

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES**

**PAR
MALADO BARRO
Licence en Biologie**

**ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE ET DE L'EFFICIENCE D'UN SYSTEME
D'ÉLEVAGE MIXTE DE LARVES D'*Heterobranchus longifilis* ET DE
PROIES DOMINÉES PAR LES ROTIFERES (Station d'aquaculture d'Anna,
Côte d'Ivoire, Afrique)**

Juin 1995



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

À toi, ma mère, qui m'a donné la vie avec ses joies et ses peines, puisse ton âme reposer en paix et le Seigneur t'accueillir dans sa Miséricorde! Amen!

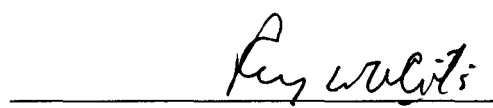
RÉSUMÉ

L'aquaculture en milieu rural africain représente certes une source d'aliment, mais aussi un moyen de diversifier les activités des populations rurales par la pratique de la pisciculture. Dans le présent travail, nous avons testé avec des proies naturelles localement disponibles, l'élevage des larves de Silure africain *Heterobranchus longifilis*. Ce poisson-chat, bien que frappé localement d'interdits alimentaires, présente une chair assez tendre et est recherché par beaucoup de consommateurs ouest-africains. L'expérience a consisté à la culture en masse d'organismes planctoniques dans des milieux vierges. Quoiqu'ayant plusieurs groupes de zooplancton dans nos cultures, le choix de notre étude a été axé sur les Rotifères dans le but de reproduire, à des fins d'analyse critique, une technique d'élevage déjà pratiquée dans la Station d'aquaculture d'Anna, où s'est déroulée l'expérience. Ces organismes de taille microscopique sont ingérés par les larves de poissons dès l'âge de 2 jours, (alors que les réserves vitellines ne sont pas encore entièrement résorbées) et jusqu'à l'âge de 15-20 jours. Au départ, nous avons doncensemencé 4 bassins (A, B, C, D) initialement fertilisés avec du phosphate d'ammonium et du matériel biologique localement disponible. Ces milieux ont ensuite évolué naturellement et ont été soumis à une fertilisation organique périodique avec aliment pour poissons préalablement pilé. Une semaine plus tard, nous avons introduit dans trois de ces bassins, des larves de Silure âgées de 2 jours. À Chaque jour, des prélèvements de poissons et de planctons sont effectués afin de suivre l'évolution des milieux, ainsi que leur processus de recolonisation après la mise en eau; nous avons également suivi les processus ascendants et descendants qui s'opèrent entre les différents maillons de la chaîne trophique. L'objectif principal de ce travail de recherche est de vérifier si les Rotifères constituent un aliment convenable pour les larves, et ce, par le suivi de leur croissance en poids et de leur survie.

L'étude a démontré que les Rotifères étaient ingérés par les larves de façon importante. Cependant, ces larves ingéraient tout aussi massivement des algues coloniales de taille voisine de celle des Rotifères, qui proliféraient dans les bassins et servaient en quelque sorte de leurre. Ces algues n'étant pas digérées, il en est résulté des faibles taux de croissance en poids et des faibles survies larvaires. Par ailleurs, l'étude a mis en évidence l'existence de certains processus de régulation ascendants ou descendants entre les particules en suspension, les Rotifères et les larves. Par cette étude, nous avons ainsi pu contribuer à l'amélioration de l'aquaculture en milieu tropical en démontrant l'importance de l'utilisation des proies naturelles locales. Espérant que d'autres études ouvriront la voie sur de nouveaux systèmes et de nouvelles techniques, les résultats et les informations de la présente étude pourront aider les populations rurales africaines à lutter contre la famine et la pauvreté par l'utilisation des ressources naturelles locales en harmonie avec l'environnement.



Malado BARRO



Dr Raynald COTÉ

REMERCIEMENTS

Il me fait plaisir d'adresser mes vifs remerciements à tous ceux qui ont contribué à ma formation depuis l'École de la Mission Catholique de Sikasso en passant par le Lycée Régional de Sikasso et l'École Normale Supérieure de Bamako. Merci à tous ceux et celles qui, de près ou de loin, m'ont accordé leur soutien et leur encouragement.

Je témoigne également toute ma gratitude aux autorités de la Francophonie qui, par leur aide financière, m'ont permis de poursuivre mes études graduées. Merci également au Dr Raynald Coté, Professeur à l'Université du Québec à Chicoutimi pour avoir bien voulu superviser le présent travail de recherche avec sagesse, savoir et sérénité. Merci aux chercheurs Lucien Saint-Jean, Marc Pagano, Marc Bouvy et Robert Arfi du Centre de Recherches Océanologiques (C R O) d'Abidjan qui m'ont encadrée avec sagesse et dévouement pendant mon stage pratique et tout au long de la rédaction de ce mémoire de maîtrise.

Mes remerciements vont également à mon oncle Dassé Togola pour son soutien moral et ses précieux conseils, à M. Moussa Dème pour son amitié qui ne m'a jamais fait défaut. Je remercie également Monsieur et Madame Réjean Gilbert qui m'ont donné une chaleur familiale pendant tout le long de mon séjour québécois. À mes très chères amies Miriam Alonso et Heliene Ferreira, merci pour les moments agréables passés ensemble, pour leur sincérité et leur disponibilité.

Je remercie également ma très chère sœur et amie Zéinabou Maïga pour son soutien indéfectible. Merci à tous mes frères et sœurs Barro pour leur amour fraternel. Merci à M. Bakary Kéita et à sa famille pour leur chaleur humaine et leur soutien indéfectible, merci pour leur disponibilité et leur ouverture d'esprit.

Merci à tout le personnel enseignant et aux étudiants du Programme de maîtrise en Ressources Renouvelables de l'Université du Québec à Chicoutimi avec lesquels il a été agréable d'étudier jusqu'à ce jour. Merci pour l'accueil chaleureux que vous avez toujours démontré à mon égard.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Remerciements.....	v
Tables des matières.....	vi
Liste des figures.....	viii
Liste des tableaux.....	x
 <u>CHAPITRE 1: INTRODUCTION</u>	 1
 <u>CHAPITRE 2: MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODES</u>	 7
1) Milieu d'étude.....	8
2) Aspects écologiques de <i>H. longifilis</i>	8
3) Protocole expérimental et données récoltées.....	15
4) Méthodes.....	19
a) Paramètres physico-chimiques.....	19
b) Chlorophylle <i>a</i> et sels nutritifs.....	19
c) Volume et structure dimensionnelle des particules.....	21
d) Zooplancton.....	21
e) Fluorescence intestinale.....	22
f) Sélection des particules	24
g) Larves.....	25
 <u>CHAPITRE 3: RÉSULTATS</u>	 27
1) Caractéristiques physico-chimiques.....	28
2) Phytoplancton.....	33
a) Teneurs en chlorophylle <i>a</i>	33
-Fraction < 3 µm.....	33
-Fraction > 3 µm.....	35
b) Volume et stucture dimensionnelle des particules.....	35
3) Successions et variations d'abondance au sein de la communauté de Rotifères.....	39
4) Sélection des particules.....	44
5) Broutage par la population de Rotifères.....	46
6) Régime alimentaire, croissance en poids et survie des larves.....	48
a) Contenus stomacaux	48
b) Croissance.....	51
c) Survie.....	55
 <u>CHAPITRE 4: DISCUSSION</u>	 59
1) Évolution des facteurs physico-chimiques.....	60
2) Modalités de colonisation des bassins.....	61
3) Processus de régulation.....	65
a) Phytoplancton.....	65
b) Rotifères.....	66
c) Larves.....	67
4) Alimentation des larves.....	67
5) Taux de croissance et de survie des larves.....	68

<u>CHAPITRE 5:</u> CONCLUSION.....	70
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	73

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Structures d'élevage de la Station d'aquaculture expérimentale d'Anna (Abidjan, Côte d'Ivoire).....	9
Figure 2: Répartition d' <i>H. longifilis</i> sur le Continent africain.....	10
Figure 3: <i>Heterobranchus longifilis</i> à l'état adulte.....	12
Figure 4: Larves âgées de 2 jours avec réserves vitellines.....	14
Figure 5: Vue d'un bassin recouvert de filet avec les 3 fenêtres d'ouverture pour l'échantillonnage.....	17
Figure 6: Prélèvement d'eau à l'aide du tube en P V C.....	20
Figure 7: Variations des moyennes journalières de la température et de l'oxygène dissous des eaux de surface (bassin A).....	29
Figure 8: Variations du pH dans les eaux de surface du bassin A.....	31
Figure 9: Variations des concentrations moyennes de l'ammonium, des nitrates et des phosphates ($\mu\text{M.L}^{-1}$).....	32
Figure 10: Variations de la concentration en chlorophylle <i>a</i> ($\mu\text{g.L}^{-1}$) des fractions inférieure et supérieure à 3 μm dans les quatre bassins et moyennes correspondantes (= Chlorophylle moyenne).....	34
Figure 11: Variations du volume particulaire (ppm) dans les quatre bassins: (A) particules < 6 μm ; (B) particules de 6-12 μm ; (C) particules de 12-30 μm ; (D) particules > 30 μm	38
Figure 12: Variations de la densité totale (A) et de la biomasse totale (B) des Rotifères ($10^3 \text{ ind.}\cdot\text{L}^{-1}$) dans les bassins.....	40
Figure 13: Variations des biomasses des principales espèces de Rotifères dans les bassins.....	42
Figure 14: Variations en fonction de la taille (Diamètre d'équivalent sphérique, E S D) de l'indice de sélectivité estimé au cours de 5 expériences réalisées aux J_5 , J_7 , J_9 , J_{11} , J_{14} sur des assemblages mixtes de Rotifères dans les bassins	45
Figure 15: Variations comparées du taux de broutage journalier de la population de Rotifères ($\mu\text{g Chl. } a\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) et de la chlorophylle totale dans les bassins.....	47
Figure 16: Relation longueur-poids (L-P) pour des larves d' <i>H. longifilis</i> issues des bassins B, C et D.....	53

- Figure 17: Variations du poids humide (mg) avec l'âge (jour) des larves d'*H. longifilis* dans les bassins B, C et D. r = coefficient de corrélation entre le logarithme népérien du poids et l'âge.....54
- Figure 18: Variations de l'effectif des larves d'*H. longifilis* (nbre·m⁻²) au cours du cycle d'étude à chacun des trois sites d'échantillonnage (P₁; P₂; P₃) dans les bassins B, C et D.....57
- Figure 19: Courbes de survie (en %) des larves d'*H. longifilis* en fonction de leur âge dans les bassins B, C et D.....58
- Figure 20: Variations des biomasses (µgC·L⁻¹) des différentes communautés planctoniques dans les bassins.....63

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Principales données collectées dans les bassins (sauf T°C, O ₂ et pH) du 11 janvier au 02 février 1994.....	16
Tableau 2: Coefficient de corrélation entre la chlorophylle <i>a</i> totale et les éléments nutritifs dans les bassins (A, B, C, D)	37
Tableau 3: Analyse du contenu stomacal des différentes larves d' <i>Heterobranchus longifilis</i> dans les bassins (B, C et D) (N=nombre de larves qui contenaient la proie ou l'aliment).....	49
Tableau 4: Analyse du contenu stomacal des différentes larves d' <i>Heterobranchus longifilis</i> selon leur taille (N=nombre de larves qui contenaient la proie ou l'aliment).....	50

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

La disponibilité de la nourriture est un élément essentiel pour tout être vivant. L'un des principaux objectifs de recherche, autant dans le domaine de la production animale que dans celui de la production végétale, est donc l'approvisionnement alimentaire des populations humaines. Ce besoin a d'autant plus de résonance qu'il s'adresse aux populations africaines, continent qui englobe la majorité des pays les plus pauvres de la planète et qui est considéré comme celui où le manque de protéines alimentaires est le plus élevé. Cette rareté de nourriture est particulièrement accentuée dans certaines régions semi-désertiques, et il se traduit même par un retard dans la croissance chez la population juvénile. Si la pêche est avant tout un sport de plein air pour la majorité des nord-américains, il en est tout autre pour les millions de pêcheurs des pays en développement, où leurs prises sont surtout destinées à assurer leur propre survie ainsi que celle de leur famille. Dans ces pays, la pêche artisanale constitue donc, à la fois, une importante source d'emploi et d'aliments.

Depuis une quarantaine d'années, le développement de l'aquaculture a connu un essor considérable. Dans un pays comme la Côte d'Ivoire (Afrique), où les lagunes couvrent une superficie de plus de 1200 km² (Hardy, 1988), le développement de l'aquaculture revêt un intérêt tout particulier. L'apport des connaissances scientifiques et techniques dans les systèmes d'élevage et dans les méthodes de gestion aquacole s'avère donc d'une importance primordiale pour améliorer les conditions alimentaires des populations de ces pays en développement.

Aujourd'hui, nous vivons dans un contexte d'internationalisation et d'interdépendance croissante. Pour répondre à sa mission fondamentale de formation, de recherche et de service à la collectivité, l'Université du Québec s'est donnée une politique générale d'internationalisation afin que ses activités correspondent avec les impératifs de la solidarité internationale (U.Q, 1992). C'est dans cette perspective que nous avons élaboré un projet

conjoint avec les chercheurs du Département de l'Environnement du Centre de Recherches Océanologiques (C R O) d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Ces chercheurs étudient notamment la structure et le fonctionnement des écosystèmes à vocation aquacole. L'un de leurs objectifs est d'améliorer de diverses façons, les filières de production de certaines espèces. En particulier, ils étudient la dynamique de la production de proies planctoniques, et les systèmes d'élevage larvaire de type extensif (notamment pour le Silure africain *Heterobranchus longifilis*), en vue de trouver la meilleure gestion des systèmes d'élevage.

Le Silure africain offre un grand intérêt aquacole. Son potentiel de croissance est particulièrement élevé car il peut atteindre un poids marchand de 400 g après 4 mois de croissance. Chez les individus plus âgés (poids sensiblement égal à 3000 g), le taux de croissance se traduit par une augmentation de 10% du poids du corps (Kerdchuen, 1992), mais quand ces individus sont élevés en enclos à faible densité et en association avec les tilapias, l'accroissement de poids peut atteindre 10 g.d⁻¹ (Legendre, 1983). De plus, ce poisson-chat d'eau douce est bien adapté à un élevage en eaux de salinité inférieure à 10 g.L⁻¹, type d'eaux retrouvées dans plus de la moitié de la superficie des lagunes ivoiriennes (Legendre, 1983). Le régime alimentaire de ce poisson adulte étant naturellement omnivore, il est donc plus facile de le maintenir en étang d'élevage. Sa robustesse, de même que sa bonne utilisation métabolique des aliments ainsi que sa fécondité élevée font de lui une espèce très intéressante au plan aquacole. Les qualités gustatives de sa chair lui permettent d'être très apprécié par beaucoup de consommateurs africains.

L'élevage larvaire reste la phase la plus contraignante de la filière de production. Des solutions autonomes doivent être envisagées pour répondre aux besoins dictés par le contexte économique de nombreux pays africains où les proies planctoniques doivent être importées. Les recherches actuelles doivent rendre la filière d'élevage plus efficiente et transférable à des

éleveurs paysans. Ainsi, diverses options ont déjà fait l'objet d'études antérieures à la Station d'Anna: un élevage intensif de larves à partir de nauplii d'*Artemia* et d'aliments artificiels développé dans les installation du C. R. O; des élevages de type extensif en utilisant la productivité des communautés d'organismes provenant de milieux naturels (au moyen de la technique des cages-enclos implantées en étang), ou de milieux semi-naturels (au moyen de communautés mixtes proies-larves maintenues dans des structures de taille et de type divers), développés dans d'autres installations (stations de Layo et d'Anna).

