le produit de la croissance par la biomasse moyenne ($P = G \cdot B$; CHAPMAN, 1968), son étude n'apporte aucune information fondamentale complémentaire importante ; la production d'O. niloticus en élevage expérimental fera toutefois l'objet d'une publication ultérieure.

Dans cette étude donc, nous avons en quelque sorte retiré d'un écosystème naturel et transféré dans un milieu artificiel contrôlé, une espèce "cible" qui a été étudiée dans des conditions favorables à l'isolement et à l'indentification des facteurs biotiques et environnementaux agissant sur celle-ci, ainsi qu'à la mesure de leur influence relative. Ceci débouche sur l'optimisation de ces facteurs, sans distorsions, plaçant ainsi l'espèce dans un ensemble de conditions très favorables jamais réunies dans le milieu naturel et lui donnant la possibilité d'exprimer ses pleines potentialités biologiques.

Une fois ces facteurs identifiés et quantifiés, et si les potentialités de l'espèce sont jugées intéressantes, la domestication de celle-ci commence réellement. Au cours de cette domestication, l'espèce peut perdre ou acquérir des caractères (sélection génétique) et se différencier (au point de vue de la vitesse de croissance et du comportement de reproduction par exemple) alors progressivement de l'espèce "sauvage" du milieu naturel.

Pour les raisons qui viennent d'être évoquées, cette étude fondamentale d'*O. niloticus* constitue un complément et/ou un accroissement des connaissances acquises chez cette espèce, jusqu'à ce jour surtout étudiée dans des domaines tels que l'éthologie, la zoogéographie et la systématique.

Mais pour que notre étude soit tout à fait complète, il resterait encore d'une part à évaluer en terme d'énergie la production sexuelle de manière à déterminer quelle est la part de l'énergie dérivée vers cette production et celle dirigée vers la croissance somatique et d'autre part, à tester les modèles que nous avons établis dans différents milieux, naturels ou artificiels.

Les résultats de nos expériences confirment sur des bases biologiques rigoureuses qu'*O. niloticus* est capable de s'adapter à l'élevage intensif car :

- il se reproduit aisément en captivité ;
- il grandit rapidement et convertit efficacement la nourriture en tissu ;
- il supporte de fortes densités d'élevage ;
- il est résistant aux stress environnementaux et supporte des conditions extrêmes de tous types.

En outre, l'étude bioénergétique révèle que les besoins de maintenance, déjà peu élevés chez les poissons en général, le sont particulièrement chez *O. niloticus* (ils ne représentent chez cette espèce que $\approx 10\%$ de l'énergie ingérée), ce qui fait de cette espèce un organisme hautement plus intéressant pour la production de protéines que les animaux homéothermes, qui utilisent jusqu'à 40 à 50 % de l'énergie ingérée pour couvrir les besoins de maintenance, au détriment de la production.

L'origine de cet important atout écologique d'*O. niloticus* réside dans trois particularités :

1. comme poecilothermes, les poissons ne doivent pas satisfaire à des besoins de régulation thermique élevés comme chez les homéothermes ;
2. les dépenses d'énergie issues de la locomotion sont moins importantes chez les poissons que chez les animaux terrestres ;
3. les poissons éliminent principalement par les branchies des déchets azotés, essentiellement sous forme d'ammoniaque, ce qui est énergétiquement plus économique que chez les animaux terrestres (excrétion d'urée et d'acide urique par les reins) (BILLARD, 1979).

En guise de conclusion finale, nous tenons à insister sur le fait que la recherche fondamentale qui a permis de compléter et d'étendre la connaissance biologique d'un Cichlidé africain, *O. niloticus*, a aussi débouché rapidement sur des applications pratiques, ce qui actuellement est un élément déterminant pour le maintien de la recherche, et sur une orientation vers de nouveaux problèmes ; la connaissance des conditions optimales de reproduction, de croissance, de production et de conversion de la nourriture a été utilisée (cf. MELARD et PHILIPPART, 1981 b ; MELARD et PHILIPPART, 1983 ; MELARD, 1984) :

1. pour concevoir un système optimal de production d'alevins ;
2. établir, en relation avec le comportement agressif et territorial, les densités idéales de peuplement des bassins d'élevage en fonction de la taille du poisson ;
3. pour calculer, en rapport avec le niveau de consommation d'oxygène et le taux de renouvellement de l'eau dans les bassins d'élevage (flux d'oxygène), les biomasses optimales de peuplement en fonction du poids corporel et de la température de l'eau ;
4. pour sélectionner un aliment moins coûteux (moins de protéines animales) ainsi que pour établir des rations alimentaires optimales, de manière à obtenir une meilleure conversion de la nourriture en tissus.

Les résultats de nos recherches et les implications pratiques qui en résultent ont permis de déboucher sur un premier développement de type industriel en 1980, quand la société anglaise TATE and LYLE construisit à Tihange une unité pilote de production intensive de tilapias (production : 10 tonnes/an). Le projet TATE and LYLE s'est arrêté en 1983. Mais entretemps, en mai 1983, le relais a été pris par la société PISCIMEUSE. Ce grand projet commercial de pisciculture en eau chaude a commencé à produire en mai 1984 et la production annuelle actuelle (1985-1986) s'élève à 100 tonnes de tilapias. PISCIMEUSE est ainsi devenue la plus grande unité de production de tilapias en Europe (et parmi les plus importantes dans le monde).

Les conséquences pratiques de notre étude ne se limitent pas à la pisciculture intensive, en effet, celles-ci peuvent aussi être utilisées, moyennant des adaptations, pour améliorer les faibles rendements obtenus en piscicultures traditionnelles de Tilapias dans les pays en développement.

Il a fallu moins de 7 ans (1977-1984) pour concrétiser l'"idée tilapias", mais ce succès n'aurait pas été possible sans les années de recherches fondamentales antérieures sur le terrain et en aquarium.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMED, N.E.D. et A.M.A. MAGID, 1969 - Oxygen consumption in Tilapia nilotica (L). Hydrobiologia, 33 : 513-522.
- ALLEN, J.R.M. et R.J. WOOTTON, 1982 - The effect of ration and temperature on the growth of the three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L. J. Fish Biol., 20 : 409-422.
- ALLISSON R., R.O. SMITHERMAN et J. CABRERO, 1976 - Effects of high density culture on reproduction and yield of Tilapia aurea. F.A.O. Technical Conference Aquaculture, Kyoto, Japan, 1976 ; F.I.R. : Aq (Conf) 76/E47.
- American Public Health Association (A.P.H.A.), 1971 - Standard methods for the examination of water and waste water, 13th ed., New York.
- AMOUSSA, M.D., 1985 - Etude expérimentale de la croissance de Tilapia rendalli (Boulenger 1896). Mémoire de licence Univ. Liège, 60 p.
- ANDREWS, J.W., T. MURAL et G. GIBBONS, 1973 - The influence of dissolved oxygen on the growth of channel catfish. Trans. Am. Fish. Soc., 102 : 835-837.
- ANDREWS, J.W. et J.W. PAGE, 1975 - The effects of feeding frequency on culture of catfish. Trans. Am. Fish. Soc., 104 : 317-321.
- ANDREWS, J.W. et R.R. STICKNEY, 1972 : Interactions of feeding rates and environmental temperature on growth, food conversion efficiency and body composition of channel catfish. Trans. Am. Fish. Soc., 101 : 94-99.
- AQUINO, L.V. et B.H. NIELSEN, 1983 - Primary production and growth rate of Tilapia nilotica in cages in Sampaloc Lake, Philippines, p. 453-463. In International symposium on tilapia in aquaculture. Proceedings, Nazareth, Israel, Mai 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.), 624 p.
- ARAWOMO, G.A.O., 1983 - The reproductive biology of Sarotherodon galilaeus artedi in Opa reservoir, University of Ife, Ife-Ife, Nigeria. International Symposium on tilapia in aquaculture abstracts. Nazareth, Israël, May 8-13, 1983.
- ARONSON, L.R., 1945 - Influence of the stimuli provided by the male Cichlid fish Tilapia macrocephala on the spawning frequency of the female. Physiol. Zool. 18 : 403-415.