À partir des travaux de Legendre *et al.* (1991), il est apparu que les taux de survie des larves sont très faibles lorsqu'elles sont transférées en étang en fin de résorption vitelline. Cependant, ces taux sont beaucoup plus satisfaisants (de l'ordre de 60% après 2 mois) lorsque le transfert en étang est réalisé avec des alevins plus âgés (15 jours) et à une densité de 10 larves m⁻². Ces auteurs ont également démontré que les alevins doivent avoir un poids suffisamment élevé (au moins 70-100 mg) pour échapper à la majorité de leurs prédateurs et une taille bien calibrée pour limiter le cannibalisme. Afin de valoriser les potentialités locales en proies planctoniques et de maintenir les alevins à l'abri de leurs prédateurs, ces chercheurs ont placé des larves (en fin de résorption vitelline) dans des cages de petit maillage implantées directement dans les étangs. Un pompage de l'eau de l'étang vers les cages a été réalisé en continu afin de favoriser le renouvellement d'eau et l'approvisionnement en proies planctoniques. Ils en sont arrivés à la conclusion que la période la plus favorable au transfert des larves, vers les cages, se situe deux jours après l'éclosion, c'est-à-dire au moment de leur entrée en phase trophique.

D'autre part, l'étude de Kerdchuen et Legendre (1991) a mis en évidence que la période de nourrissage (jour-nuit) de même que la fréquence des repas (alimentation continu ou par fractionnement) avaient une influence marquée sur la croissance et l'efficacité alimentaire de

H. longifilis. En effet, les poissons nourris la nuit ont une croissance significativement plus élevée que ceux nourris le jour et leur rapport hépato-somatique est également plus élevé. Ces chercheurs expliquent ce phénomène par le comportement général des individus qui sont plus actifs la nuit. Dans les étangs ou les enclos d'élevage, les poissons se déplacent plus souvent en surface et montrent un comportement de chasse plus active. Aussi, leur étude a permis de démontrer que chez *H. longifilis*, les performances de croissance augmentent avec l'accroissement de la fréquence d'alimentation; une alimentation en continu est préférable à une alimentation par fractionnement. Ainsi, un élevage mixte larves-proies naturelles semble être une option favorable puisque les larves peuvent ainsi se nourrir en continu. À partir de ces données, d'autres travaux (Legendre, 1988, 1991) ont permis d'identifier les besoins nutritionnels et les modalités d'alimentation optimales de *H. longifilis* durant la phase de grossissement.

Une des principales difficultés techniques qui est commune à toutes ces options, est d'offrir le type et la quantité de proies nécessaires au fur et à mesure que la larve se développe et ce, afin d'empêcher, ou du moins limiter, l'apparition du cannibalisme.

Dans la présente étude, la solution qui a été priorisée est une technique d'élevage extensif utilisant des proies planctoniques naturelles qui sont produites dans des structures d'élevage en milieu ouvert. Le principe de cette technique comprend trois phases: 1) favoriser la colonisation d'un milieu vierge par une ou des catégories de proies données; 2) introduire les larves au moment opportun, c'est-à-dire lorsque les proies ont atteint un développement convenable; 3) maintenir les larves jusqu'à leur sevrage, c'est-à-dire jusqu'à leur passage à une alimentation artificielle.

Les proies planctoniques retenues ici sont les Rotifères parce qu'ils sont souvent utilisés dans la technique déjà en application à la Station d'Anna. De plus, ils constituent un

aliment de base pour les larves de Silure et sont aussi couramment utilisés dans l'alimentation de plusieurs espèces de poissons (Lubzens *et al.*, 1989).

Nous nous proposons donc d'analyser l'efficacité de cette technique d'élevage extensif sur la base d'un suivi de la dynamique de systèmes ensemencés avec du matériel biologique incluant des Rotifères, et dans lesquels nous introduisons des larves de Silure. À partir de quatre bassins ensemencés, l'un sans larves (témoin) et les trois autres, avec des densités différentes de larves, nous poursuivons les objectifs suivants:

- 1) décrire et analyser les modalités de colonisation et la dynamique du système d'élevage;
- 2) étudier la dynamique et les processus de régulation de la communauté de Rotifères, et plus particulièrement les processus trophiques (interrelations rotifères-particules, et larves-rotifères);
- 3) évaluer les performances du système en termes de survie et de croissance des larves et déterminer le moment où se situent les mortalités et quelles en sont les principales causes;
- 4) préciser le moment d'empoissonnement le plus propice, de même que la charge optimale en larves.

CHAPITRE 2

MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) Milieu d'étude.

La présente étude a été réalisée à la Station d'aquaculture expérimentale d'Anna, (5° latitude Nord) située à quelque 30 km de la ville d'Abidjan (Côte d'Ivoire). La Station est dotée de bassins de forme et de volume variables, bassins rectangulaires en béton de grand volume, raceway et bassins circulaires (figure 1). Ces bassins sont alimentés en eau douce à partir d'un forage (18 m de profondeur) ou en eau saumâtre par pompage dans la lagune. L'eau de forage à pH acide passe sur un lit de chaux et est stockée dans un château d'eau avant d'être déversée dans les bassins. Les bassins sont remplis par gravité et vidés grâce à une bonde. L'expérience s'est déroulée dans quatre bassins rectangulaires en béton ayant une superficie de 68 m² (17 x 4m) et une profondeur de 1,1m, soit un volume approximatif de 75 m³. Au cours de l'étude, le niveau d'eau moyen était de 55 cm, ce qui correspond à un volume d'environ 37,4 m³ par bassin. Ces bassins sont semi-enterrés et situés à proximité de la lagune Ébrié.

2) Aspects écologiques de *H. longifilis*

L'aire de répartition de *H. longifilis* (Ordre des Siluriformes, Famille des Clariidae) est très vaste en Afrique (figure 2). Selon Teugels *et al.* (1990), cette espèce est rencontrée dans la plupart des fleuves et bassins fluviaux de l'Afrique inter-tropicale comme le Nil, le Logone, le Chari, le Niger, la Volta, la Gambie et dans plusieurs petits bassins côtiers de l'Afrique de l'Ouest. En Côte d'Ivoire, le Silure africain a été signalé dans la plupart des bassins, ainsi que dans la lagune Ébrié où sa capture reste cependant rare. *H. longifilis* est considéré comme une espèce continentale qui ne colonise que les eaux mixohalines et de façon occasionnelle (Daget et Iltis, 1965; Legendre, 1983).

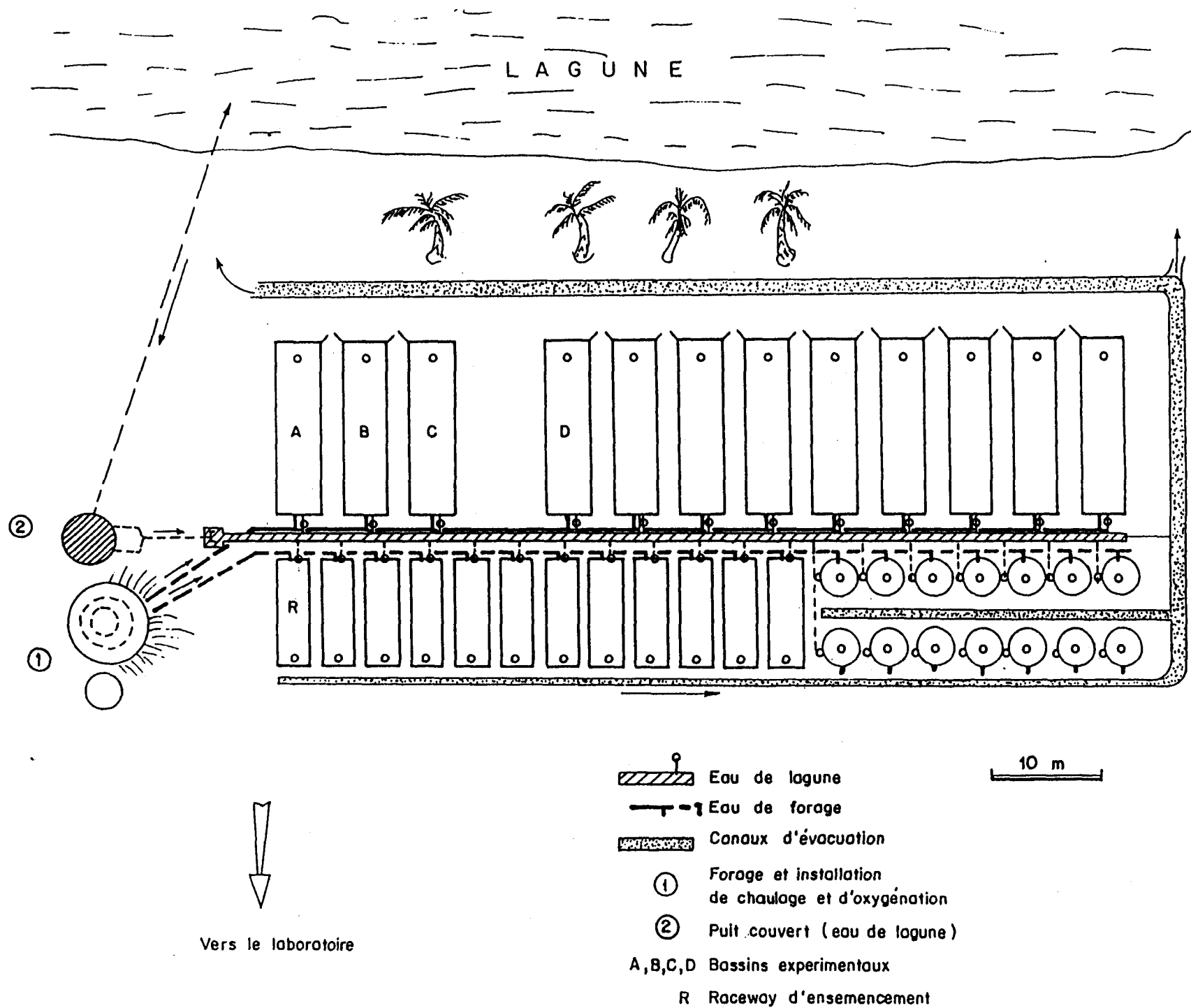


Figure 1: Structures d'élevage de la Station d'Aquaculture expérimentale d'Anna (Abidjan Côte d'Ivoire).

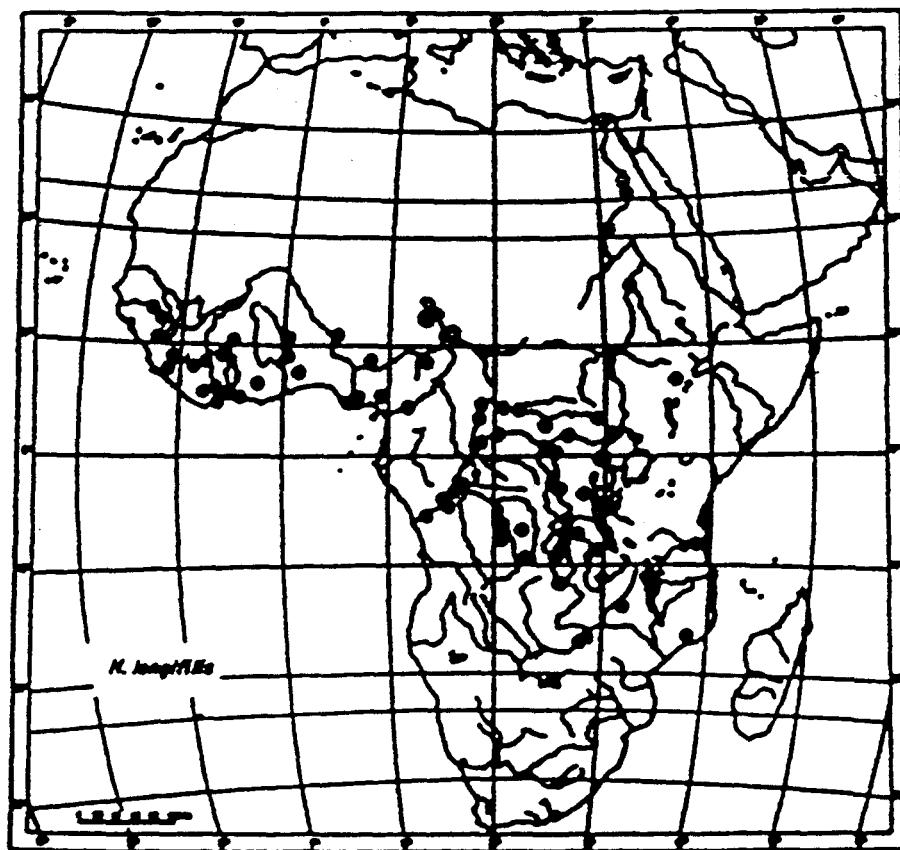


Figure 2: Répartition d'*Heterobranchius longifilis* sur le Continent africain.

Sur le plan morphologique, le Silure adulte (figure 3) est un poisson allongé, dépourvu d'écailles et pouvant atteindre 1,5 m de long et un poids de 30 kg. Il se caractérise par une nageoire dorsale (26 à 35 rayons), suivie d'une nageoire adipeuse bien développée et d'une nageoire anale de 42 à 52 rayons. Sa tête, large, est munie de quatre paires de barbillons allongés et d'organes suprabranchiaux arborescents et volumineux. Ces organes lui permettent de respirer l'air atmosphérique lorsqu'il se trouve en milieu désoxygéné ou durant une période d'assèchement. De plus, il tolère les eaux chaudes, peu oxygénées ($0,7 \text{ mg.L}^{-1}$) et riches en ammoniacque (Saurin Hem, comm. pers). En milieu d'élevage, la première maturation sexuelle de *H. longifilis* intervient vers l'âge de 12-14 mois (Legendre 1991).

À l'état adulte, le Silure africain a un régime omnivore. Il se nourrit essentiellement de vers, d'insectes aquatiques (larves de chironomidés et d'éphémères) et terrestres, de Vertébrés (constitués essentiellement de poissons et parfois de batraciens), de graines, de fruits et de végétaux supérieurs. D'après Micha (1973), sa préférence est toutefois pour les insectes aquatiques et terrestres et pour les Vertébrés. La présence de Vertébrés dans son régime alimentaire démontre qu'il a une nette tendance carnassière. Micha (1973) a également montré que *H. longifilis* peut se nourrir aussi bien dans les eaux de surface qu'au niveau des sédiments.



Figure 3: *Heterobranchus longifilis* à l'état adulte.

La première prise de nourriture par les larves s'effectue à l'âge de deux jours (figure 4) alors que les réserves vitellines ne sont pas encore totalement résorbées. La détection des proies par les larves se fait par leurs barbillons, lesquels sont pourvus de puissants récepteurs sensoriels (Lazzaro, 1987). La capture se fait par succion, phénomène réflexe que les larves développent lors de la détection des proies. Contrairement à ce qu'on observe chez les larves de poissons où la taille des proies capturées est fonction de la taille de la bouche, chez *H. longifilis*, les larves sélectionnent en premier les grosses proies qui sont facilement détectables par leurs barbillons. La larve de *H. longifilis* passe transitoirement par un régime à dominance planctonophage (jusqu'à un âge d'environ 11 jours) puis diversifie progressivement son régime et son comportement alimentaire car elle ingère des proies de plus en plus grosses et elle se cantonne de plus en plus près du fond des bassins. L'état larvaire sera défini comme étant la période des 20 premiers jours après l'éclosion, moment à partir duquel l'aspect et les caractéristiques biologiques et morphologiques de l'adulte sont presque complètement acquises et où la formation des nageoires est achevée (Legendre et Teugels, 1991).

Les travaux de Legendre et Teugels (1991) ont permis également de mieux connaître la bio-écologie de ce poisson. Ils ont étudié l'effet de la température sur le développement embryonnaire et larvaire de *H. longifilis* jusqu'au 17^{ème} jour, âge où les individus acquièrent les caractéristiques biologiques et morphologiques de l'adulte. Ces chercheurs ont montré que les limites inférieure et supérieure de tolérance thermique des œufs se situent respectivement entre 22-24°C et 34-35°C; la température optimale où les pourcentages d'éclosion étaient les plus élevés variait entre 25 et 29°C. Ils ont également démontré que la période de l'éclosion des œufs était fonction de la température de l'eau; l'éclosion a lieu entre 26-33 heures et entre 14-18 heures après la fécondation si les températures d'incubation sont respectivement de 25 et de 33°C.