- ARONSON, L.R., 1951 - Factors influencing the spawning frequency in the female cichlid fish Tilapia macrocephala (Bleeker). Trans. N.Y. Acad. Sci. 2 : 33-42.
- ATHERTON, W.D. et A. AITKEN, 1970 - Growth, nitrogen metabolism and fat metabolism in Salmo gairdneri, Rich. Comp. Biochem. Physiol., 36 : 719-747.
- BABIKER, M.M. et H. IBRAHIM, 1979 - Studies of the biology of reproduction in the cichlid Tilapia nilotica (L) : gonadal maturation and fecundity. J. Fish Biol. 14 : 437 - 448.
- BACKIEL, T., 1981 - Utilization of heated effluents for aquaculture in Europe. FAO/EIFAC World symposium on the new development in the utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger, 28-30 may 1980. Doc R/17 : 22 p.
- BALARIN, J.D. et J.P. HATTON, 1979 - Tilapia. A guide to their biology and culture in Africa. Unit of Aquatic Pathobiology, University of Stirling, Scotland.
- BAROHONA-FERNANDES, M.H., 1979 - Some effects of light intensity and photoperiod on the sea bass larvae (Dicentrarchus labrax (L.) reared at the Centre océanologique de Bretagne. Aquaculture, 17 : 311-321.
- BARDACH, J.E., J.H. RYTHER et W.O. McLARNEY, 1972 - Aquaculture the farming and husbandry of freshwater and marine organisms, 868 p. Wiley-Interscience, New-York.
- BARLOW, G.W., 1961 - Intra- and interspecific differences in rate of oxygen-consumption in gobiid fishes of the genus Gillichthys. Biol. Bull., 121 (2) : 209-229.
- BEAMISH, F.W.H., 1964 - Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. Canadian J. Zool., 42 : 177-180.
- BEAMISH, F.W.H., 1974 - Apparent specific dynamic action of largemouth bass, Micropterus salmoides. J. Fish. Res. Bd. Can., 31 : 1763-1769.
- BEHREND, L.L., R.O. SMITHERMAN, 1983 - Use of warm water effluents to induce winter spawning of tilapia in a temperate climate, p. 446-454. International Symposium on tilapia in aquaculture Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.). Tel Aviv, Israël.
- BILLARD, R., 1979 : L'aquiculture dans le monde : généralités, problèmes et perspectives. La Pisciculture Française, 55 : 41-58.
- BLAY, J. Jr., 1981 - Fecundity and spawning frequency of Sarotherodon galilaeus in a concrete pond. Aquaculture 25 : 95-99.

- BONDARI, K., 1982 - Interactions of sex and culture condition on growth, survival and quality traits of blue tilapia. *Growth*, 46 : 238 - 246.
- BOWEN, S.H., 1982 - Feeding, digestion and growth-qualitative considerations, p. 141-156. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds.). *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Conference Proceedings 7, 432p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- BOYD, C.E., 1979 - Water quality in warmwater fish ponds. Auburn University. *Agricultural Experiment Station (ed.)*, 359 p.
- BRAATEN, B.R., 1979 - Bioenergetics - a review on methodology, p. 461-504. In J.E. Halver et K. Tiews (eds.). *Finfish nutrition and fish feed technology*, Vol. II, 622 p. Heenemann GmbH & Co, Berlin 42.
- BRADFIELD, A.E., 1985 - Laboratory studies of energy budgets, p. 257-282. In P. Tytler et P. Calow (eds). *Fish energetics, new perspectives*, 349 p. Croom helm Ltd. Beckenham.
- BRETT, J.R., 1973 - Energy expenditure of sockeye salmon, Oncorhynchus nerka, during sustained performance. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30 : 1794 - 1809.
- BRETT, J.R., 1974 - Tank experiments on the culture of pan-size sockeye (Oncorhynchus nerka) and pink salmon (O. Gorbuscha) using environmental control. *Aquaculture*, 4 : 341-352.
- BRETT, J.R. et N.R. GLASS, 1973 - Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30 : 379-387.
- BRETT, J.R. et D.A. HIGGS, 1970 - Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27 : 1767-1779.
- BRETT, J.R. et J.E. SHELBOURN, 1975 - Growth rate of young sockeye salmon, Oncorhynchus nerka, in relation to fish size and ration level. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 2103 - 2110.
- BRETT, J.R. et C.A. ZALA, 1975 - Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 2479-2486.
- BRETT, J.R., J.E. SHELBOURN et C.T. SHOOP, 1969 - Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka, in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26 : 2363 - 2394.

- BROUSSARD, M.C. Jr, R. REYES et F. RAGUINDIN, 1983 - Evaluation of hatchery management schemes for large scale production of Oreochromis (Tilapia) niloticus fingerlings in Central Luzon, Philippines, p. 414-424. International symposium on tilapia in aquaculture, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983, Tel Aviv Univ. (ed.).
- BROWN, M.E., 1946 - The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.)
I. Factors influencing the growth of trout fry.
J. Exp. Biol. 22, 118-129.
- BROWN, M.E., 1946 - The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.)
II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11,5° C. J. Exp. Biol., 22 : 130-144.
- BRUNGS, W.A., 1971 - Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations of the fathead minnow (Pimephales promelas).
J. Fish. Res. Bd. Can., 28 : 1199 - 1123.
- BRUTON, M.N. et RE.E BOLTT, 1975 - Aspects of the biology of Tilapia mossambica Peters (Pisces : Cichlidae) in a natural freshwater lake (Lake Sibaya, South Africa). J. Fish. Biol., 7 : 423 - 445.
- BUNGISABO, M., 1986 - Démécologie et production du gardon Rutilus rutilus (L.), de la perche fluviatile Perca fluviatilis (L.) et des espèces associées dans le canal de l'Ourthe à Chanxhe-Poulseur, 224 p. Thèse de doctorat, Univ. de Liège.
- BURGIS, M.J. et I.G. DUNN, 1978 - Production in three contrasting eco-systems, p. 137-158. In S.D. Gerking (ed.). Ecology of freshwater fish production. 520 p. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- CAMPBELL, D., 1978 a - La technologie de construction des cages d'élevage de Tilapia nilotica (L.) dans le Lac Kossou, Côte d'Ivoire. Rapp. Tech. 45, 31 p. Autorité Aménagement Vallée du Bandama, Centre Dével. Pêches Lac Kossou.
- CAMPBELL, D., 1978 b - Formulation des aliments destinés à l'élevage de Tilapia nilotica (L.) en cages dans le Lac Kossou. Côtes d'Ivoire. Rapp. Tech. 46. 26 p. Autorité Aménagement Vallée du Bandama, Centre Dével. Pêches Lac Kossou.
- CAULTON, M.S., 1977 - The effect of temperature on routine metabolism in Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 11 : 549 - 553.
- CAULTON, M.S., 1978 a - Tissue depletion and energy utilisation during routine metabolism by sub-adult Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 13 : 1 - 6.
- CAULTON, M.S., 1978 b - The importance of habitat temperatures for growth in the tropical cichlid Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 13 : 99 - 112.

- CAULTON, M.S., 1978 c - The effect of temperature and mass on routine metabolism in Sarotherodon (Tilapia) mossambicus (Peters). J. Fish. Biol., 13 : 195 - 201.
- CAULTON, M.S., 1979 - The biology and farming of tilapia in Southern Africa. Rapport n° 144.
- CAULTON, M.S., 1982 - Feeding, metabolism and growth of tilapias : some quantitative considerations, p. 157-180. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- CAULTON, M.S. et E. BURSELL, 1977 - The relationship between changes in condition and body composition in young Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 11 : 143 - 150.
- CHAPMAN, D.W., 1968 - Production, p. 199-214. In W.E. Ricker (ed.) Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook N° 3, 348 p. Blackwell Scient. Publ. Oxford.
- CHERVINSKI, J., 1966 - Growth of Tilapia aurea in brackish water ponds. Bamidgeh 18 : 81 - 83.
- CHERVINSKI, J., 1982 - Environmental physiology of tilapias, p. 119 - 128. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- CHIBA, K., 1965 - A study on the influence of oxygen concentration on the growth of juvenile common carp. Bull. Fresh. Fish. Res. Lab. : 14 (1) : 35-47.
- CHIBA, K., 1980 - Bio-technical considerations of aquatic animal culture by using heat effluent and recirculating system- especially on stocking rate. ETFAC Symposium on New developments in utilisation of heated effluents and of Recirculation Systems for Intensive Aquaculture. Stavanger Norway. Doc. R.12.1.
- CHIBA, K., 1983 - The effect of dissolved oxygen on the growth of young silverbream. Bull. of Japan. Soc. of Sci. Fish. : 49 (4) : 601-610.
- CHIEN, A.K., 1973 - Reproductive behaviour of the angelfish (Pterophyllum scalare) (Pisces : Cichlidae). II. Influence of male stimuli upon the spawning rate of females. Anim. Behav. 21 : 457-463.
- CHO C.Y., H.S. BAYLEY et S.J. SLINGER, 1976 - Energy metabolism in growing rainbow trout : partition of dietary energy in high protein and high fat diets. In Energy Metabolism of Farm animals, M. Vermorel (ed.). 7th Symp. Vichy, EAAP n° 19 : 299-302.

- CLARKE, W.C., S.W. FARMER and K.M. HARTWELL, 1977 - Effect of teleost pituitary growth hormone on growth of Tilapia mossambica and on growth and seawater adaptation of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka). Gen. Comp. Endocrinol., 33 : 174-178.
- CLARKE, W.C., J.E. SHELBOURN et J.R. BRETT, 1971 : Effect of artificial photoperiod cycles, temperature and salinity on growth and smolting in underyearling coho (Oncorhynchus kisutch), chinook (O. tshawytscha) and sockeye (O. nerka) salmon. Aquaculture, 22 : 105-116.
- COCHE, A.G., 1976 - L'élevage des poissons en cages et en particulier de Tilapia nilotica (L.) dans le lac Kossou, Côte d'Ivoire, p. 565-611. In Symposium on Aquaculture in Africa, CIFA techn. pap., 4 (suppl. 1) : 791 p.
- COCHE, A.G., 1977 - Premiers résultats de l'élevage en cages de Tilapia nilotica (L.) dans le Lac Kossou, Côte d'Ivoire. Aquaculture, 10 (2) : 109-140.
- COCHE, A.G., 1979 - A review of cage fish culture and its application in Africa, p. 428-441. In T.V.R. Pillay et W.A. Dill (eds). Advances in aquaculture. Fishing news books Ltd. Farnham, Surrey, England.
- COCHE, A.G., 1982 - Cage culture of tilapias, p. 205-246. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- COULSON, R.A., J.D. HERBERT et T. HERNANDEZ, 1978 - Energy for amino acid absorption, transport and protein synthesis in vivo. Comp. Biochem. Physiol., 60 A : 13-20.
- CRAPON de CRAPONA, M.D., 1980 - Olfactory communication in a cichlid fish Haplochromis burtoni. Z. Tierpsychol., 52 : 113-114.
- CRIDLAND, C.C., 1962 : Laboratory experiments on the growth of Tilapia spp. The effect of light and temperature on the growth of T. zillii in aquaria. Hydrobiologia 20 : 155-166.
- CRUTZ, E.M. et I.L. LAUDENCIA, 1977 - Preliminary study on the protein requirements of Tilapia mossambica Kalikasan. Phil. J. B. Col., 6 : 177-182.
- CRUTZ, E.M. et I.L. LAUDENCIA, 1978 : Preliminary study on the protein requirements of Nile Tilapia (Tilapia nilotica) fingerlings. Fish. Reserach. Jour. of the Phil., 3 : 35-38.
- C.T.G.R.E.F., 1979 - Application technique de gestion prévisionnelle en salmoniculture intensive. C.T.G.R.E.F. N° 8.
- CUENCO, M.L., R.R. STICKNEY et W.E. GRANT, 1985 a - Fish bioenergetics and growth in aquaculture ponds : I. individual fish model development. Ecol. modelling, 27 : 169-190.

- CUENCO, M.L., R.R. STICKNEY et W.E. GRANT, 1985 b - Fish bioenergetics and growth in aquaculture ponds : II. Effects of interactions among size, temperature, dissolved oxygen, unionized ammonia and food on growth of individual fish. *Ecol. Modelling*, 27 : 191-206.
- DABROWSKI, K., 1977 - Protein requirements of grass carp fry (Ctenopharyngodon idella Val.). *Aquaculture*, 12 : 62-73.
- DADZIE, S., 1970 - Laboratory experiment on the fecundity and frequency of spawning in Tilapia aurea. *Bamidgeh*, 22 : 14-18.
- DADZIE, S., 1983 - Controlled breeding techniques and fry production in the brackishwater cichlid Tilapia guineensis (T. melanopleura), abstract International symposium on Tilapia in aquaculture. Nazareth, Israël, May 8-13, 1983.
- DADZIE, S., B.C.C. WANGILA, 1980 - Reproductive biology length-weight relationship and relative condition of pond raised Tilapia zilli (Gervais). *J. Fish Biol.*, 17 : 243-253.
- DAHLGREN, B.T., 1979 - The effects of population density on fecundity and fertility in the guppies Poecilia reticulata (Peters). *J. Fish Biol.*, 15 : 71-91.
- DAVIS, A.T. et R.R. STICKNEY, 1978 - Growth responses of Tilapia aurea to dietary protein quality and quantity. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 - 479-483.
- DE LONG, D.C., J.E. HALVER et E.T. MERTZ, 1958 - Nutrition of Salmonids fishes. IV. Protein requirements of chinook salmon at two water temperatures. *J. Nutr.*, 35 : 589-599.
- DENZER, H.W., 1968 : Studies on the physiology of young Tilapia . *F.A.O. Fish. Rep.* 44 (4) : 356-366.
- DESCY, J.P. et A. EMPAIN, 1981 - Inventaire de la qualité des eaux courantes en Wallonie (bassin de la Meuse). Rapports de synthèse 1, 87 pages, 2, 194 pages, 3, 37 pages. Laboratoire d'Hydrobiologie Végétale, Université de Liège.
- DESCY, J.P., A. EMPAIN et J. LAMBINON, 1981 - La qualité des eaux courantes en Wallonie, Bassin de la Meuse. Secrétariat d'Etat à l'Environnement, à l'Aménagement du Territoire et à l'Eau pour la Wallonie, Bruxelles, 18 p.
- DICKSON, I.W. et R.H. KRAMER, 1971 - Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (Salmo gairdneri). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28 : 587-596.
- DONNELLY, B.G., 1969 : A preliminary survey of Tilapia nurseries on Lake Kariba during 1967/68. *Hydrobiologia*, 34 : 195-207.

- DUNCAN, R.W. et J.W. JONES, 1977 - The fecundity of dace, Leuciscus leuciscus (L.) in Emral Brook, Clwyd, North Wales. Freshwater Biology, 7 : 135-145.
- DUPREE, H.K., E.J. GAUGHITZ Jr, A.S. HALL et C.R. HOULE, 1979 - Effects of dietary lipids on the growth and acceptability (flavor) of channel catfish (Ictalurus punctatus), p. 87-103. In J.E. HALVER et K. TIEWS (eds). Finfish nutrition and fishfeed technology. EIFAC, ICES et IVNS Proceedings, Vol. II, 622 p., Heenemann, Berlin.
- DUSSART, J., 1963 - Contribution à l'étude de l'adaptation des Tilapia (Pisces, Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. Hydrobiologia, 21 : 328-341.
- DUTHIE, G.G. et D.F. HOULIHAN, 1982 - The effect of single step and fluctuating temperature changes on the oxygen consumption of flounders, Platichthys flesus (L.) : lack of temperature adaptation. J. Fish Biol., 21 - 215-226.
- EISLER, G., 1957 - The influence of light on the early growth of chinook salmon. Growth, 21 : 197-203.
- ELLIOTT, J.M., 1972 - Rates of gastric evacuation in brown trout, Salmo trutta. Freshwat. Biol., 2 : 1-18.
- ELLIOTT, J.M., 1975 a - The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on maximum rations. J. Anim. Ecol., 44 : 805-821.
- ELLIOTT, J.M., 1975 b - The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on reduced rations. J. Anim. Ecol., 44 : 823-842.
- ELLIOTT, J.M., 1976 a - Body composition of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to temperature and ration size. J. Anim. Ecol., 45 : 273-289.
- ELLIOTT, J.M., 1976 b - Energy losses in the waste products of brown trout (Salmo trutta L.). J. Anim. Ecol., 45 : 561-580.
- ELLIOTT, J.M., 1976 c - The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. J. Anim. Ecol., 45 : 923-948.
- FARMER, G.J. et F.W.H. BEAMISH, 1969 - Oxygen consumption of Tilapia nilotica in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Bd. Can., 26 : 2807-2821.
- FENDERSON, O.C. et M.R. CARPENTER, 1971 - Effects of crowding on the behaviour of juvenile hatchery and wild Landlocked atlantic salmon (Salmo salar L.). Anim. Behav., 19 : 439-447.

- FISCHER, Z., 1973 - The elements of energy balance in grass carp (Ctenopharyngodon idella Val.). IV. Consumption rate of grass carp fed on different type of food. Pol. Arch. Hydrobiol., 20 : 309-318.
- FISCHER, Z., 1979 - Selected problems of fish bioenergetics. In J.E. Halver et K. Tiews (eds). Fin fish nutrition and fishfeed technology, Vol. I, 593 p. Heenemann GmbH & Co, Berlin 42.
- FISH, G.R., 1960 - The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary-canal of tilapia and perch. Hydrobiol., 15 : 161-179.
- FLOWERDEW, M.W. et D.J. GROVE, 1980 - An energy budget for juvenile thick-lipped mullet, Crenimugil labrosus (Risso). J. Fish Biol., 17 : 395-410.
- FONDS, M. et V.P. SAKSENA, 1977 - The daily food intake of young soles (Solea solea L.) in relation to their size and the water temperature. 3rd Meeting of the I.C.E.S. Working group on Mariculture, Brest, France, May 10-13, 1977. Actes du Colloque du C.N.E.X.O., 4 : 51-58.
- FORSTER, R.P. et L. GOLDSTEIN, 1969 - Formation of excretory products. In : W.S. Hoar et D.J. Randall (eds). Fish physiology, Vol. I. Academic Press, London. New York et London, 465 p.
- FROMM, P.O., 1963 - Studies on renal and extra-renal excretion in a freshwater teleost, Salmo gairdneri. Comp. Biochem. Physiol., 10 : 121-128.
- FRY, F.E.J., 1971 - The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1-98. In W.S. Hoar et D.J. Randall (eds). Fish Physiology, Vol. VI. Academic Press : N.Y. - London.
- FRYER, G., 1961 - Observations on the biology of the cichlid fish Tilapia variabilis Boulenger in the northern waters of Lake Victoria (East Africa). Rev. Zool. Bot. afr., 64 : 1-33.
- FRYER, G. et T.D. ILES, 1972 - The cichlid fishes of the great lakes of Africa : their biology and evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh, 641 p.
- FUCHS, J., 1978 - Influence de la photopériode sur la croissance et la survie de la larve et du juvénile de sole (Solea solea) en élevage. Aquaculture, 15 : 63-74.
- GAIGHER, I.G., 1983 - Cage culture of Mozambique tilapia, Oreochromis mossambicus, without artificial feeding in wastewater in South Africa, p. 464-472. In : International symposium on tilapia in aquaculture. Proceedings, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983 ; 624 p. Tel Aviv Univ. (eds).