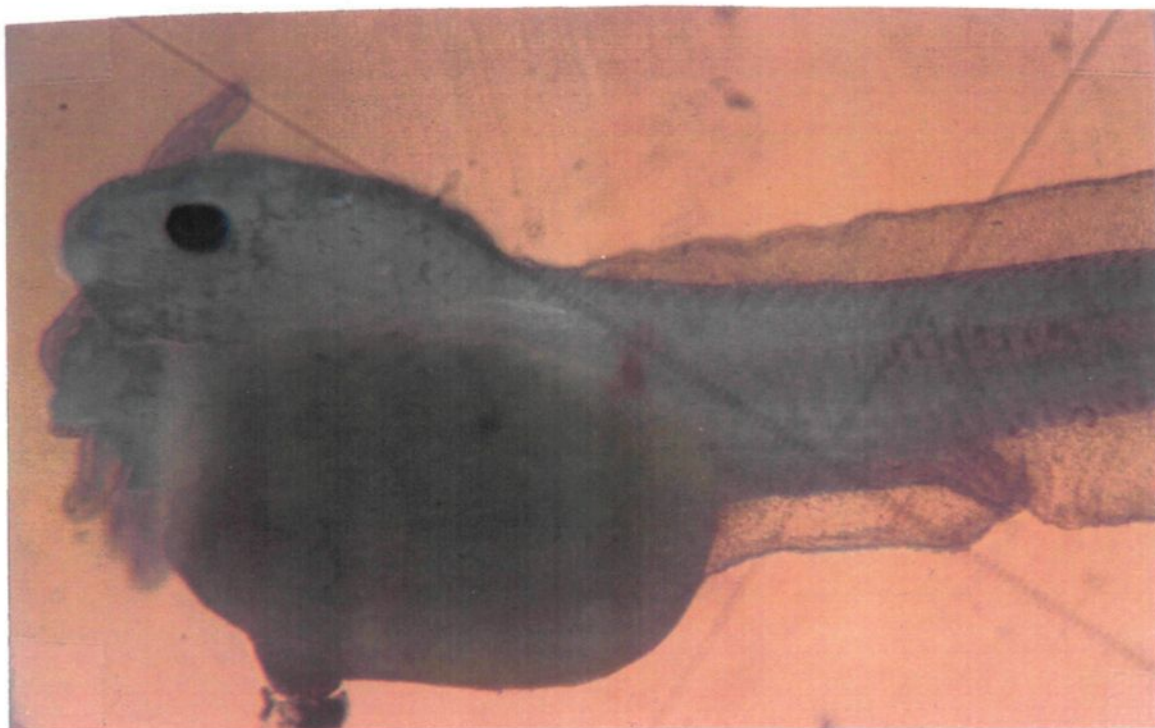


Figure 4: Larve âgée de 2 jours avec réserves vitellines.

3) Protocole expérimental et données récoltées

L'étude proprement dite s'est étendue sur 23 jours, soit du 10 janvier (date de l'ensemencement notée J_0) au 2 février 1994 (date du dernier échantillonnage noté J_{23}) (tableau 1). La pêche finale des larves s'est effectuée 6 jours après, soit le 8 février. Deux jours avant le début de l'étude, les bassins ont été soigneusement lavés, chaulés et rincés pour les débarrasser des formes de résistance de Rotifères (œufs de durée) qui auraient pu être présentes ou s'être déposées lors de la phase en eau précédente ou de toute autre matière organique. Ils ont ensuite été laissés à sécher jusqu'à la mise en eau. Après leur nettoyage, les bassins ont été aussitôt recouverts d'une nappe de filet de 8 mm de vide de maille. La pose du filet permettait d'éviter que les grenouilles adultes et les libellules viennent y pondre puisqu'il est bien connu que les têtards et les larves d'odonates exercent une forte prédation chez les larves de Silure. Trois fenêtres y ont été aménagées afin d'effectuer les prélèvements (figure 5). Ces bassins étaient remplis par pompage à partir de l'eau de forage (provenant d'une profondeur de 18 m). Chaque jour, le niveau d'eau était mesuré au moyen d'une échelle graduée de 1 m située dans l'un des coins. Au besoin, de l'eau était rajoutée afin de maintenir le niveau à 55 cm.

Une fois remplis, les bassins ont étéensemencés avec du matériel biologique prélevé dans le raceway n°1 (figure 1) sélectionné en raison de sa relative abondance en Rotifères. Ce matériel biologique a été préalablement filtré sur une soie de 200 μm , afin d'éviter l'introduction de larves d'insectes et homogénéisé, afin de le répartir uniformément dans les divers bassins. Chaque bassin a étéensemencé avec 60 litres de ce matériel composé d'algues, de rotifères et d'autres organismes planctoniques. De plus, chacun des bassins a été fertilisé avec un apport de 200 g de phosphate d'ammonium afin d'obtenir le plus rapidement possible une poussée phytoplanktonique.

Tableau 1. Principales données collectées dans les bassins (A, B, C, D) (sauf T°C, O₂ et pH) du 11 janvier au 2 février 1994. (Les échantillons pris en compte sont marqués d'un astérisque (*) et ceux non pris en compte sont marqués de deux astérisques (**).

DONNÉES D'ÉCHANTILLONNAGE							DONNÉES BIOLOGIQUES				
Date	Jour	Évènement	Sel. nutr.	Chl. <i>a</i>	Comp. part	Zoo.	Lar.	Gut.	Brou.	Pds sec	Cont.stom.
	-1	Eau									
10 jan.	0	Ens. 14 h									
11,	9 h	1	*	*	*	*					
11,	19 h	1.5	*	*	*	*					
12,	9 h	2	*	*	*	*					
12,	19 h	2.5	*	*	*	*					
13	9 h	3	*	*	*	*					
13,	19 h	3.5	*	*	*	**					
14,	9 h	4	*	*	*	*					
14,	19 h	4.5	*	*	*	**					
15,	9 h	5	*	*	*	*		*	*		*
15,	19 h	5.5	*	*	*	**		*			*
16,	9 h	6	*	*	*	*		*			*
16,	19 h	6.5	*	*	*	**		*			*
17,	9 h	7	Emp. 14 h	*	*	*		*	*		*
17,	19 h	7.5		*	*	**		*			*
18,	9 h	8		*	*	*		*			*
19,	9 h	9		*	*	*	*	*	*		*
20,	9 h	10		*	*	*		*			*
21,	9 h	11		*	*	*	*	*	*		*
22,	9 h	12		*	*	*	*	*			*
24,	9 h	14		*	*	*	*	*	*		*
26,	9 h	16		*	*	*	*	*	*		*
28,	9 h	18		*	*	*	*	*	*		*
31,	9 h	21		*	*	*	*	*	*		*
1 fév.	22									*	
2 fév.	9 h	23		*	*	*	*	*	*	*	*
4 fév.	25										
7 fév.	28										
8 fév.		Pêche									

Eau = Mise en eau,
 Ens. = Ensemencement,
 Emp. = Empoisonnement,
 Sels nutr. = Sels nutritifs,
 Chl. *a* = Chlorophylle *a*,
 Comp. part. = Comptage des particules,

Zoo. = Prélèvement de zooplancton,
 Lar. = Prélèvement des larves,
 Gut. = Fluorescence intestinale,
 Brou. = Broutage,
 Pds sec = Détermination du poids sec,
 Cont. stom. = Analyse du contenu
 stomacal des larves.



Figure 5: Vue d'un bassin recouvert de filet avec les 3 fenêtres d'ouverture pour l'échantillonnage.

L'empoissonnement a eu lieu sept jours après l'ensemencement initial avec le matériel biologique. Nous avons introduit différents nombres de larves de Silure, (âgées de 2 jours), dans les bassins, soit 12 500 larves dans le bassin B, 25 000 larves dans le bassin C et 62 500 larves dans le bassin D; le bassin A servait de témoin. Ces nombres de larves correspondent respectivement à des densités de 0,3; 0,7 et 1,7 larve par litre d'eau. Un apport quotidien d'aliments pour poisson servait principalement de fertilisant organique et accessoirement de nourriture complémentaire pour les larves. Cet aliment était préalablement pilé et tamisé sur une toile métallique de 400 μm (jusqu'à J₂₀) ou de 800 μm (de J₂₁ à J₂₉) pour en faciliter la dégradation et l'ingestion éventuelle par les larves.

Deux types de mesures ont été recueillies, soit des données d'échantillonnage (température, oxygène dissous, pH, concentration en chlorophylle sur les particules inférieures et supérieures à 3 μm , volume et structure dimensionnelle du matériel particulaire, abondance des Rotifères et des larves) et des données biologiques: (poids individuel, sélectivité des particules, fluorescence intestinale des Rotifères, contenus stomacaux, croissance et survie des larves). Les données biologiques sont complémentaires des données d'échantillonnage et sont destinées à conforter leur interprétation. La périodicité de récolte de ces diverses données est précisée dans le tableau 1. Elle varie dans le temps et suivant leur nature: enregistrement continu de la température et de l'oxygène dissous, mesures et échantillonnages variables pour les autres paramètres.

4) Méthodes

a) Paramètres physico-chimiques

La température de l'eau et les teneurs en oxygène dissous étaient enregistrées en continu dans le bassin A et des mesures ponctuelles quotidiennes étaient réalisées dans les quatre bassins au moyen d'un oxymètre Y S I.

b) Chlorophylle *a* et sels nutritifs

Les échantillons d'eau étaient prélevés en chacun des 3 points d'échantillonnage (c'est-à-dire par les 3 fenêtres d'ouverture pratiquées sur les filets) au moyen d'un tube en P V C de 4 cm de diamètre plongé verticalement jusqu'au fond (figure 6). Les 3 prélèvements étaient mélangés dans un bidon de 4 litres (un bidon par bassin) et ramenés immédiatement au laboratoire pour les dosages de la chlorophylle *a* et des sels nutritifs. Deux mesures ont été effectuées pour la chlorophylle; la première, pour la détermination de la chlorophylle totale, a été réalisée en recueillant les particules de l'aliquote d'eau sur un filtre en fibres de verre Whatman GF/F (0,7 μm de porosité) et la deuxième, pour la fraction $< 3 \mu\text{m}$, en faisant passer une autre aliquote d'eau sur un filtre nuclepore de 3 μm , puis en recueillant les particules du filtrat sur un filtre Whatman GF/F. La fraction $> 3 \mu\text{m}$ est déduite par différence entre la chlorophylle totale et celle de la fraction inférieure à 3 μm . La chlorophylle *a* était dosée par la méthode classique avec extraction au méthanol selon les techniques décrites par Lorenzen (1967). Quant aux sels nutritifs (NO_3 , PO_4 , NH_4), les échantillons d'eau étaient dosés à l'autoanalyseur Technicon selon les procédés recommandés par Strickland et Parsons (1972).



Figure 6: Prélèvement d'eau à l'aide du tube en P V C.

c) Volume et structure dimensionnelle des particules

La densité et la taille des particules ont été déterminées à partir du Compteur de particules du type Coulter Multisizer II. Avec cet appareil, la structure des particules est présentée sous forme d'histogrammes ayant en abscisses, les classes de taille exprimées en μm d'équivalent sphérique (E S D) et en ordonnée, le volume particulaire. Nous avons utilisé deux sondes, dont les orifices étaient de 70 et de 280 μm de diamètre, ce qui nous a permis de compter des particules dans une gamme de taille variant entre 1,6 et 170 μm . Avec la sonde de 70 μm les dosages étaient effectués immédiatement après le prélèvement sur du matériel frais, tandis qu'avec la sonde de 280 μm , ils étaient effectués le lendemain, sur du matériel fixé au glutéraldéhyde.

d) Zooplancton

Le zooplancton était prélevé à l'aide d'une trappe de Schindler de 20 litres, munie d'un filet de 64 μm de vide de maille. Le contenu de trois trappes (une par fenêtre), soit 60 litres, était concentré, recueilli dans un pilulier, puis traité sur place au rouge neutre (1 min), au CO_2 , au formol (5%) et au typol (1 goutte). Les comptages étaient effectués au laboratoire à partir d'une aliquote de chaque échantillon de manière à compter au moins 50 individus pour les principales espèces. Les poids individuels des Rotifères ayant servi aux évaluations de la biomasse ont été exprimés en μg de carbone et déterminés à l'analyseur CHN sur un certain nombre d'échantillons (Marc Pagano et Lucien Saint-Jean, comm. pers).

e) Fluorescence intestinale

Nous avons évalué la biomasse des algues contenues dans le tube digestif des Rotifères par des mesures de fluorescence intestinale. La chlorophylle *a* non digérée constitue en effet un bon marqueur pour évaluer l'ingestion des algues. Les mesures étaient réalisées à partir d'échantillons d'eau prélevés dans chacun des quatre bassins. Aussitôt après le prélèvement, l'échantillon de Rotifères était nettoyé (débarrassé d'algues et de détritux) sous la loupe binoculaire en utilisant le phototactisme des individus. Ensuite, ils étaient narcotisés par l'ajout d'eau enrichie en CO₂ dans l'échantillon, lequel était transvasé dans un pilulier. Après homogénéisation, on prélevait dans ce pilulier, 2 aliquotes à l'aide d'une pipette Eppendorf; la première aliquote était recueillie sur un filtre en fibre de verre Whatman GF/C de 1,2 µm de porosité et servait au dosage de la chlorophylle tandis que la deuxième aliquote était formolée et servait au dénombrement des Rotifères. L'estimation de la fluorescence par individu est obtenue en divisant la quantité de chlorophylle *a* de la première aliquote par le nombre d'individus trouvés dans la deuxième aliquote. Le filtre GF/C de la première était ensuite broyé dans un volume de 6 à 7 ml d'acétone à 90%; cette solution a été maintenue à l'obscurité pendant 24 heures à une température de 4-5°C. Après centrifugation (15 min à 3500 tours·min⁻¹), nous avons déterminé les teneurs en chlorophylle *a* et en phaeopigments par la méthode fluorimétrique, selon les techniques décrites par Lorenzen (1967). La fluorescence intestinale est calculée par la formule suivante:

$$GUT = \frac{[Chl. a + (Phae. \times 1,26)] \times v}{n}$$

où

- GUT exprime l'indice de fluorescence intestinale en µg d'équivalent-chlorophylle par individu;
- v est le volume (mL) de l'acétone utilisé lors de l'extraction;
- n est le nombre de Rotifères;

1,26 est un coefficient de conversion des phaeopigments en chlorophylle *a*, rapport qui tient compte à la fois du rapport stoechiométrique et du degré d'assimilation au niveau du tube digestif;

Chl. *a* et Phae. sont les concentrations (en $\mu\text{g.mL}^{-1}$) en chlorophylle et phaeopigments dans l'extrait acétonique.

Les taux d'ingestion individuels (I N G en $\mu\text{g Chl.}a.\text{ind}^{-1}.\text{d}^{-1}$) sont estimés d'après les valeurs de fluorescence intestinale d'après la formule:

$$\text{ING} = \text{GUT} \times 24/t_e$$

où

t_e est le temps d'évacuation du tractus digestif (en heure).

La valeur de " t_e " est généralement estimé expérimentalement à partir de la décroissance de la fluorescence intestinale au cours du temps chez des animaux mis à jeûner. Dans le cas présent, faute d'estimation personnelle, nous avons utilisé la valeur de 0,63 h, valeur estimée sur des assemblages de Rotifères en 1990 à la station de Layo (Marc Pagano et Lucien Saint-Jean, comm. pers.).