- GEORGE, T.T., 1976 - Observations on the growth of Tilapia nilotica L. in tropical freshwater fish ponds treated with different fertilizers. Paper presented at the FAO/CIFA Symposium on Aquaculture in Africa, 30 sept. - 2 oct. 1975. Accra, Ghana CIFA/75/SE 11, 16 p. FAO, Rome.
- GERALD, V.M., 1976 - The effect of size on the consumption, absorption and conversion of food in Ophiocephalus punctatus. Bloch. Hydrobiologia, 49 : 77-86.
- GERKING, S.D., 1955 - Influence of rate of feeding on body composition and protein metabolism of bluegill sunfish. Physiol. Zool., 28 : 267-282.
- GERKING, S.D., 1971 - Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish. Physiol. Zool., 44 : 9-19.
- GERKING, S.D., 1972 - Revised food consumption estimate of a bluegill sunfish population in Wyland Lake, Indiana, U.S.A. J. Fish. Biol., 4 : 301-308.
- GERKING, S.D., 1978 - Ecology of freshwater fish production, 520 p. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GOPHEN, M., 1980 - Food sources, feeding behaviour and growth rates of Sarotherodon galilaeus (L.) fingerlings. Aquaculture, 20 : 117-121.
- GOSS, L.B. et S.S. RAY, 1974 - Utilization of waste heat from power plants for aquaculture. Gallatin catfish project. Annual report, 106 p.
- GRAYTON, B.D. et F.W.H. BEAMISH, 1977 - Effects of feeding frequency on food intake, growth and body composition of rainbow trout (Salmo gairdneri). Aquaculture, 11 : 159-172.
- GROSS, W.L., E.W. ROELOFS et P.O. FROMM, 1965 - Influence of photoperiod on growth of green sunfish, Lepomis cyanellus. J. Fish. Res. Bd. Can., 22 : 1379-1386.
- GUERIN-ANCEY, O., 1976 - Etude expérimentale de l'excrétion azotée du bar (Dicentrarchus labrax) en cours de croissance. II. Effets du jeûne sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée. Aquaculture, 9 : 187-194.
- GUERRERO, R.D., 1980 - Studies on the feeding of Tilapia nilotica in floating cages. Aquaculture, 20 : 169-175.
- GUERRERO, R.D. III, 1982 - Control of tilapia reproduction, p. 309-316. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- GUERRERO, R.D. III et GUERRERO, L.A., 1975 - Monosex culture of male and female Tilapia mossambica in ponds at three stocking rates. Philipp. J. Biol., 4 : 129-134.

- GUERRERO III R.D. et A.M. GARCIA, 1983 - Studies on the fry production of Oreochromis niloticus in a lake-based hatchery, p. 388-393. International symposium on tilapia in aquaculture. Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.). Tel Aviv, Israël.
- GWAHABA, J.J., 1973 - Effects of fishing on the Tilapia nilotica (L.) population in L. George, Uganda, over the past twenty years. East Afr. Wildl. J., 11 : 317-328.
- GWAHABA, J.J., 1975 - The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, Lake George, Uganda Proc. R. Soc. Lond., B190 : 394-414.
- HAINES, T., 1973 - An evaluation of RNA-DNA ratio as measure of long term growth in fish populations. J. Fish. Res. Bd. Can., 30 : 195-199.
- HANON, L., 1975 - Adaptations morphologiques et comportementales à l'incubation buccales chez les poissons cichlides : oeufs et alevins. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 105 : 169-192.
- HELWIG, J.J. et K.A. COUNCIL, 1979 (ed.). SAS User's guide. Ed. SAS Inst. inc., 494 p.
- HENDERSON-ARZAPALO, A., R.R. STICKNEY et D.H. LEWIS, 1980 - Immune hypersensitivity in intensive cultured Tilapia species. Trans. Amer. Fish. Soc. 109 : 224-247.
- HEPHER, B., 1978 - Ecological aspects of warm water fishpond management. In S.D. Gerking (ed.). Ecology of freshwater fish production. 520 p. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- HERRMANN, R.B., C.E. WARREN et P. DOUDOROFF, 1962 - Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile coho salmon. Trans. Am. Fish. Soc., 99 : 155-167.
- HOFER, R. et P. NEWRKLÄ, 1983 - Determination of gut passage time in tilapia fry (Oreochromis mossambicus) under laboratory and field conditions, p. 323-327. In International symposium on tilapia in aquaculture. Proceedings, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983, 624 p. Tel Aviv Univ. (ed).
- HOGENDOORN, H., 1981 - Controlled propagation of the african catfish, Clarias lazera (C. & V.). IV. Effect of feeding regime in fingerling culture. Aquaculture, 24 : 123-131.
- HOGENDOORN, H., 1983 a - Growth and production of the african catfish, Clarias lazera (C. & V.). III. Bioenergetic relations of body weight and feeding level. Aquaculture, 35 : 1-17.
- HOGENDOORN, H., 1983 b - The african catfish (Clarias lazera C. & V., 1840). A new species for aquaculture, 131 p. Fish Culture Department Agriculture University of Wageningen. Ph. d. Thesis.

- HOGENDOORN, H. et W.J. KOOPS, 1983 - Growth and production of the african catfish, Clarias lazera (C. & V.). I. Effects of stocking density, pond size and mixed culture with tilapia (Sarotherodon niloticus L.) under extensive field conditions. *Aquaculture*, 34 : 253-263.
- HOGENDOORN, H., J.A.J. JANSEN, W.J. KOOPS, M.A.M. MACHIELS, P.H. VAN EWIK et J.P. HEES, 1983 - Growth and production of the african catfish, Clarias lazera (C. & V.). II. effects of body weight temperature and feeding level in intensive tank culture. *Aquaculture*, 34 : 265-285.
- HUET, M. et J.A. TIMMERMANS, 1970 - *Traité de pisciculture*, 718 p. Edition Ch. de Wyngaert, Bruxelles.
- HUGES, D.G. et L.L. BEHRENS, 1983 - Mass production of Oreochromis (Tilapia) niloticus seed in suspended net enclosures, p. 394-401. International symposium on tilapia in aquaculture. Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.). Tel Aviv Israël.
- HUH, H.T., H.E. CALBERT et D.A. STUIBER, 1976 - Effects of temperature and light on growth of yellow perch and walleye using formulated feed. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2 : 254-258.
- HUISMANN, E.A., 1970 - Einige Prinzipien der intensiven Warmwasseraufzucht von Karpfen. *Fishwirt*, 20 : 210-218.
- HUISMANN, E.A., 1976 - Food-conversion efficiencies at maintenance and production levels for carp, Cyprinus carpio L., and rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson. *Aquaculture*, 9 : 259-273.
- HUISMANN, E.A., J.G.P. KLEIN BRETHER, M.M. VISMANS et E. KANIS, 1979 - Retention of energy, protein, fat and ash in growing carp (Cyprinus carpio L.) under different feeding and temperature regime, p. 175-188. In J.E. Halver et K. TIEWS (eds). *Finfish Nutrition and Fishfeed Technology*, Vol. I. Hennemann, Berlin, 593 p.
- HUISMANN, E.A. et P. VALENTIEN, 1981 - Conversion efficiencies in grass carp (Ctenopharyngodon idella, Val.) using a feed for commercial production. *Aquaculture*, 22 : 279-288.
- JALABERT, B. et Y. ZOHAR, 1982 - Reproductive physiology in cichlid fishes, with particular reference to Tilapia and Sarotherodon, p. 129-140. In R.S.V. PUTTIN et R.H. Lowe-McConnell (eds). *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Confernece Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- JAUNCEY, K., 1982 - The effects of varying dietary protein level on the growth, food-conversion, protein utilization and body composition of juvenile tilapias (Sarotherodon mossambica). *Aquaculture*, 27 : 43-54.

- JAUNCEY, K. et B. ROSS, 1982 - A guide to tilapia feeds and feeding, 111p. Unit of Aquatic Pathobiology. University of Stirling, Scotland.
- JOB, S.V., 1955 - The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis. Univ. Toronto Biol. Ser. N° 61. Publ. Ontario Fish. Res. Lab., N 73, 39 p.
- JOB, S.V., 1969 - The respiratory metabolism fo Tilapia mossambica (Teleostei). II. The effect of size, temperature, salinity and partial pressure of oxygen. J. mar. Biol., 3 : 222-226.
- JOBLING, M., 1980 - Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilisation of plaice, Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol., 17 : 325-334.
- JOBLING, M., 1981 - The influences of feeding on the metabolic rate of fishes : a short review. J. Fish Biol., 18 : 385-400.
- JOBLING, M., 1982 a - Some observations on the effects of feeding frequency on the food intake and growth of plaice, Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol., 20 : 431-444.
- JOBLING, M., 1982 b - A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol., 20 : 501-516.
- JOBLING, M., 1983 - Growth studies with fish-overcoming the problems of size variation. J. Fish Biol., 22 : 153-157.
- JOBLING, M. et P.S. DAVIES, 1980 - Effects of feeding on metabolic rate and the specific dynamic action in plaice, Pleuronectes platessa L. J. Fish Biol., 16 : 629-638.
- KAUSHIK, S.J., 1980 - Influence of a rise in temperature on the nitrogen excretion of rainbow trout (Salmo gairdneri R.). EIFAC Symposium on new developments in the utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture, May 28-30, 1980. Stavanger, Norway, EIFAC 180/Symp., E/6 : 23 p.
- KILAMBI, R.V., 1980 - Cage culture of channel catfish and rainbow trout and effects of intensive fish culture on resident large-mouth bass. EIFAC Symposium on new developments in utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger, Norway, Doc. E69.
- KILAMBI, R.V. et al., 1977 - Effects of stocking density and cage size on growth, feed conversion, and production of stainbow trout and channel catfish. Prog. Fish. Cult., 39 : 62-66.
- KINNE, O., 1960 - Growth food intake and food conversion in euryplastic fish exposed to different temperatures and salinities. Physiol. Zoology, 33 : 288-317.
- KIPLING, C. et W.E. FROST, 1969 - Variations in the fecundity of pike Esox lucius L. in Windermere. J. Fish Biol., 1 : 221-237.

- KIRK, R.G., 1972 - A review of the recent developments in tilapia culture with special reference to fish farming in the heated effluents of power stations. *Aquaculture*, 1 : 45-60.
- KITCHELL, J.F., D.J. STEWART et D. WEININGER, 1977 - Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34 : 1922-1935.
- KNIGHTS, B., 1985 - Energetics and fish farming, p. 309-340. In P. Tytler et P. Calow (eds). *Fish energetics. New perspectives.* 349 p. Croom Helm Ltd, Beckenham.
- KOMOURDJAN, M.P., R.L. SAUNDERS et J.C. FENWICK, 1976 - Evidence for the role of growth hormone as a part of a "light-pituitary axis" in growth and smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.*, 54 : 544-551.
- KREBS, H.R., 1964 - The metabolic rate of amino acids. In *Mamallian Protein Metabolism.* H.N. Munro et J.B. Allison eds. London : Academic Press.
- KUTTY, M.N., 1972 - Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. *Mar. Biol.*, 16 : 126-133.
- LECREN, E.D., 1965 - Some factors regulating the size of populations of freshwater fish. *Mitt. Verein. theor. angew. Limnol.*, 13 : 88-105.
- LILEY, N.R., 1982 - Chemical communication in fish. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 39 : 22-35.
- LOVSHIN, L.L., 1982 - Tilapia hybridization, p. 279-308. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). *The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7*, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- LOWE McCONNELL, R.H., 1953 - Notes on the ecology and evolution of Nyasa fishes of the genus *Tilapia*, with a description of *T. saka* Lowe. *Proc. Zool. Soc. London*, 122 : 1035-1041.
- LOWE McCONNELL, R.H., 1955 - The fecundity of *Tilapia* species. *East Afr. Agric. J.*, 21 : 45-52.
- LOWE McCONNELL, R.H., 1958 - Observations on the biology of *Tilapia nilotica* L. in East African Waters. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 57 : 129-170.
- LOWE McCONNELL, R.H., 1975 - Fish communities in tropical freshwaters : their distribution, ecology and evolution. Longman, London.
- LOWE McCONNELL, R.H., 1982 - Tilapias in fish communities, p. 83-113. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). *The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7*, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

- MACINTOSH, D.J., 1982 - Broodstock management for various tilapia species and a comparison of survival and growth. Aquaculture.
- MACINTOSH, D.J. et S.S. DE SILVA, 1982 - The influence of stocking density and food ration on fry performance in Oreochromis (= Sarotherodon) mossambicus. Aquaculture.
- MAETZ, J. et G. ROMEU, 1964 - The mechanism of sodium and chloride uptake by the gill of a freshwater fish, Carassius auratus. III. Evidence for $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$ and $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ exchanges. J. Gen. Physiol., 47 : 1209-1227.
- MAGID, A. et M.M. BABIKER, 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. Hydrobiologia, 46 : 359-367.
- MARAIS, J.F.K. et G.W. KISSIL, 1979 - The influence of energy level on the feed intake, growth, food conversion and body composition of Sparus aurata. Aquaculture, 17 : 203-219.
- MARSHALL, B.E., 1979 - Observations on the breeding biology of Sarotherodon macrochir (Boulenger) in Lake Mc Ilwaine, Rhodesia. J. Fish Biol., 14 : 419-424.
- MARSHALL, J.A., 1972 - Influence of male sound production on oviposition in female Tilapia mossambica (Pisces : Cichlidae). Bull. Ecol. Soc. Amer., 53 : 29.
- MAZID, M.A., Y. TANAKA, M. ASADUR RAHMAN, K.L. SIMPSON et C.O. CHICHESTER, 1979 - Growth response of Tilapia zillii fingerlings fed isocaloric diets with variable protein levels. Aquaculture, 18 : 115-122.
- McCAULEY, R.W. et J.M. CASSELMAN, 1980 - The final preferendum as an index of the temperature for optimum growth in fish. EIFAC symposium on new developments in utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger, Norway. Doc. E 76.
- McLEOD, J.C. et L.L. SMITH, 1966 - Effect of pulpwood fiber on oxygen consumption and swimming endurance of fathead minnow Pimephales promelas. Trans. Am. Fish. Soc., 95 : 71-84.
- Mc COMISH, T.S., R.O. ANDERSON et F.G. GOFF, 1974 - Estimation of bluegill (Lepomis macrochirus) proximate composition with regression models. J. Fish. Res. Bd. Can., 31 : 1250-1254.
- McCORMICK, J.H., K.E.F. HOKANSON et B.R. JONES, 1972 - Effects of temperature on growth and survival of young brook trout, Salvelinus fontinalis. J. Fish. Res. Bd. Can., 29 : 1107-1112.
- McCRACKEN, F.D., 1963 - Seasonal movements of the inter flounder, Pseudopleuronectes americanus (Walbaum) on the Atlantic coast. J. Fish. Res. Bd. Can., 20 : 551-586.

- MELARD, Ch., 1977 - Analyses des facteurs influençant la croissance du chevaine (Leuciscus cephalus (L.)) en rivière. Thèse de licence en Sc. Zool. Université de Liège, 52 p. + annexes.
- MELARD, Ch., 1984 - Rapport de recherche 1983-1984. Université de Liège et Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles, 24 p.
- MELARD, Ch. et J.C. PHILIPPART, 1981 a - Pisciculture intensive du tilapia Sarotherodon niloticus dans les effluents thermiques d'une centrale nucléaire en Belgique, p. 637-658. In Proceedings world symposium on aquaculture in heated effluents and recirculation systems, Stavanger, 28-30 May 1980, Vol. 1, Berlin.
- MELARD, Ch. et J.C. PHILIPPART, 1981 b - La production de tilapia de consommation dans les rejets industriels d'eau chaude en Belgique. Cahiers Ethol. Appl., 2, suppl. 2 : 122 p.
- MELARD, Ch. et J.C. PHILIPPART, 1983 - Recherches sur la pisciculture dans les eaux chaudes industrielles en Belgique. Rapport final 1977-1983, Université de Liège et Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles, 51 p.
- MELARD, Ch., J.C. PHILIPPART et J.C. RUWET, 1979 - Etude des possibilités de pisciculture dans les eaux chaudes industrielles en Belgique. Essai d'élevage de S. niloticus et de quelques autres espèces avec les effluents thermiques de la centrale nucléaire de Tihange I. Rapport de recherche 1977-1978, Université de Liège et Centre d'Etude pour la Récupération des Energies Résiduelles, 41 p.
- MESKE, C., 1973 - Aquakultur von Warmwasser Nutzfischen. E. Ulmer, Stuttgart : 163 p.
- MICHA, J.C., 1973 - Etude des populations piscicoles de l'Ubangui et tentatives de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. Thèse de doctorat, Université de Liège.
- MICHA, J.C., 1974 - Fish populations study of Ubangui river : trying local wild species for fish culture. Aquaculture, 4 : 85-87.
- MIRES, D., 1973 - A hatchery for forced spawning at Kibbutz Ein Hamifrats. Bamidgeh, 25 : 72-84.
- MIRES, D., 1977 - Theoretical and practical aspects of the production of all-male Tilapia hybrids. Bamidgeh, 29 : 94-101.
- MIRES, D., 1982 - A study of the problems of the mass production of hybrids tilapia fry, p. 317-329. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Managements, Manila, Philippines.