Le taux de broutage par la population de Rotifères (BROU. en $\mu\text{g Chl. } a.L^{-1}.d^{-1}$) est ensuite obtenu d'après la relation:

$$\text{BROU} = \text{ING} \times N$$

où

BROU est le broutage en $\mu\text{g Chl. } a.L^{-1}.d^{-1}$;

ING est le taux d'ingestion individuel en $\mu\text{g Chl. } a.\text{ind}^{-1}.d^{-1}$;

N est le nombre de Rotifères par litre.

f) Sélection des particules

La nature des particules ingérées par les Rotifères (exprimée à travers leur taille en μm d'ESD) a été déterminée au moyen d'incubations. On prélève un échantillon d'eau que l'on filtre d'abord sur une soie en nylon de 40 μm de vide de maille. Le filtrat est ensuite distribué dans 4 bouteilles de 250 mL. Deux de ces bouteilles servaient de témoin tandis qu'on ajoutait des Rotifères dans les deux autres. Ces 4 bouteilles étaient ensuite fixées sur une roue tournante et placées à l'obscurité à une température ambiante de 26 à 28°C pendant 6 heures. Après cette période, nous avons mesuré, au Compteur de particules, la densité et la taille des particules dans chacune des quatre bouteilles. La différence entre les valeurs des bouteilles témoins et celles des bouteilles expérimentales nous a permis d'évaluer la biomasse de particules ingérées par les Rotifères. Le nombre de Rotifères dans les flacons est déterminé en fin d'expérience. Connaissant ce nombre, on évalue alors, dans chaque classe de taille, le nombre de particules ingérées par individu et par unité de temps. Ces données sont ici utilisées pour évaluer les particules les plus intensément ingérées (sélectionnées) par les Rotifères mis à incuber. Le degré de sélection est exprimé par un "indice de sélection normalisé" (IS) ou "Normalized foraging ratio" (*in* Lazzaro, 1987), calculé d'après la relation:

$$\text{IS (de la classe de taille } i) = \frac{(r_i/p_i)}{\sum(r_i/p_i)}$$

où

r_i et p_i représentent le pourcentage du volume particulaire total la classe i respectivement dans le matériel ingéré, et dans le matériel disponible.

g) Larves

Les larves introduites le 17 janvier, ont été échantillonnées à partir du 19 janvier au moyen de filets côniques de type chapeau chinois de 38 cm de diamètre d'ouverture et de 40 cm de hauteur, confectionnés avec de la toile moustiquaire ayant une maille de 1 mm. Ces filets sont montés sur un cercle en laiton muni d'une patte d'oie également réalisée en baguettes de laiton. La patte d'oie est terminée par un anneau de préhension. Sa hauteur (environ 60 cm) est telle que l'anneau émerge de la surface de l'eau. Trois filets sont ainsi descendus jusqu'au fond en chacun des trois points d'échantillonnage, immobilisés environ 10 minutes puis remontés brusquement. Les larves sont aussitôt comptées (sur le vivant) en chacun des trois points. Les trois prélèvements sont alors mélangés pour constituer un échantillon par bassin (et par jour d'échantillonnage), et l'échantillon est ensuite formolé (5%). C'est sur cet échantillon composite qu'ont été effectuées les mesures de longueur et les analyses des contenus intestinaux. Les mesures de la longueur des larves (de l'extrémité de la tête à l'extrémité de la nageoire caudale) ont été déterminées sous la loupe stéréoscopique. Les longueurs sont converties en poids d'après la relation longueur-poids qui est de la forme:

$$P = aL^b \text{ ou } \log P = b \log L + \log a$$

où

P	est le poids humide en mg;
a	est l'ordonnée à l'origine;
L	est la longueur en mm;
b	est la pente.

La relation longueur-poids a été établie pour un certain nombre d'individus formolés de taille inférieure à 22 mm. Les individus ont d'abord été mesurés séparément, puis lavés à l'eau du robinet et essuyés sur papier filtre avant d'être pesés.

Les poids obtenus servent à établir les courbes de croissance en poids et à évaluer la biomasse des larves présentes aux différents jours d'échantillonnage (nombre de larves x poids individuel).

Pour étudier les contenus intestinaux, les individus ont été disséqués sous la loupe stéréoscopique. Après avoir isolé et ouvert l'intestin, nous avons noté la présence des différentes catégories de proies dans l'estomac et dans l'intestin postérieur. Les résultats ont été analysés selon le pourcentage d'occurrence qui indique le nombre de fois où une proie donnée a été observée dans le tube digestif pour un nombre déterminé de larves n'ayant pas le tube digestif vide. Par exemple, sur 91 larves observées (taille comprise entre 6-10 mm), nous avons retrouvé des Rotifères à 52 reprises, des Insectes à 16 reprises tandis que les Algues ont été observées 86 fois. Les pourcentages respectifs d'occurrence de ces organismes sont donc de 57,1; de 17,6 et de 94,5%.

Le taux de survie des larves a été estimé à partir des pêches effectuées à trois niveaux différents, dans chaque bassin. Pour calculer le nombre de larves.m⁻², nous avons fait le rapport entre le nombre de larves/pêche et la superficie d'ouverture du filet de pêche, soit 0,113 m² (nbre.m⁻²=nombre compté/0,113). Ensuite, nous avons calculé la moyenne des trois pêches par unité de superficie.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

1) Caractéristiques physico-chimiques

Dans la figure 7, nous présentons les variations des moyennes journalières de la température et de l'oxygène dissous déterminés à mi-profondeur dans le bassin A. Nous remarquons deux phases dans l'augmentation de la température. Après une légère baisse durant les deux premiers jours de l'expérience, la température augmente de J_3 à J_8 , et atteint $28,5^{\circ}\text{C}$. Après une période de stagnation en relation avec une pluie abondante (J_{8-11}), la température augmente graduellement jusqu'à la fin de l'expérience pour atteindre une valeur moyenne de $30,5^{\circ}\text{C}$. Au cours d'une même journée, les écarts de température étaient généralement inférieurs à 1°C .

Les teneurs en oxygène dissous augmentent également durant la première semaine et se maintiennent à un niveau relativement élevé; les valeurs varient entre 7 et 13 mg.L^{-1} . Durant la période de pluie, nous avons observé une diminution rapide du taux d'oxygène qui atteint des valeurs aussi faibles que 5 mg.L^{-1} . Ces faibles concentrations se maintiennent jusqu'à la fin de l'expérience où la valeur n'était plus que de $3,9\text{ mg.L}^{-1}$, le dernier jour. Les variations journalières de l'oxygène dissous étaient relativement élevées, avec des valeurs maximales vers 15h-16h et des valeurs minimales en fin de nuit (04h-05h). Cependant, ces valeurs minimales étaient largement supérieures à 0, ce qui évitait des anoxies temporaires comme il en existe souvent dans les petits bassins d'eau tropicale eutrophe, et dans les étangs de pisciculture très enrichis.

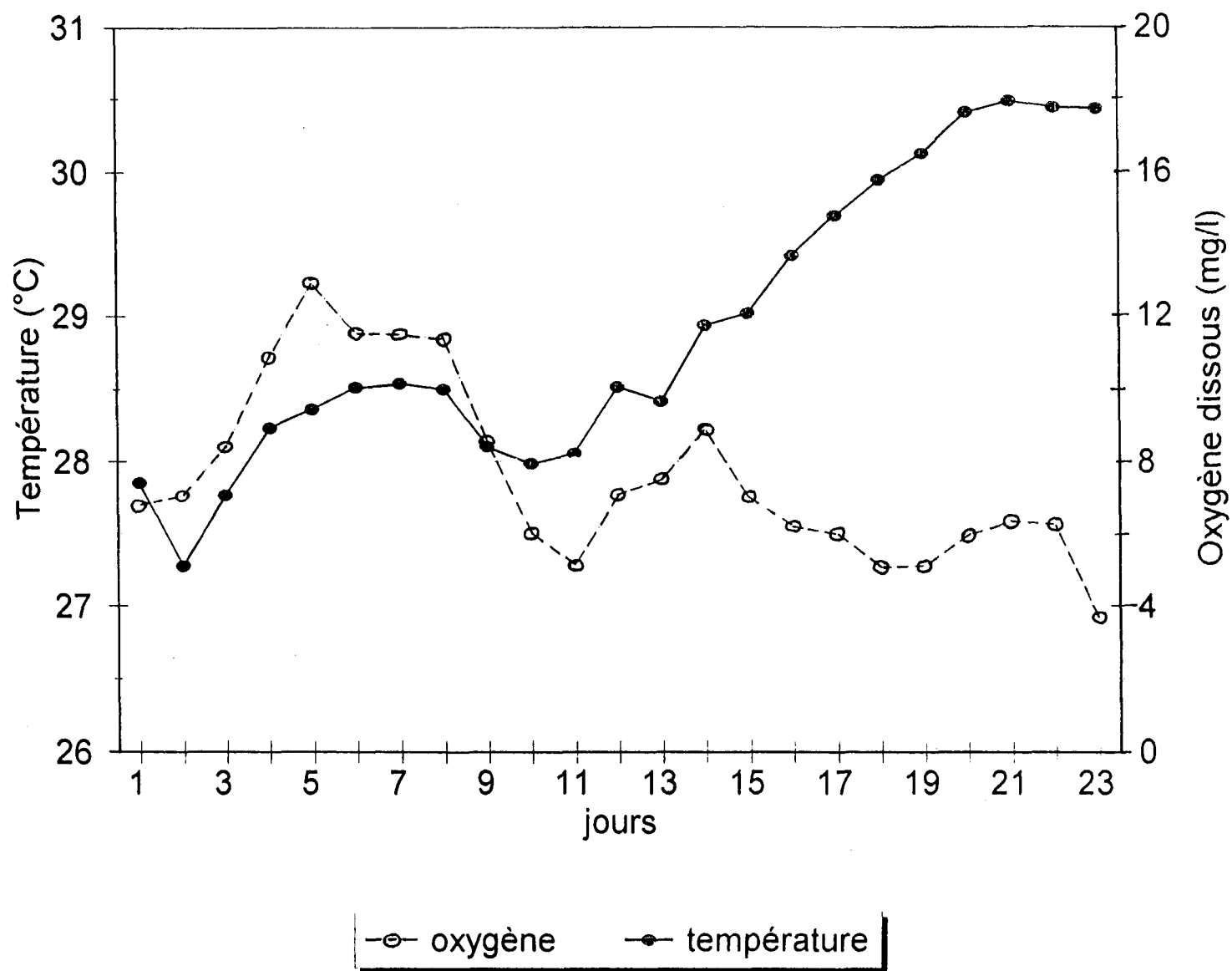


Figure 7: Variations des moyennes journalières de la température et de l'oxygène dissous dans les eaux de surface (bassin A).

Au tout début de l'expérience, le pH de l'eau était d'environ 6,2 (figure 8), conséquence de l'acidité de l'eau de forage. Durant la période J₁-J₅, le pH augmente rapidement et présente une valeur maximale de 8,5. Par la suite, le pH est revenu à une valeur sensiblement identique à celle du début. Au cours de la dernière moitié de l'expérience, les valeurs du pH variaient entre 7,0 et 7,5. Dans l'ensemble, aucune valeur extrême, létale ou limitante, basique ou acide, n'est observée au cours du cycle d'étude.

La figure 9 illustre les variations de la moyenne des concentrations en éléments nutritifs dans les quatre bassins au cours de l'étude. Au tout début de l'expérience, l'ammonium, les nitrates et les phosphates sont à un niveau relativement élevé, soit 45 μM $\text{NH}_4\text{-N.L}^{-1}$, 80 μM $\text{NO}_3\text{-N.L}^{-1}$ et 27 μM $\text{PO}_4\text{-P.L}^{-1}$. Par la suite, nous observons une diminution dans les concentrations de ces trois éléments nutritifs, mais celles des ions ammonium et nitrates sont particulièrement accentuées.

À partir du J₇, les niveaux en azote ammoniacal demeurent en moyenne relativement faibles durant toute la durée de l'expérience, avec des valeurs excédant rarement 5 μM $\text{NH}_4\text{-N.L}^{-1}$. La diminution des nitrates se poursuit progressivement jusqu'au J₁₁ avec une valeur de 16 μM $\text{NO}_3\text{-N.L}^{-1}$. Jusqu'à la fin de l'expérience, la moyenne des concentrations varie relativement peu.

La moyenne des concentrations des ions phosphates varie entre 20 et 27 μM $\text{PO}_4\text{-P.L}^{-1}$ durant les 10 premiers jours de l'expérience. Après une diminution brusque au J₁₀, les taux se maintiennent entre 8 et 16 μM $\text{PO}_4\text{-P.L}^{-1}$ jusqu'à la fin de l'expérience.

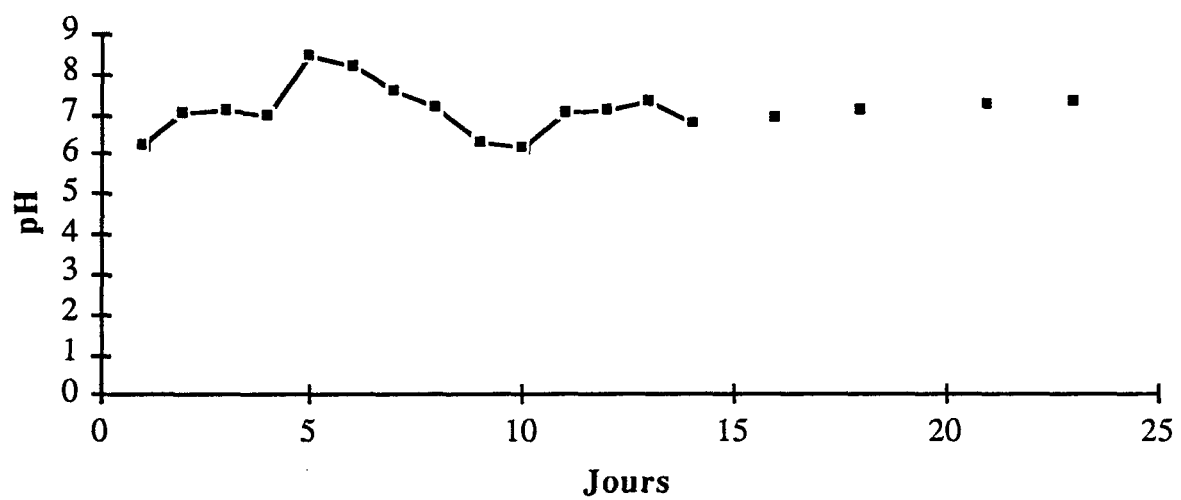


Figure 8: Variations du pH dans les eaux de surface du bassin A. Ces variations correspondent à celles des autres bassins.

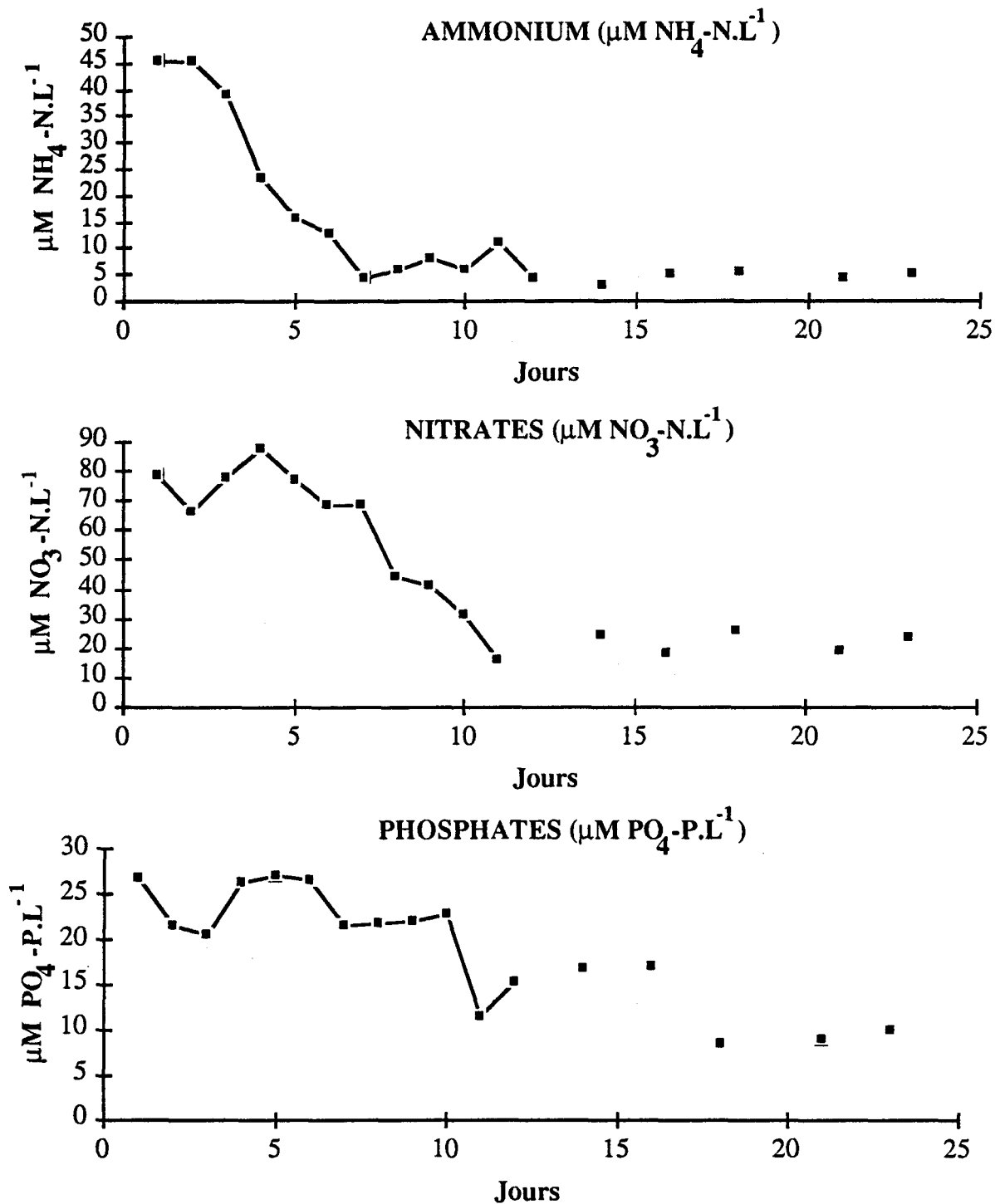


Figure 9: Variations des concentrations moyennes de l'ammonium, des nitrates et des phosphates ($\mu\text{M.L}^{-1}$)

2) Phytoplancton et volume particulaire

a) Teneurs en chlorophylle *a*

L'évolution temporelle de la communauté phytoplanctonique, considérée globalement à travers l'évolution des concentrations en Chl. *a* des fractions $< 3 \mu\text{m}$, présente en général beaucoup de similitudes dans les divers bassins (figure 10).

-Fraction $< 3 \mu\text{m}$:

Cette fraction présente 3 pics dans tous les bassins (figure 10 A). Les quatre bassins évoluent de façon similaire de J_1 à J_{10} , présentant ainsi un premier pic d'abondance au J_7 avec des concentrations maximales de chlorophylle *a* de l'ordre de $20\text{-}24 \mu\text{g.L}^{-1}$ et une diminution rapide au J_9 avec des concentrations aussi faibles que $2\text{-}7 \mu\text{g.L}^{-1}$. Vers $J_{11\text{-}12}$, nous observons un deuxième pic en notant cependant que les concentrations maximales des bassins A et D sont plus élevées ($32\text{-}34 \mu\text{g.L}^{-1}$) que celles des bassins B et C ($10\text{-}20 \mu\text{g.L}^{-1}$). Par la suite, les concentrations en chlorophylle *a* diminuent dans les quatre bassins, mais à partir du J_{16} , nous observons un troisième pic d'abondance dans les bassins A et C avec des valeurs maximales respectives de 36 et $27 \mu\text{g.L}^{-1}$. Durant les derniers jours de l'expérience, les teneurs en chlorophylle *a* diminuent rapidement dans les bassins A et C, contrairement à ce qui se passe dans les bassins B et D où les valeurs augmentent de façon très nette jusqu'à la fin de l'expérience, avec des concentrations respectives de 25 et $22 \mu\text{g.L}^{-1}$ au J_{23} .

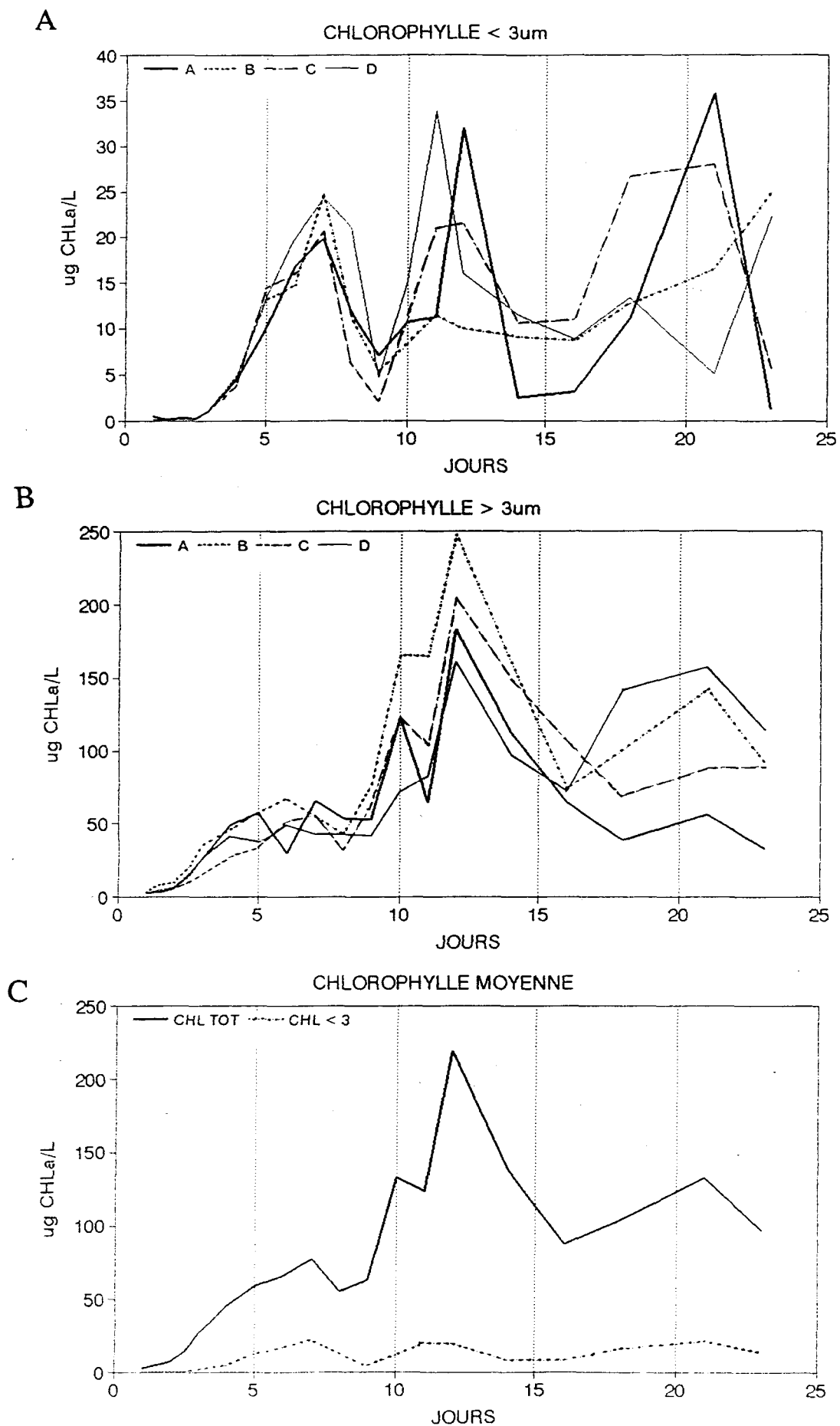


Figure 10: Variations de la concentration en chlorophylle des fractions inférieure et supérieure à 3 μ m dans les quatre bassins et moyennes correspondantes (= Chlorophylle moyenne).

-Fraction $> 3 \mu\text{m}$

L'examen des variations temporelles des teneurs en chlorophylle *a* de la fraction supérieure à $3 \mu\text{m}$ révèle en général une grande similitude dans les quatre bassins et ce, durant toute l'expérience (figure 10 B). Un premier pic d'abondance est enregistré vers les J₅₋₇, avec des concentrations variant entre 50 et $60 \mu\text{g.L}^{-1}$. Le deuxième pic, beaucoup plus important que le premier, est enregistré au J₁₂ avec des valeurs comprises entre 161 et $247 \mu\text{g.L}^{-1}$. Après cette poussée phytoplanctonique, la biomasse diminue dans tous les bassins, jusqu'au J₁₆ dans les bassins B et D avec des valeurs de l'ordre de $72-74 \mu\text{g.L}^{-1}$ et jusqu'au J₁₈ dans les bassins A et C, avec de valeurs respectives de 38 et $68 \mu\text{g.L}^{-1}$. Vers la fin de l'expérience (J₂₁), les biomasses augmentent à nouveau, mais les valeurs de chlorophylle *a* les plus élevées sont enregistrées dans les bassins B et D, avec respectivement 142 et $158 \mu\text{g.L}^{-1}$. En moyenne, la fraction $< 3 \mu\text{m}$ ne représente qu'un très faible pourcentage de la chlorophylle *a* totale (figure 10 C).

Les valeurs de la chlorophylle *a* totale et les divers sels nutritifs sont corrélés. Négativement, les valeurs de *r* sont très significatives dans tous les bassins (tableau 2). Elles varient généralement entre 0,50 et 0,87, $p < 0,01$.

b) Volume et structure dimensionnelle des particules

Les variations du volume particulaire ont été étudiées en regroupant les comptages de particules au Compteur en 4 classes: $0-6 \mu\text{m}$, $6-12 \mu\text{m}$, $12-30 \mu\text{m}$ et $>30 \mu\text{m}$. La fraction inférieure à $6 \mu\text{m}$ présente la même évolution bimodale dans les quatre bassins (figure 11 A). Son premier pic est observé durant la période J₆₋₉ avec des concentrations variant entre 5,8 et 6,3 ppm dans les bassins A et B et entre 7 et 8 ppm dans les bassins C et D; un deuxième pic est observé au J₂₁ avec des concentrations relativement élevées dans les

bassins A, B et C (variant entre 9 et 13 ppm) mais plus faibles dans le bassin D (5,8 ppm). Durant les derniers jours (J₂₀₋₂₃), cette fraction (0-6 µm) présente une diminution dans tous les bassins.

Les particules de la fraction 6-12 µm (figure 11 B) présentent une variation grossièrement unimodale dans les quatre bassins, plus ample dans les bassins B et C. Les densités maximales s'observent au J₁₂ dans tous les bassins; les concentrations sont respectivement de 7,9 et 8,4 ppm dans les bassins A et D, et respectivement de 15,2 et de 17,3 ppm dans les bassins B et C. Durant la période J₁₆₋₂₀, ces particules présentent une très faible évolution dans les divers bassins. Vers la fin de l'expérience (J₂₂₋₂₃), elles amorcent un nouveau développement dans tous les bassins.

La fraction 12-30 µm (figure 11 C) se caractérise par une évolution temporelle assez différente d'un bassin à l'autre avec une allure en dents de scie très désordonnée. Dans les bassins A et C, elle atteint son pic, respectivement au J₇ et au J₁₀, avec des concentrations respectives de 16 et de 19 ppm alors que dans les bassins B et D, le pic est atteint au J₁₂ avec des concentrations respectives de 19 et de 27 ppm. C'est dans le bassin D que cette fraction de matériel particulaire est la plus abondante. Entre J₁₄ et J₁₆, une chute brutale est observée dans tous les bassins. Durant la dernière semaine d'expérience, le niveau est relativement bas dans le bassin A (maximum de 5 ppm), se stabilise dans le bassin B (maximum de 13 ppm) et augmente dans les bassins C et D (valeurs maximales respectives de 17 et 23 ppm).

Tableau 2. Coefficient de corrélation entre la chlorophylle *a* totale et les éléments nutritifs dans les bassins (A, B, C, D).

Bassin	Eléments nutritifs	Degrés de liberté	Coefficient de corrélation
A	N-NO ₃	14	-0,49*
B	N-NO ₃	14	-0,73**
C	N-NO ₃	14	-0,76**
D	N-NO ₃	14	-0,76**
A	P-PO ₄	14	-0,15
B	P-PO ₄	14	-0,56**
C	P-PO ₄	14	-0,52**
D	P-PO ₄	14	-0,87**
A	N-NH ₄	14	-0,67**
B	N-NH ₄	14	-0,76**
C	N-NH ₄	14	-0,81**
D	N-NH ₄	14	-0,72**

*p < 0,05

**p < 0,01

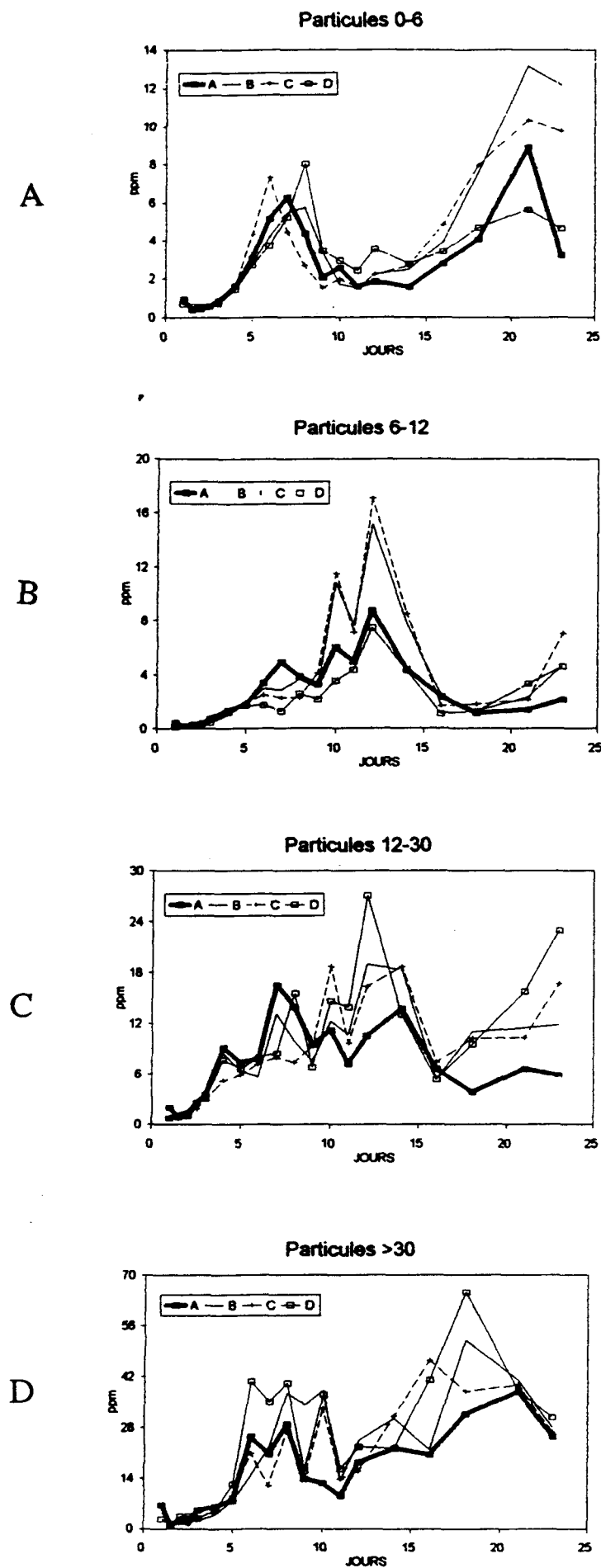


Figure 11: Variations du volume particulaire (ppm) dans les quatre bassins: (A) particules < 6 μm; (B) particules de 6-12 μm; (C) particules de 12-30 μm; (D) particules > 30 μm.