- MIRONOVA, N.V., 1974 - The energy balance of Tilapia mossambica. Vopr. Ikhtiol., 14, n° 3.
- MIRONOVA, N.V., 1976 - Changes in the energy balance of Tilapia mossambica in relation to temperature and ration size. J. Ichthyology, 16 (1) : 120-129.
- MIRONOVA, N.V., 1977 - Energy expenditure on eggs production in young T. mossambica and their influence of maintenance conditions on their reproductive intensity. J. Ichtyol. 17 : 627-633.
- 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.
- MORIARTY, C.M. et D.J.W. MORIARTY, 1973 a - Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by Tilapia nilotica and Haplochromis nigripinnis in Lake George, Uganda. J. Zool., 171 : 15-24.
- MORIARTY, D.J.W. et C.M. MORIARTY, 1973 b - The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes : Tilapia nilotica and Haplochromis nigripinnis. J. Zool. Lond., 171 : 41-55.
- MUIR, B.S. et A.J. NIIMI, 1972 - Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (Kuhlia sandvicensis) with reference to salinity, swimming and food consumption. J. Fish. Res. Bd. Can., 29 : 67-77.
- MULLER-FEUGA, A., J. PETIT et J.J. SABAUT, 1978 - The influence of temperature and wet weight on the oxygen demand of rainbow trout (Salmo gairdneri R.) in fresh water. Aquaculture, 14 : 355-363.
- MUNDIE, J.H., 1974 - Optimization of the salmonid nursery stream. J. Fish. Res. Bd. Can., 31 : 1827-1837.
- NIIMI, A.J. et F.W.H. BEAMISH, 1974 - Bioenergetics and growth of largemouth bass (Micropterus salmoides) in relation to body weight and temperature. Can. J. Zool., 52 : 447-456.
- NISBET, M. et J. VERNEAUX, 1970 - Composantes chimiques des eaux courantes : discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. Annales de Limnologie, 6 : 161-190.
- NOAKES, D.L.G., 1978 - Social behaviour as it influences fish production. In S.D. GERKING (ed.). Ecology of freshwater fish production. 520 p. Blackwell Scientific publications, Londres.
- NOAKES, D.L.G. et E.K. BALON, 1982 - Life histories of tilapias : an evolutionary perspective, p. 61-82. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

- NOBLE, R.L., 1973 - Evacuation rates of young yellow perch, Perca flavescens (M.). Trans. Am. Fish. Soc., 102 : 759-763.
- OBERST, S., W. WILLWOCK et H. ROSENTHAL, 1983 - Growth and food conversion in Tilapia under two different rearing conditions, p. 374-383. In international symposium on tilapia in aquaculture. Proceedings, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983, 624 p. Tel Aviv Univ. (ed.).
- OGINO, C. et K. SAITO, 1970 - Protein nutrition in fish. I. The utilization of dietary protein by young carp. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 36 : 145-155.
- PAGAN, F.A., 1969 - Cage-culture of tilapia. FAO Fish Cult. Bull., 2 : 6.
- PAGAN, F.A., 1975 - Cage-culture as a mechanical method for controlling reproduction of Tilapia aurea (Steindachner). Aquaculture 6 : 243-247.
- PALOHEIMO, J.E. et L.M. DICKIE, 1965 - Food and growth of fishes. I. A growth curve derived from experimental data. J. Fish. Res. Bd. Can., 22 : 521-542.
- PALOHEIMO, J.E. et L.M. DICKIE, 1966 a - Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body size. J. Fish. Res. Bd. Can., 23 : 869-906.
- PALOHEIMO, J.E. et L.M. DICKIE, 1966 b - Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. J. Fish. Res. Bd. Can., 23 : 1209-1248.
- PANDIAN, T.J., 1967 - Transformation of food in the fish Megalops cyprinoides. I. Influence of quality of food. Mar. Biol., 1 : 16-32.
- PANDIAN, T.J. et R. RAGHURAMAN, 1972 - Effects of feeding rate on conversion efficiency and chemical composition of the fish Tilapia mossambica. Marine Biol., 12 : 129-130.
- PARKER, F.R., 1973 - Reduced metabolic rates in fishes as a result of induced schooling. Trans. Am. Fish. Soc., 102 : 125-131.
- PARKER, R.R. et A. LARKIN, 1959 - A concept of growth in fishes. J. Fish. Res. Bd. Can., 16 : 721-744.
- PEER, M. et M.N. KUTTY, 1981 - Respiratory quotient and ammonia quotient in Tilapia mossambica (Peters) with special reference to hypoxia and recovery. Hydrobiologia, 76 : 3-9.
- PEREZ, J.E. et N. MACLEAN, 1976 - The haemoglobins of the fish Sarotherodon mossambicus (Peters) : functional significance and ontogenetic changes. J. Fish. Biol., 9 : 447-455.

- PETERS, G., H. DELVENTHAL et H. KLINGER, 1980 - Stress diagnosis for fish in intensive culture system. EIFAC Symposium on new developments in utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture, Stavanger, Norway, Doc. E37.
- PETERSEN, S., 1980 - Supersaturation in water from Norwegian water power stations. EIFAC Symposium on new developments in utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger, Norway, Doc. R/12.
- PETIT, J., 1980 - Considérations biotechniques régissant la culture en étang, en cages ou en bassins des principaux organismes aquatiques. EIFAC Symposium on new developments in utilization of heated effluents and of recirculation systems for intensive aquaculture. Stavanger, Norway, Doc. R12.
- PFUDERER, P., P. WILLIAMS et A.A. FRANCIS, 1974 - Partial purification of the crowding factor from Carassius auratus and Cyprinus carpio. J. Exp. Zool., 187 : 375-382.
- PHILIPPART, J.C., 1977 - contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons Cyprinidae : Barbus barbus (L.), Leuciscus cephalus (L.), Chondrostoma nasus (L.) et Leuciscus leuciscus (L.). Thèse de doctorat, Université de Liège.
- PHILIPPART, J.C., 1981 - L'élevage intensif de poissons dans les eaux chaudes industrielles. Perspectives et contraintes en Belgique. Demain, n° 290, 641-653.
- PHILIPPART, J.C., 1982 - Mise au point de l'alevinage contrôlé du barbeau Barbus barbus (L.) en Belgique. Perspectives pour le rempoissonnement des rivières. Cah. Ethol. Appl., 2 : 173-202.
- PHILIPPART, J.C., 1984 - Dynamique et productivité de populations de poissons d'eau douce. Aspects fondamentaux et bases écologiques de l'exploitation, de la conservation et de l'aménagement rationnel des écosystèmes "Rivières" et "lacs". Rapport de recherches FNRS 1979-1984. Université de Liège, 97 p.
- PHILIPPART, J.C. et Ch. MELARD, 1980 a - Belgian power plant heats tilapia tanks. Fish Farming Int. (U.K.), 7 : 14-15.
- PHILIPPART, J.C. et Ch. MELARD, 1980 b - Utilisation des rejets thermiques industriels pour la pisciculture. Bilan d'une première recherche en Belgique. Bulletin Economique du Hainaut, 35 : 11-18.
- PHILIPPART, J.C. et Ch. MELARD, 1983 - Première opération de repoissonnement au moyen de barbeaux et de chevaines produits en pisciculture expérimentale. Cah. Ethol. Appl., 3 : 223-230.

- PHILIPPART, J.C. et J.C. RUWET, 1982 - Ecology and distribution of tilapias, p. 15-59. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe-McConnell (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM conference Proceedings 7, 432 p. International Center for living Aquaric Resources Management, Manila, Philippines.
- PHILIPPART, J.C., P. PONCIN et Ch. MELARD, 1986 - La domestication du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.) (Cyprinidae) en vue de la production massive contrôlée d'alevins pour le repeuplement des rivières. Résultats et problèmes. 19p. Doc E59. Symposium CECPI/FAO sur la sélection, l'hybridation et le génie génétique appliqués à l'aquaculture des poissons, mollusques et crustacés, pour la consommation et le repeuplement. Bordeaux, France, 27-30 mai 1986.
- PHILLIPS, A.M., 1972 - Calorie and energy requirement, p. 1-28. In J.E. Halver (ed.). Fish nutrition, 813 p. Academic Press, New York.
- PIERCE, R.J. et T.E. WISSING, 1974 - Energy cost of food utilisation in the blue gill (*Lepomis macrochirus*). Trans. Am. Fish. Soc., 103 : 38-45.
- PLATT, S. et W.J. HAUSER, 1978 - Optimum temperature for feeding and growth of *Tilapia zillii*. Prog. Fish. Cult., 40 : 105-107.
- POLDER, J., 1971 - On gonads and reproductive behavior in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). Neth. J. Zool., 21 : 265-365.
- PULLIN, R.S.V., 1983 - Choice of tilapia species for aquaculture, p. 59-63. In International Symposium on tilapia in aquaculture, Nazareth Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.).
- RAJAMI, M. et S.V. JOB, 1976 - Food utilization by *Tilapia mossambica* (Peters) : function of size. Hydrobiologia, 50 : 71-74.
- RAPPAPORT, U. et S. SARIG, 1979 - The effect of population density of carp in monoculture under conditions of intensive growth. Bamidgeh, 31 : 26-34.
- REDNER, B.D. et R.R. STICKNEY, 1979 - Acclimation to ammonia by *Tilapia aurea*. Trans. Am. Fish. Soc. 108 : 383-388.
- REFSTIE, T., 1977 - Effect of density on growth and survival of rainbow trout. Aquaculture, 11 : 329-334.
- REFSTIE, T. et A. KITTELSEN, 1976 - Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. Aquaculture, 8 : 319-326.
- RICKER, W.E., 1968 - Methods for assessment of fish production in fresh waters. 348 p. W.E. RICKER (ed.), I.B.P. Handbook N° 3, Blackwell Scient. Publ. Oxford.