Présentes en quantité non négligeable dans les bassins depuis le début de l'expérience, les particules de taille supérieure à 30 μm sont beaucoup plus abondantes que celles des autres fractions (figure 11 D). Cette fraction de particules présente deux périodes d'évolution intense malgré l'allure en dents de scie. Un premier pic est observé entre le J₅ et le J₁₀ avec des concentrations de 28 ppm dans le bassin A et de 34 à 40 ppm dans les autres bassins. Après une chute brutale au J₁₁, et ce, dans tous les bassins, nous constatons que dans le bassin A, cette fraction (>30 μm) atteint son 2ème pic, au J₂₁ avec une concentration de 38 ppm, tandis que dans les bassins B et D, le 2ème pic est atteint un peu plus tôt (J₁₈) avec des concentrations maximales respectives de 53 et 67 ppm. Dans le bassin C, la fraction présente un 2ème pic au J₁₆ avec une concentration de 48 ppm.

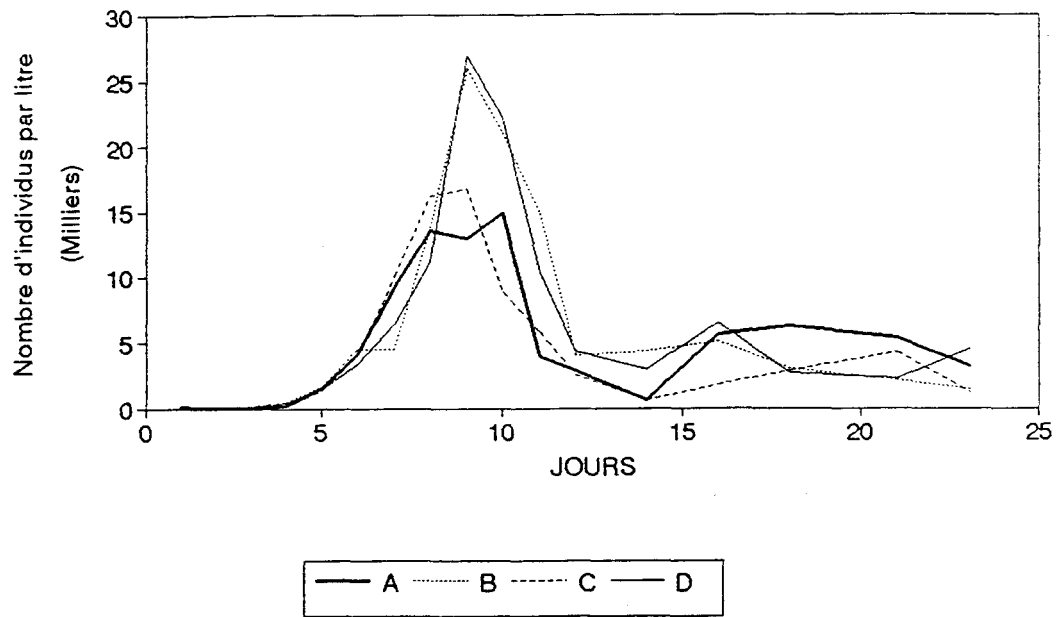
En moyenne les grosses particules (12-30 μm et > 30 μm) sont plus abondantes dans le bassin D tandis que les petites particules (<6 μm et 6-12 μm) sont les plus abondantes dans les bassins B et C.

3) Successions et variations d'abondance au sein de la communauté des Rotifères

La densité totale des Rotifères évolue de façon relativement semblable dans les divers bassins (figure 12 A). La densité maximale est observée au cours de la période J₈₋₁₀, mais les valeurs des bassins B et D sont nettement plus élevées (de l'ordre de 20 000-25 000 individus L⁻¹) que celles des bassins A et C (de l'ordre de 12 000 à 17 000 individus L⁻¹). Par la suite, la densité diminue rapidement et excède rarement 5 000 individus L⁻¹ jusqu'à la fin de l'expérience.

A

NOMBRE TOTAL DE ROTIFERES



B

BIOMASSE TOTALE DE ROTIFERES

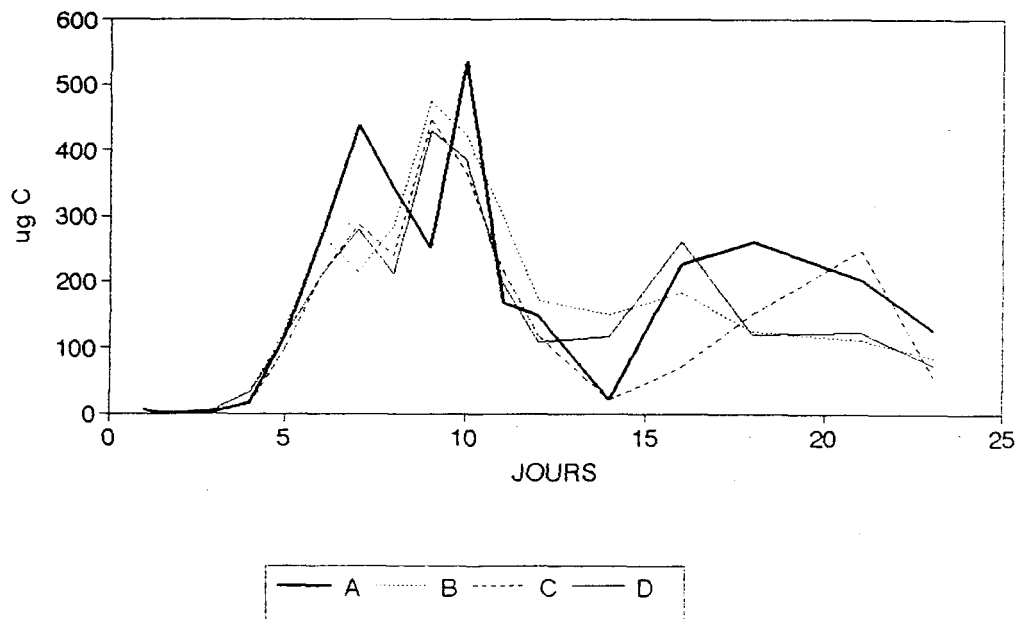


Figure 12: Variations de la densité totale (A) et de la biomasse totale (B) des Rotifères (10^3 ind. l^{-1}) dans les bassins.

Les plus fortes biomasses apparaissent durant la période J₆₋₁₀, avec des valeurs maximales variant entre 280 et 400 µg C.L⁻¹ (figure 12 B). Durant la deuxième moitié de l'expérience (J₁₅₋₂₃), les valeurs maximales de biomasse sont relativement plus faibles et se maintiennent généralement entre 50 et 100 µg C.L⁻¹.

L'examen de la figure 13 qui illustre les variations temporelles de la biomasse des principales espèces de Rotifères nous permet d'observer un bon synchronisme entre les divers bassins. L'évolution varie toutefois d'une espèce à l'autre. Chronologiquement, la première espèce à présenter un pic de biomasse dans les quatre bassins est *Brachionus calyciflorus*; elle est suivie par *Epiphanes macrourus*, *Brachionus angularis*, *Hexarthra* sp. et *Philodina* sp.

L'espèce *B. calyciflorus* se caractérise par un profil d'évolution unimodal et atteint son pic dès le J₆ dans tous les bassins, avec des concentrations de 150 µg C.L⁻¹ dans le bassin A, mais relativement plus faibles (80-90 µg C.L⁻¹) dans les autres bassins. La diminution de cette espèce s'amorce après J₆ (dans 3 des bassins) et s'accroît très rapidement. Après le J₁₆, nous observons une nouvelle poussée, mais elle est beaucoup plus faible que la première et elle varie selon les bassins.

L'espèce *Epiphanes macrourus* présente, *grosso modo*, un profil d'évolution bimodal. Vers les J₆₋₇ et les J₉₋₁₁, nous observons, dans les quatre bassins, deux pics d'abondance, séparés par une diminution très brusque, sauf dans le bassin B. Durant ces 2 périodes, les plus fortes biomasses sont observées dans le bassin A avec des valeurs respectives de 340 et 400 µg C.L⁻¹. À partir du J₁₁ jusqu'à la fin de l'expérience, cette espèce évolue faiblement et se maintient à une biomasse relativement stable, autour de 50 µg C.L⁻¹.

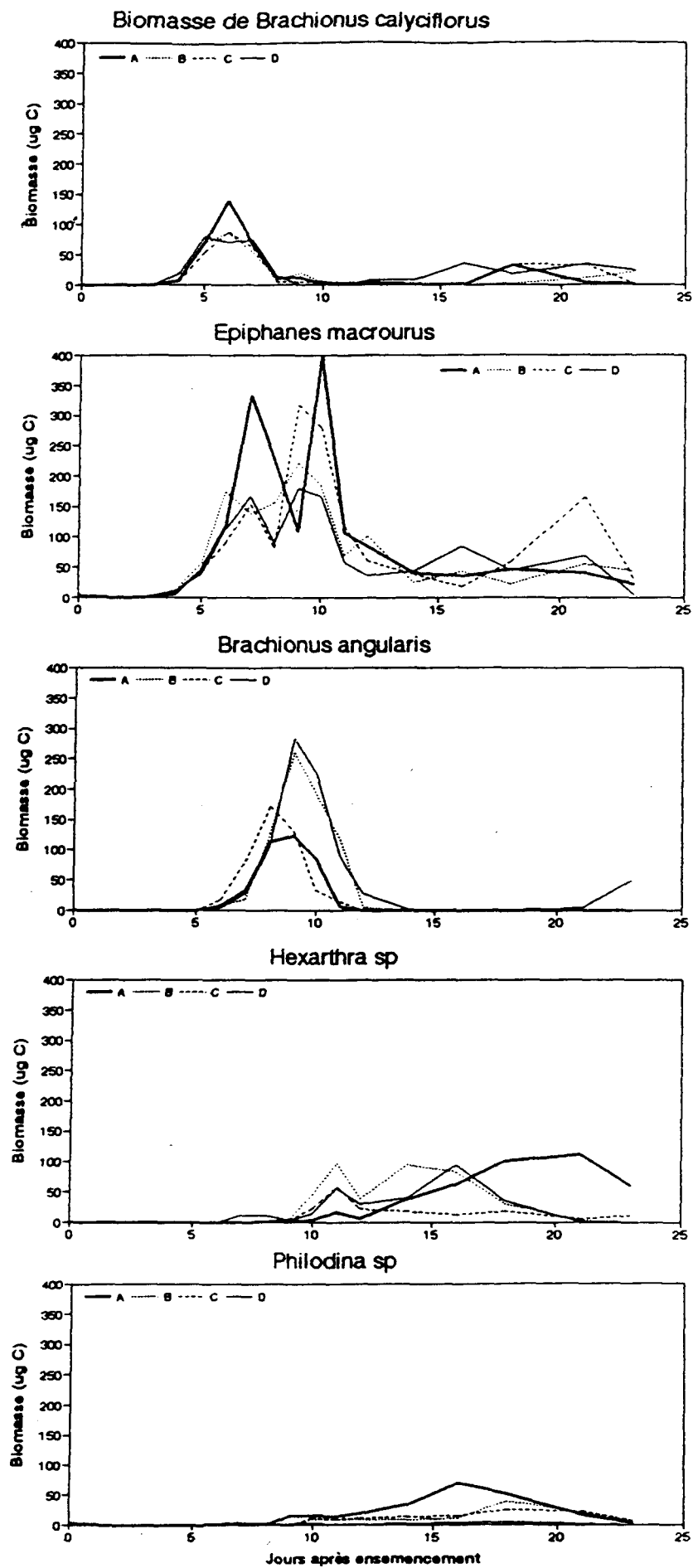


Figure 13: Variations des biomasses des principales espèces de Rotifères dans les bassins.

Comme *B. calyciflorus*, l'espèce *B. angularis* présente un seul pic d'abondance dans tous les bassins, mais il survient 2-3 jours plus tard que celui de *B. calyciflorus*. Dans le bassin C, le pic d'abondance est atteint au J8 avec une concentration de $175 \mu\text{g C.L}^{-1}$ tandis que dans les bassins A, B et D, le pic se produit au J9 avec des concentrations respectives de 125, 260 et $280 \mu\text{g C.L}^{-1}$. Les plus grandes biomasses de *B. angularis* sont donc observées dans les bassins B et D. À partir du J₁₁, la biomasse de *B. angularis* est complètement nulle durant tout le reste de l'expérience sauf dans le bassin D où nous observons une valeur de $50 \mu\text{g C.L}^{-1}$ à la fin de l'expérience.

Les espèces *Hexarthra* sp. et *Philodina* sp. se caractérisent par une apparition tardive et ne sont abondantes que durant la dernière moitié de l'expérience, contrairement à ce qui s'observe, respectivement pour les trois espèces précédentes. *Hexarthra* sp. n'atteint son premier pic qu'au J₁₁ dans tous les bassins; la plus grande valeur est observée dans le bassin B ($100 \mu\text{g C.L}^{-1}$) et la plus faible, dans le bassin A ($25 \mu\text{g C.L}^{-1}$). Malgré son apparition tardive et ses faibles quantités de biomasse, *Hexarthra* sp. se maintient dans tous les bassins jusqu'au J₂₀ où elle disparaît presque complètement sauf dans le bassin A où elle présente une biomasse relativement importante entre J₁₈ et J₂₁, avec une concentration de l'ordre de $100\text{-}110 \mu\text{g C.L}^{-1}$. Dans les bassins B et D, un 2ème pic d'abondance s'observe respectivement au J₁₄ et au J₁₆ avec des biomasses sensiblement égales ($100 \mu\text{g C.L}^{-1}$). Dans le bassin C, *Hexarthra* sp. demeure à un niveau très faible jusqu'à la fin de l'expérience.

Philodina sp. n'apparaît qu'au J8 dans le bassin A et atteint un pic d'abondance au J₁₆, mais avec une concentration maximale n'excédant pas $75 \mu\text{g C.L}^{-1}$. Dans les bassins B et C, elle apparaît vers les J₉₋₁₀ et demeure à un niveau relativement très faible, ne dépassant pas les $25 \mu\text{g C.L}^{-1}$. L'espèce est presque inexistante dans le bassin D.

4) Sélection des particules

Les variations de l'indice de sélectivité en fonction de la taille (regroupement en 10 classes de 3 μm d'intervalle) sont présentées dans la figure 14. L'indice est presque nul pour les particules inférieures à 6 μm . Il augmente ensuite avec la taille des particules pour se stabiliser à partir de 15 μm . Ce type de profil indique que les Rotifères, même s'ils ingèrent des petites particules, montrent une affinité pour les plus grosses particules probablement plus avantageuses sur le plan énergétique.

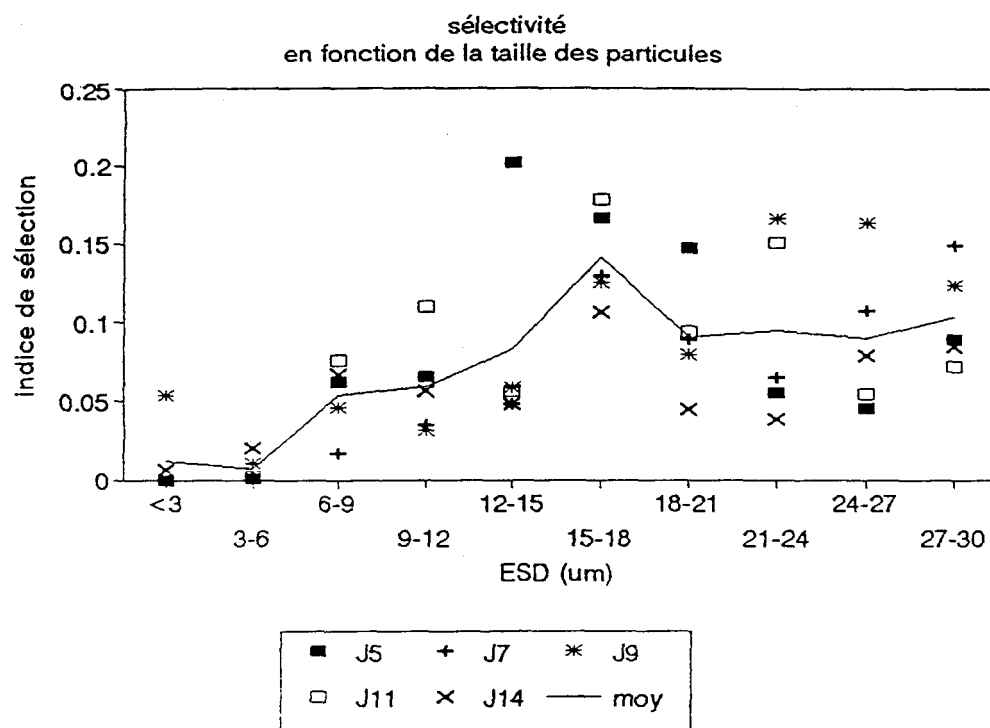


Figure 14: Variations en fonction de la taille (Diamètre d'équivalent sphérique, E S D) de l'indice de sélectivité estimé au cours de 5 expériences réalisées aux J₅, J₇, J₉, J₁₁, J₁₄ sur des assemblages mixtes de Rotifères dans les bassins.

5) Broutage par la population de Rotifères

L'examen de la figure 15 nous révèle que les taux de broutage présentent beaucoup de similitude dans les divers bassins. Ils sont très élevés durant la période J₄₋₁₀. Pendant cette période le broutage journalier représente un pourcentage important de la biomasse algale (jusqu'à 100% durant la période J₄₋₅, dans les bassins B et D; et au J₆, dans les bassins B et A). Dans les bassins A et C, nous observons 2 pics (J₅₋₇ et J₉₋₁₀) et les 2 périodes se caractérisent par une diminution brusque. Dans le bassin A, le pic se situe entre 50 et 60 $\mu\text{g Chl. } a \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ tandis que dans les autres bassins, les valeurs maximales sont un peu plus faibles et elles varient entre 30 et 50 $\mu\text{g Chl. } a \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$.

Après le premier pic, l'intensité du broutage diminue de façon progressive dans le bassin B jusqu'à la fin de l'expérience en présentant une valeur presque nulle au J₂₃; dans les autres bassins, la diminution est moins régulière.

$\mu\text{g Chl. } a \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$

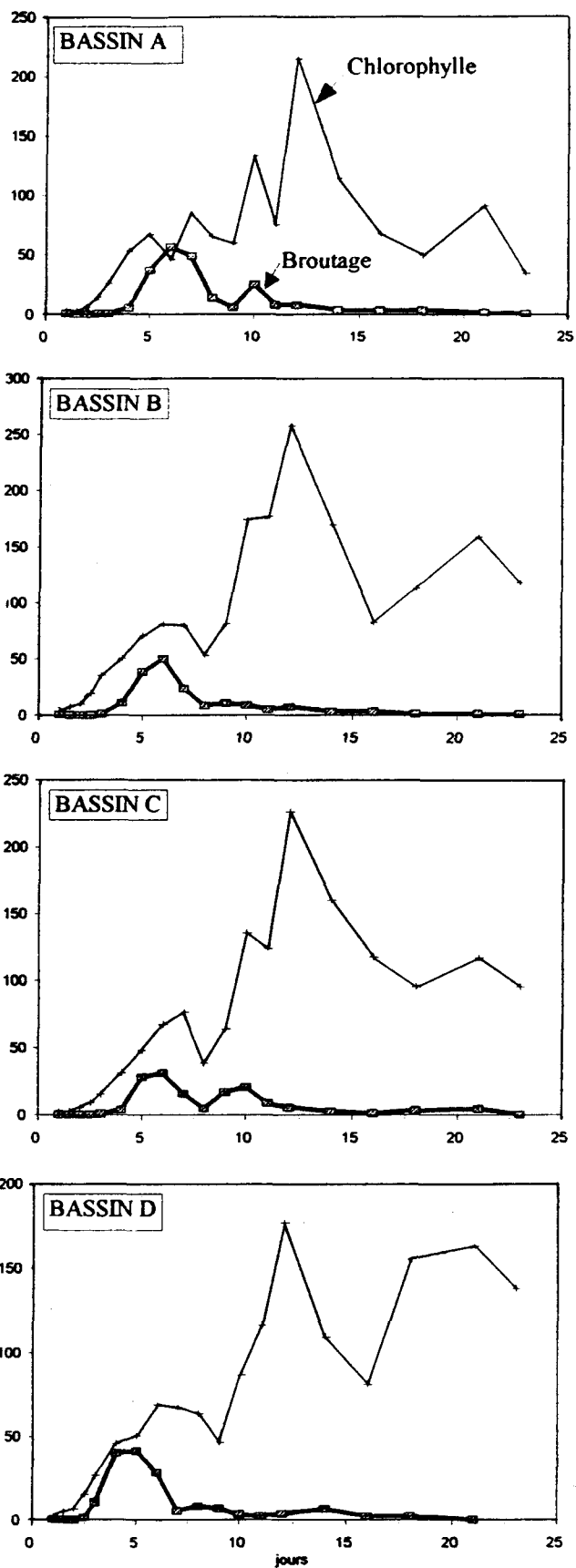


Figure 15: Variations comparées du taux de broutage journalier de la population de Rotifères ($\mu\text{g Chl. } a \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) et de la chlorophylle totale dans les bassins.

6) Régime alimentaire, croissance en poids et survie des larves

a) Contenus stomacaux

L'analyse des contenus stomacaux des larves nous a révélé la présence de plusieurs catégories de proies. Les proies les plus fréquemment observées sont les Rotifères, les œufs de Rotifères, les Copépodes, les Insectes, les Algues et les débris de végétaux terrestres de grande dimension. Les Copépodes adultes et les nauplies, très rares dans le milieu, étaient néanmoins présents dans les contenus intestinaux des larves. Les données ont été classées et présentées de deux façons; d'une part, par bassin, pour détecter d'éventuelles différences (tableau 3) et d'autre part, par taille, afin d'analyser d'éventuelles variations de régime en fonction de la taille ou de l'âge (tableau 4).

À partir des données du tableau 3, nous remarquons que l'espèce *Epiphanes macrourus* est le Rotifère qui est capturé le plus souvent par les larves d'*H. longifilis*. Dans les bassins B et C, respectivement 26 et 46% des larves examinées contenaient *E. macrourus* dans leur tube digestif; dans le bassin D, le pourcentage de présence est de 10%. Le pourcentage de présence est plus élevé chez les larves de taille > 10 mm puisqu'environ 31% de ces larves contenaient un ou plusieurs individus comparativement à 20% chez les larves de plus petite taille (tableau 4).

Tableau 3. Analyse du contenu stomacal des différentes larves d'*H. longifilis* dans les bassins B, C et D. (N = nombre de larves qui contenaient la proie ou l'aliment).

	Bassin B		Bassin C		Bassin D	
Nombre de larves examinées	57		61		79	
Nature du contenu stomacal	N	% présence	N	% présence	N	% présence
<i>B. angularis</i>	0	0	2	3,28	4	5,06
<i>B. calyciflorus</i>	1	1,75	2	3,28	3	3,8
<i>E. macrourus</i>	15	26,32	28	45,9	8	10,13
<i>Philodina</i> sp.	7	12,28	10	16,39	3	3,2
<i>Hexarthra</i> sp.	1	1,75	1	1,64	0	0
<i>Filinia</i> sp.	1	1,75	2	3,28	2	2,53
<i>Polyarthra</i> sp.	0	0	3	4,92	1	1,27
<i>Lecane</i> sp.	4	7,02	2	3,28	2	2,53
Rotifères	29	50,87	50	81,97	23	28,52
Oeufs de rotifères	10	17,54	23	37,7	29	36,71
Copépodes	11	19,3	0	0	4	5,06
Insectes(larves et adultes)	28	49,12	19	31,15	20	25,32
Nauplii	0	0	1	1,64	1	1,27
Algues coloniales	51	89,47	56	91,8	71	99,87
Débris végétaux	4	7,02	9	14,75	9	11,39

Tableau 4. Analyse du contenu stomacal des différentes larves d'*H. ongifilis* selon leur taille. (N = nombre de larves qui contenaient la proie ou l'aliment).

Taille des larves examinées	6 -10 mm		10 -12 mm		12 -20 mm	
Nombre de larves examinées	91		47		59	
Nature du contenu stomacal	N	% présence	N	% présence	N	% présence
<i>B. angularis</i>	6	6,59	0	0	0	0
<i>B. calyciflorus</i>	5	5,49	1	2,13	0	0
<i>E. macrourus</i>	18	19,78	15	31,91	18	30,51
<i>Philodina</i> sp.	13	14,29	5	10,64	2	3,39
<i>Hexarthra</i> sp.	2	2,2	0	0	0	0
<i>Filinia</i> sp.	3	3,3	2	4,26	0	0
<i>Polyarthra</i> sp.	2	2,2	2	4,26	0	0
<i>Lecane</i> sp.	3	3,3	3	6,38	2	3,39
Rotifères	52	57,1	28	59,58	20	37,29
Oeufs de rotifères	40	43,96	12	25,53	10	16,95
Copépodes	8	8,79	3	6,38	4	6,78
Insectes (larves et adultes)	16	17,58	20	42,55	31	52,54
Nauplii	1	1,27	1	2,13	0	0
Algues coloniales	86	94,51	44	93,62	48	81,36
Débris végétaux	4	4,4	7	14,89	11	18,64

Les autres espèces de Rotifères comme *B. angularis*, *B. calyciflorus*, *Hexarthra* sp., *Filinia* sp., *Polyarthra* sp. et *Lecane* sp. sont peu capturées avec un pourcentage de présence n'excédant pas 7%. Il faut cependant préciser que pour les 3 dernières espèces de Rotifères, la faible ingestion par les larves de poissons est une conséquence de leur rareté dans les bassins, ce qui n'est pas le cas pour les 3 premières espèces. L'espèce *Philodina* sp. présente des valeurs intermédiaires et elle se retrouve chez 10-16% des larves de poissons dont la taille est inférieure à 12 mm. De façon globale, les Rotifères et les œufs de Rotifères présentent un pourcentage d'occurrence variant respectivement entre 22 et 62% et entre 18 et 37% selon les divers bassins. Par ailleurs, les Rotifères étaient surtout observés dans les contenus stomacaux des larves de taille < 12 mm. Par contre, les Insectes se retrouvaient chez les larves de taille > 12 mm (tableau 4).

Ce sont les Chlorophycées coloniales, comme *Cælastrum* sp., *Cænochloris* sp. et *Wesdenella* sp. qui présentent les pourcentages d'occurrence les plus élevés, soit entre 80 et 99%. Les pourcentages les plus élevés sont observés chez les larves de petite taille (< 12 mm) (tableau 4). La nature du contenu stomacal varie selon la taille (et l'âge) des larves de poissons. L'augmentation sensible du pourcentage de Chironomes et de débris végétaux de type ligneux et de grande taille (à priori déposés sur le fond chez les larves de grande taille (10-22 mm) témoigne d'un changement de comportement de la larve avec l'âge.

b) Croissance des larves

À la figure 16, nous présentons la relation longueur-poids établie sur un lot composite de larves < 22mm (excluant les *jumpers*) issues des pêches réalisées dans les 3 bassins. Les *jumpers* sont des larves ayant une taille très supérieure à celle des autres larves. L'équation d'ajustement ($P = 0,00197 L^{3,5716}$) a permis de calculer le poids des larves dans chaque échantillon pêché, à partir de leur longueur moyenne. La courbe de

croissance des larves d'*H. longifilis*, en fonction de leur âge, a ainsi été établie à partir de ces poids pour chaque bassin (figure 17). Les coefficients de corrélation entre le logarithme du poids et l'âge des larves sont très significatifs et varient entre 0,97 et 0,98 $p < 0,001$. Le taux de croissance des larves a été calculé selon un modèle exponentiel de la forme:

$$Y = a^{\exp(bx)} \text{ ou } \ln Y = \ln a + bx$$

où

a = ordonnée à l'origine;

b = taux de croissance ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$);

y = poids humide des larves en mg;

x = âge des larves (2-18 jours).

L'analyse de la régression, selon ce modèle, nous donne les taux d'accroissement suivants: 0,183 dans le bassin B; 0,169 dans le bassin C et 0,138 dans le bassin D. Ces taux de croissance expriment l'accroissement de poids par unité de poids de larves et par unité de temps. Ces taux de croissance restent constants quel que soit l'âge des larves puisque la croissance est exponentielle. L'examen de ces courbes et des taux d'accroissement nous révèle en outre une diminution progressive de la croissance depuis le bassin B (où la charge de larves est la plus basse) jusqu'au bassin D (où la charge de larves est la plus élevée).

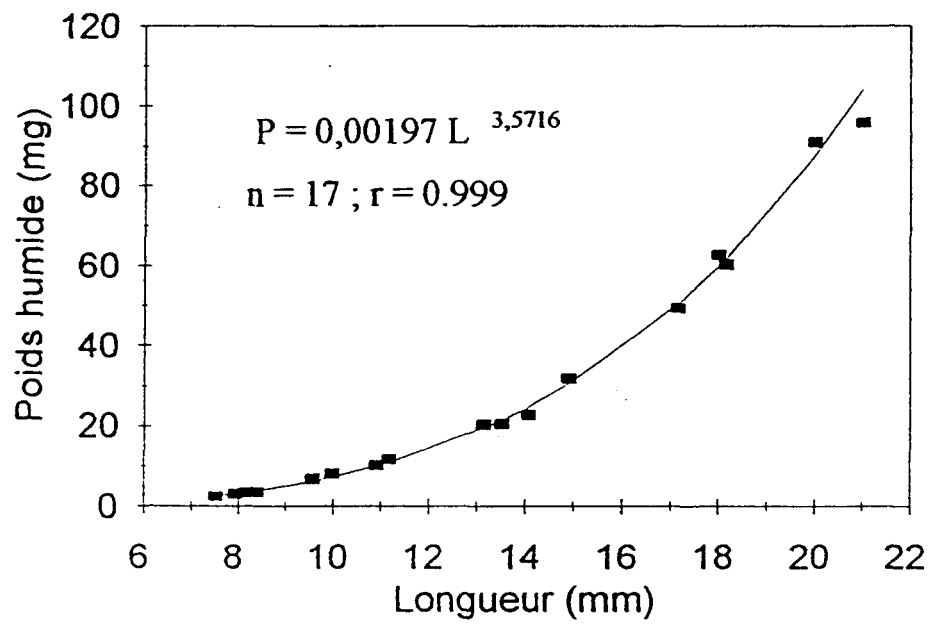


Figure 16: Relation longueur-poids (L-P) pour des larves d'*H. longifilis* issues des bassins B, C et D.