- RICHLY, J., 1980 - Nitrogen balance in trout. II. Nitrogen excretion and retention after feeding diets with varying protein and carbohydrate levels. *Aquaculture*, 20 : 343-350.
- RICHLY J. et B.A. MARINA, 1977 - The ammonia excretion of trout during a 24 hour period. *Aquaculture*, 11 : 173-178.
- ROSE, S.M., 1959 - Population control in guppies. *Am. Midl. Nat.* 62 : 474-481.
- ROSS, B. et K. JAUNCEY, 1981 - A radiographic estimation of the effect of temperature on gastric emptying time in Sarotherodon niloticus L. x S. aureus (Steindachner) hybrids. *J. Fish. Biol.*, 19 : 333-344.
- ROSS, B. et L.G. ROSS, 1983 - The oxygen requirements of Oreochromis niloticus under adverse conditions, p. 134-143. International symposium on tilapia in aquaculture : Proceedings, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed). Tel Aviv, Israël. 624 p.
- ROTHBARD, S., 1979 - Observations on the reproductive behavior of Tilapia zillii and several Sarotherodon spp. under aquarium-conditions. *Bamidgeh*, 31 : 35-43.
- ROZIN, P.N. et J. MAYER, 1964 - Some factors influencing short-term food intake of the goldfish. *Am. J. Physiol.*, 206 : 1430-1436.
- RUWET, J.C., 1961 - Remarques sur le comportement de Tilapia macrochir Blgr et Tilapia melanopleura Dum. (Pisces, Cichlidae). *Ann. Soc. R. Zool. Belg.* 92 : 171-177.
- RUWET, J.C., 1961 - Observations sur le comportement sexuel de Tilapia macrochir Blgr (Pisces, Cichlidae) au lac retenue de Ta Lufira (Katanga). *Behaviour*, XX, 3-4 : 242-250.
- RUWET, J.C., 1968 - Familial behaviour of Tilapia and its implications. *Nature (London)*, 217 : 977.
- RUWET, J.C., 1981 - Etude et culture des tilapias ou les leçons de l'histoire exemplaire d'une domestication, préface p. 1-6. In, la production de Tilapia de consommation dans les rejets industriels d'eau chaude en Belgique. Ch. Melard et J.C. Philippart, 122 p. *Cah. Ethol. Appl.* V.1, suppl. 2, 1981.
- RUWET, J.C., J. VOSS, L. HANON et J.C. MICHA, 1976 - Biologie et élevage du Tilapia, p. 332-364. In *Symposium on Aquaculture in Africa, CIFA Tech. Pap.*, 4 (Suppl. 1) : 791 p.
- RUYUNG, S. et Z. YUSHU, 1982 - Influence of water temperature on the growth of Tilapia. *Acta Ecol. Sinica*, 2 : 181-188.
- SAUNDERS, R.L., 1963 - Respiration on the Atlantic cod. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20 : 373-386.
- SAVITZ, J., 1969 - Effects of temperature and body weight on endogenous nitrogen excretion in the bluegill sunfish (Lepomis macrochirus). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26 : 1813-1821.

- SAVITZ, J., 1971 - Nitrogen excretion and protein consumption of the bluegill sunfish (Lepomis macrochirus). J. Fish. Res. Bd. Can., 28 : 449-451.
- SAVITZ, J., E. ALBANESE, M.J. EVINGER et P. KOLASINSKI, 1977 - Effect of ration level on nitrogen excretion, nitrogen retention and efficiency of nitrogen utilization for growth in largemouth bass (Micropterus salmonides). J. Fish. Biol., 11 : 185-192.
- SCHALLES, J.F. et T.E. WISSING, 1976 - Effects of dry pellet diets on the metabolic rates of bluegill (Lepomis macrochirus). J. Fish. Res. Bd. Can., 33 : 2443-2339.
- SCHULZE-WIEHENBRAUCK, H., 1978 - Influence of water soluble excreta on oxygen consumption of Tilapia zillii. Sonderdruck aus Bd. 26 (1977/78), H. 3-4 : 131-136.
- SHELBOURN, J.E., J.R. BRETT et S. SHIRAHATA, 1973 - Effects of temperature and feeding regime on specific growth rate of sockeye salmon fry (Oncorhynchus nerka), with a consideration of size effect. J. Fish. Res. Bd. Can., 30 : 1191-1194.
- SIDDIQUI, A.Q., 1977 - Reproductive biology, length-weight relationship and relative condition of Tilapia leucosticta (Trewavas) in Lake Naivasha, Kenya. J. Fish. Biol., 10 : 251-260.
- SILVER, S.J., C.E. WARREN et P. DOUDOROFF, 1963 - Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and Chinook salmon embryos at different water velocities. Trans. Am. Fish. Soc., 92 : 327-343.
- SILVERMAN, H.I., 1978 a - Effects of different levels of sensory contact upon reproductive activity of adult male and female Sarotherodon (Tilapia) mossambicus (Peters) ; Pisces Cichlidae. Anim. Behav. 26 : 1081-1090.
- SILVERMAN, H.I., 1978 b - The effects of visual social stimulation upon age at first spawning in the mouth-brooding cichlid fish Sarotherodon (Tilapia) mossambicus (Peters). Anim. Behav., 26 : 1120-1125.
- SIN, A.W. et M.T. CHIU, 1983 - The intensive monoculture of the tilapia hybrid, Sarotherodon niloticus (male), S. mossambicus (female) in Hong-Kong, p. 506-516. In International symposium on tilapia in aquaculture. Proceedings, Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. 624 p. Tel Aviv Univ. (ed.).
- SINGH, R.P. et A.K. SRIVASTAVA, 1984 - Effect of feeding frequency on the growth, consumption and gross conversion efficiency in siluroïd catfish, Heteropneustes fossilis (Bloch). Bamidgh, 36 : 80-91.

- SIRAJ, S.S., R.O. SMITHERMAN, S. CASTILLO-GALLUSER et R.A. DUNHAM, 1983 - Reproductive traits for three year classes of *Tilapia nilotica* and maternal effects of their progeny, p. 210-218. International symposium on tilapia in aquaculture. Nazareth, Israël, May 8-13, 1983. Tel Aviv Univ. (ed.). Tel Aviv, Israël.
- SMITH, H.W., 1929 - The excretion of ammonia and urea by the gills of fish. *J. Biol. Chem.*, 81 : 727-742.
- SMITH, L.L., R.H. KRAMER et D.M. OSEID, 1967 - Long-term effects of conifer-groundwood paper fibre on walleyes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 95 : 60-70.
- SMITH, R.R., 1979 - Methods for determination of digestibility and metabolisable energy of foodstuff for finfish. In J.E. Halver et K. Trews (eds). *Finfish nutrition and fishfeed technology*, 622 p., Vol. II. Heenemann GmbH & Co, Berlin 42.
- SNEDECOR, G.W. et W.G. COCHRAN, 1967 - Statistical methods. The Iowa State University. Press. Amer. Iowa, U.S.A., 593 p.
- SOLOMON, D.J., 1977 - A review of chemical communication in freshwater fish. *J. Fish. Biol.*, 11 : 363-376.
- SOOFIANI, N.M. et A.D. HAWKINS, 1982 - Energetic-costs at different level of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.*, 21 : 577-592.
- STAPLES, D.J. et M. NOMURA, 1976 - Influence of body size and food ration on the energy budget of rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 9 : 29-43.
- STEWART, N.E., D.L. SHUMWAY et P. DOUDOROFF, 1967 - Influence of oxygen concentration on the growth of juvenile large-mouth bass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24 : 475-494.
- STICKNEY, R.R. et J.H. HESBY, 1978 - Tilapia production in ponds receiving swine wastes. In R.O. Smitherman, W.L. Shelton et J.H. Grover, eds. *Culture of exotic fishes symposium proceedings*. Fish Culture Section American Fisheries Society, Auburn, Alabama.
- STORER, J.H., 1967 - Starvation and the effects of cortisol in the goldfish (*Carassius auratus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 20 : 939-942.
- SUFFERN, J.S., S.M. ADAMS, B.G. BLAYLOOK, C.C. COUTANT et C.A. GURTHIE, 1978 - Growth of monosex hybrid tilapia in the laboratory and sewage oxidation ponds, p. 65-81. In R.O. Smitherman, W.L. Shelton et J.H. Grover (eds). *Culture of Exotic Fishes Symposium Proceedings*. Fish Culture Section, American Fisheries Society, Auburn, AL. 257 p.
- SULLIVAN, C.M., 1954 - Temperature reception and responses in fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11 : 153-170.

- SWINGLE, H.S., 1956 - A repressive factor controlling reproduction in fishes. Proc. Eighth. Pac. Sci. Congr. III A : 865-871.
- SWINGLE, H.S., 1960 - Comparative evaluation of two tilapias as pond-fishes in Alabama. Trans. Americ. Fish. Soc. 89 : 142-148.
- SWIFT, D.R., 1964 - The effect of temperature and of oxygen on the growth rate of the Windermere char (Salvelinus alpinus willughbii). Comp. Biochem. Physiol., 12 : 179-183.
- SWIFT, D.R. et G.E. PICKFORD, 1962 - Seasonal variations in the growth hormone content of pituitary glands of the perch Perca fluviatilis L. Am. Zool., 2 : 451.
- TANDLER, A. et F.W.H. BEAMISH, 1981 - Apparent specific dynamic action (SDA) fish weight and level of caloric intake in large-mouth bass, Micropterus salmoides Lacepede. Aquaculture, 23 : 231-242.
- TENG, S.K. et T.E. CHUA, 1978 - Effect of stocking density on the growth of estuary grouper, Epinephelus salmoides Maxwell, cultured in floating net-cages. Aquaculture, 15 : 273-287.
- TESHIMA, J., G.M. ODEJA GONZALEZ et A. KANAZAWA, 1978 - Nutritional requirements of Tilapia : utilization of dietary protein by Tilapia zillii. Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ., 27 : 49-57.
- TEXAS INSTRUMENTS, 1978 - Bibliothèque de statistiques appliquées.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1963 - La distribution géographique des Tilapia au Congo. Acad. R. Sci. Outre-Mer (Brusels) Bull. Séances 9 : 570-605.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1964 - Révision systématique des espèces congolaises du genre Tilapia (Pisces : Cichlidae). Ann. Mus. R. Afr. Cent. Ser. 8 Sci. Zool. 124 : 1-155.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1971 a - Some new data concerning the Tilapia species of the subgenus Coptodon (Pisces : Cichlidae). Rev. Zool. Bot. Afr. 84 : 160-168.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE, D.F.E., 1971 b - Some new data concerning the Tilapia species of the subgenus Sarotherodon (Pisces : Cichlidae). Rev. Zool. Bot. Afr. 84 : 203-216.
- TREAVAS, E., 1933 - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African Lakes 1930-31. II. The Cichlid fishes. J. Linn. Soc. London Zool., 38 : 309-341.
- TREAVAS, E., 1966 - A preliminary review of fishes of the genus Tilapia in the eastward-flowing rivers of Africa, with proposals of two new specific names. Rev. Zool. Bot. Afr. 74 (3-4) : 394-424.
- TREAVAS, E., 1978 - A discussion on Tilapia and Sarotherodon. Cichlidae, 3 : 127-131.

- TREWAVAS, E., 1982 - Tilapia : taxonomy an speciation, p. 3-13. In R.S.V. Pullin et R.H. Lowe McConnel (eds). The biology and culture of tilapias. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- TRZEBIATOWSKI, R., J. FILIPIAK et R. JAKUBOWSKI, 1981 - Effect of stock density on growth and survival of rainbow trout (Salmo gairdneri Rich.). Aquaculture, 22 : 289-295.
- VAHL, G., 1979 - An hypothesis on the control of food intake in fish. Aquaculture, 17 : 221-229.
- VERHEYEN, E. et G. STOOP-D'SUZE, 1984 - Samenvatting van het op het labo uitgevoerde onderzoek op cichliden met een bekropt overzicht van de resultaten en conclusies. Cichlidae, Workshop, Gand, dec. 1984.
- VERHEYEN, E., R. BLUST et C. DOUMEN, 1985 - The oxygen uptake of Sarotherodon niloticus L; and the oxygen binding properties of its blood and hemolysate (Pisces : Cichlidae). comp. Biochem. Physiol., 0 : 0
- VIOLA, S. et V. RAPPAPORT, 1979 - The "extra-caloric effect" of oil in the nutrition of carp. Bamidgeh, 31 : 51-68.
- VIOLA, S., V. RAPPAPORT, Y. ARIELI, G. AMIDAN et S. MOKADI, 1981 - The effects of oil-coated pellets on carp (Cyprinus carpio) in intensive culture. Aquaculture, 26 : 49-65.
- VIOLA, S. et Y. ARIELI, 1983 - Nutrition studies with tilapias hybrids. 2. Effects of oil supplement to practical diets for intensive aquaculture. Bamidgeh, 35, 44-52.
- VOSS, J., 1969 - Contribution à l'éthologie des Poissons Cichlides, Tilapia zillii (Gervais 1948). Rev. Zool. Bot. Afr., 79 : 99-109.
- VOSS, J., 1972 a - Contribution à l'éthologie des Poissons Cichlides Tilapia sparrmanii Smith 1840. Rev. Zool. Bot. Afr., 85 : 369-388
- VOSS, J., 1972 b - Caractères éthologiques et statuts systématiques de Tilapia sparrmanii Smith 1840. Rev. Zool. Bot. Afr., 86 : 31-49.
- VOSS, J., 1976 - Contribution à l'éthologie comparée des poissons. Cichlides africains. Tome I et II. Université de Liège, Fac. des Sciences, Lab. de l' Aquarium. (Dissertation présentée pour l'obtention du grade de Docteur en Sc. Zool., année académique 1975-1976).
- VOSS, J., 1980 - The color pattern of African Cichlids fishes. T.F.H., New Jersey U.S.A.

- VOSS, J. et J.C. RUWET, 1966 - Inventaire des mouvements d'expression chez Tilapia guineensis (Blgr 1883) et T. macrochir (Blgr 1912) (Poissons Cichlides). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 96 : 146-187.
- WARNER, M.C. et R.W. WILLIAMS, 1977 - Comparaison between serum values of pond and intensive raceway cultured channel catfish, Ictalurus punctatus (Rafinesque). J. Fish Biol., 11 : 385-391.
- WARREN, E.W., 1973 - The effects of relative density upon some aspects of the behaviour of the guppy Poecilia reticulata (Peters). J. Fish. Biol., 5 : 753-765.
- WARREN, C.E. et G.E. DAVIS, 1967 - Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fishes, p. 175-214. In S.D. Gerking (ed.). The biological basis of freshwater fish production. Oxford : Blackwell.
- WATANABE, T., T. TAKEUCHI et Ch. OGINO, 1979 - Studies on the sparing effect of lipids on dietary protein in rainbow trout (Salmo gairdneri), p. 113-125. In J.E. Halver et K. Trews (eds). Finfish nutrition and fishfeed technology. EIFAC, ICES et IUNS Proceedings, Vol. I, 593 p. Heenemann, Berlin.
- WEBB, W., 1978 - Partitioning of energy into metabolism and growth, p. 184-214. In S.D. Gerking (ed.). Ecology of freshwater fish production. 520 p. Blackwell Scientific Publication, Londres.
- WEDEMEYER, G.A., 1969 - Physiological response of juvenile coho salmon (Oncorhynchus kisuschi) and rainbow trout (Salmo gairdneri) to handling stress in intensive fish culture. J. Fish. Res. Bd. Can., 33 : 2699-2702.
- WEDEMEYER, G.A., 1980 - The physiological response of fishes to the stress of intensive aquaculture in recirculation systems. EIFAC Symposium on New Developments in Utilization of treated Effluents and Recirculation Systems for Intensive Aquaculture. Stavanger, Norway. Doc R9.
- WELCOMME, R.L., 1964 - The habitats and habitat preferences of the young of the Lake Victoria Tilapia (Pisces, Cichlidae). Rev. Zool. Bot. Afr., 70 : 1-28.
- WELCOMME, R.L., 1967 - The relationship between fecundity and fertility in the mouthbrooding cichlid fish Tilapia leucosticta. J. Zool., 151 : 453-468.
- WINBERG, G.G., 1956 - Rate of metabolism and food requirements of fishes. Belorussian State Univ. Minsk. Fish. Res. Bd. Can. Trans. Ser. N° 194, 1960.
- WINDELL, J.T., 1978 - Digestion and the daily ration of fishes, p. 159-183. In S.D. Gerking (ed), Ecology of freshwater fish production. Oxford : Blackwell publication.

- WINFREE, R.A. et R.R. STICKNEY, 1981 - Effects of dietary protein and energy on growth, feed-conversion, efficiency and body-composition of Tilapia aurea. J. Nutr., 111 : 1001-1012.
- WITHWORTH, W.R., 1968 - Effects of diurnal fluctuations of dissolved oxygen on the growth of brook trout. J. Fish. Res. Bd. Can., 25 : 579-584.
- WOOTTON, R.J., 1979 - Energy-costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. N° 44 : 133-159.
- WOOTTON, R.J., 1982 - Environmental factors in fish reproduction, p. 210-219. In Reproductive Physiology of Fish, C.J.J. Richter et H.J. Th. Goos (eds). Pudoc, Wageningen (1982).
- WURTSBAUGH, W.A. et G.E. DAVIS, 1977 a - Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of Salmo gairdneri, Richardson. J. Fish. Biol., 11 : 87-98.
- WURTSBAUGH, W.A. et G.C. DAVIS, 1977 b - Effects of fish size and ration level on the growth and food conversion efficiency of rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson. J. Fish. Biol., 11 : 99-104.
- YU, M. et A. PERLMUTTER, 1970 - Growth inhibiting factors in the zebrafish, Brachydanio rerio and the blue gourami Trichogaster trichopterus. Growth, 34 : 153-175.