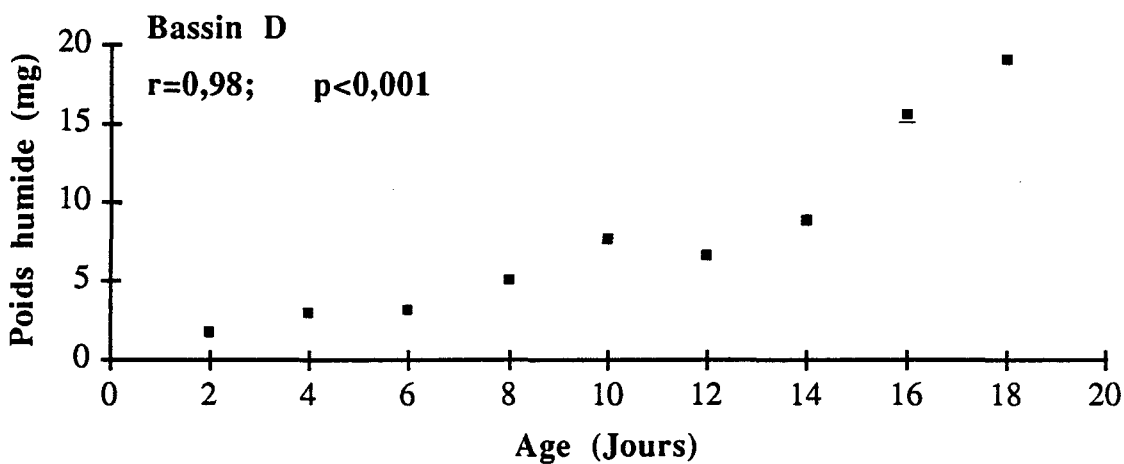
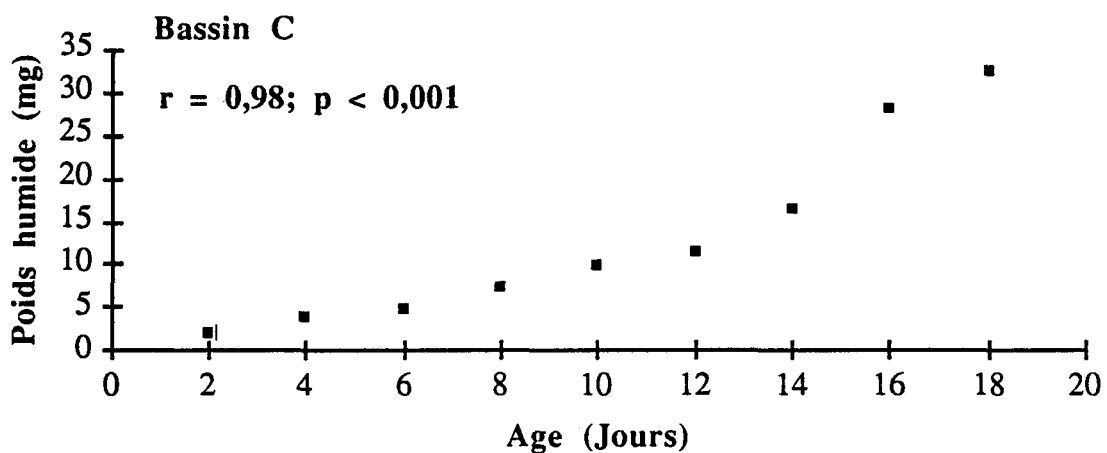
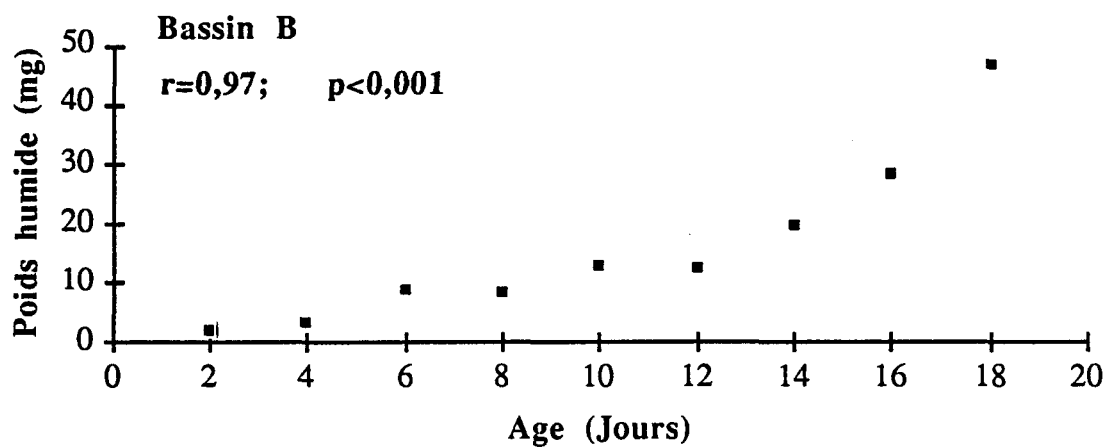


Figure 17: Variations du poids humide (mg) avec l'âge (jour) des larves d'*Heterobranchus longifilis* dans les bassins B, C et D r = coefficient de corrélation entre le logarithme népérien du poids et l'âge.

c) Survie des larves

Les variations temporelles de l'effectif des larves sont présentées dans la figure 18. L'examen des différentes courbes montre une forte variabilité des effectifs, particulièrement dans le bassin B. La survie des larves a été estimée sur la base du lissage (moyenne mobile) des courbes de leur effectif moyen au cours du suivi. Elle est exprimée en pourcentage de l'effectif initial (nombre de larves d'âge 2 jours mises dans le bassin au J₇) en fonction de l'âge des larves.

$$S(a) = 100 \times N(a) / N(2)$$

où

S = pourcentage de survie

a = âge,

N = effectif.

Les variations du pourcentage de survie en fonction de l'âge des larves sont présentées dans la figure 19. Nous constatons que les plus fortes survies des larves de 4 à 6 jours sont observées dans le bassin D (là où la charge de larves est la plus forte) avec des pourcentages de survie respectifs de 75 et de 61%. Dans le bassin C, nous obtenons respectivement 65 et 59% à ces âges-là tandis que dans le bassin B, les pourcentages de survie sont de 54 et de 39%. La survie des larves diminue ensuite progressivement dans tous les bassins, mais elle se maintient à un niveau assez élevé dans le bassin C entre les âges 9 et 13 jours. Dans le bassin D, la survie régresse de façon linéaire. À la fin de l'expérience, soit lors de la dernière pêche, la survie était presque nulle dans le bassin D, tandis que dans les bassins B et C, les pourcentages de survie étaient respectivement de 7%

et de 5%, ce qui montre une survie finale inversement proportionnelle à la densité d'empoissonnement.

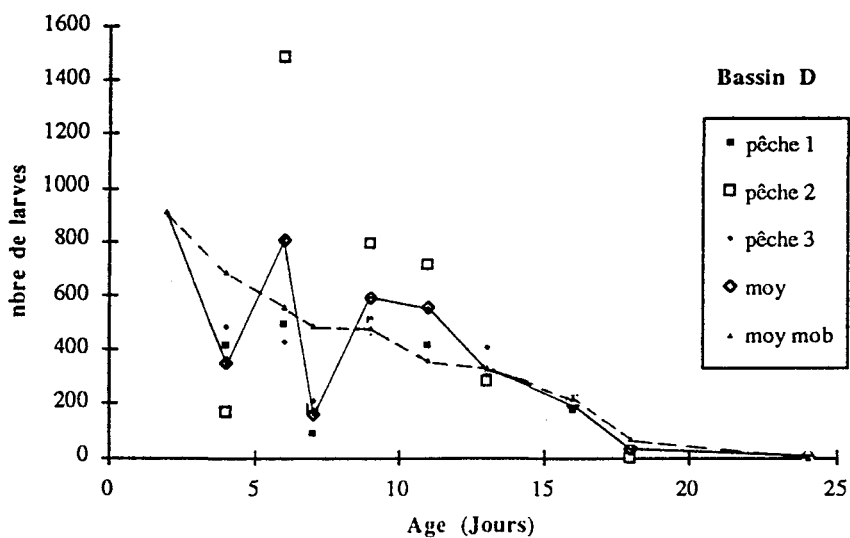
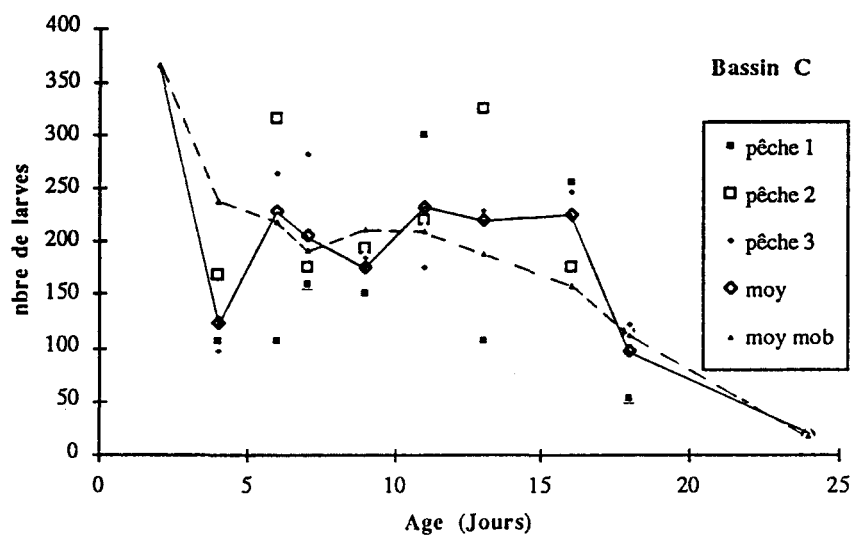
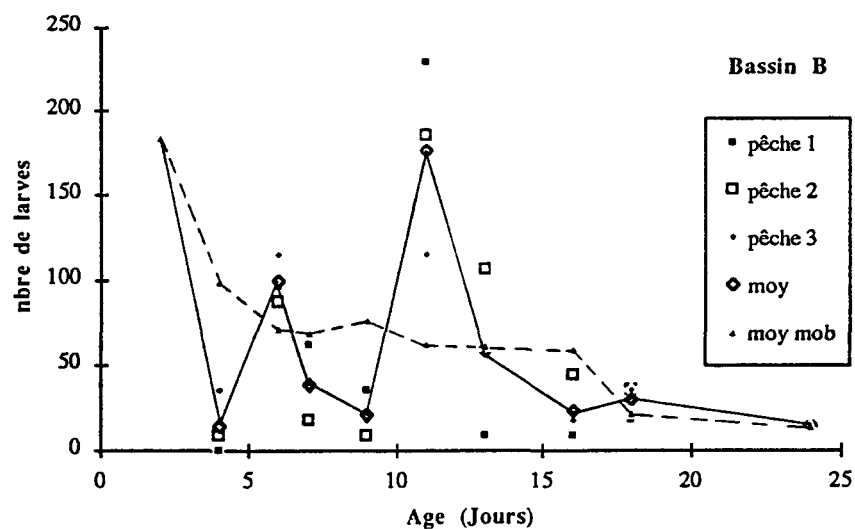


Figure 18: Variations de l'effectif des larves d'*Heterobranchus longifilis* (nbre m⁻²) au cours du cycle d'étude à chacun des trois sites d'échantillonnage (P₁; P₂; P₃) dans les bassins B, C et D.

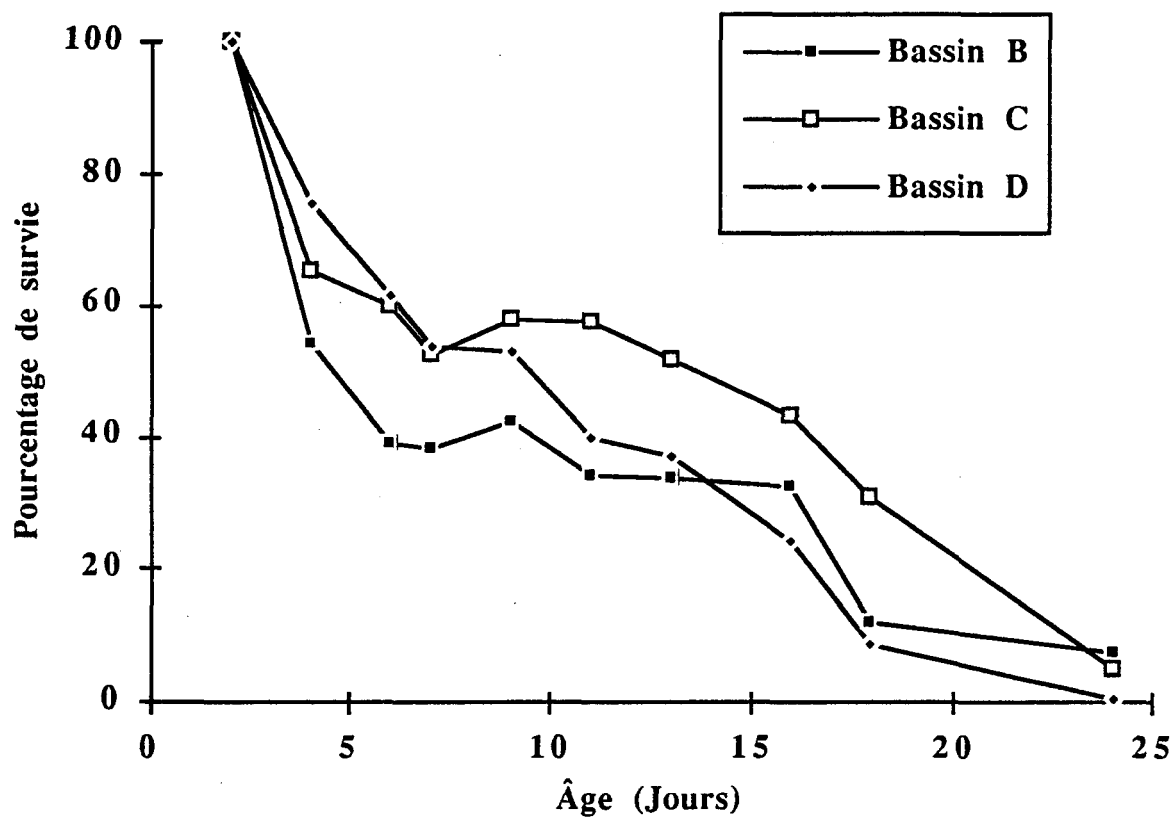


Figure 19: Courbes de survie (en %) des larves d'*H. longifilis* en fonction de leur âge dans les bassins B, C et D.

CHAPITRE 4

DISCUSSION

1) Évolution des facteurs physico-chimiques

La température des eaux a très peu varié lors de la première semaine (27,5-29,5°C) et l'élévation de la température que nous avons observée durant la dernière moitié de l'expérience, s'explique par les fortes périodes d'insolation qui ont dominé durant les 10 derniers jours de l'expérience où la température de l'air ambiant oscillait entre 31 et 33°C. De telles conditions thermiques devenaient optimales pour la croissance des espèces.

Le chaulage préliminaire des bassins a permis d'amener rapidement le pH de l'eau de remplissage à des valeurs supérieures à 6, par un accroissement de l'alcalinité et du pouvoir tampon et via une hydrolyse chimique des matières organiques (Arce et Boyd, 1975; Hunt et Boyd, 1981). Ensuite, principalement sous l'effet des processus biologiques, le pH variait généralement entre 6,5 et 7,5, valeurs qui ne sont pas très éloignées de celles observées dans les milieux naturels (Delincé, 1992).

L'ajout d'éléments nutritifs (phosphate d'ammonium), lors du remplissage des bassins, a permis aux organismes du phytoplancton de se développer rapidement, contribuant ainsi à enrichir le milieu en oxygène dissous. Les fortes concentrations en oxygène dissous (figure 7), durant la première semaine, s'expliquent ainsi vraisemblablement en partie par la forte activité photosynthétique dans les divers bassins pendant cette période.

Dès le début de l'expérimentation, les 3 sels nutritifs (phosphates, nitrates et ammoniacque) sont relativement abondants (figure 9). Nous présumons que l'enrichissement des eaux est dû aux apports fertilisants ainsi qu'à la minéralisation de la matière organique; l'activité bactérienne semblant être relativement importante dans les bassins.

Après cette période de richesse initiale en éléments nutritifs, on assiste à une décroissance des concentrations qui correspond probablement en grande partie à une consommation par les algues au cours de leur développement exponentiel. Les ions ammonium sont les premiers et les plus massivement utilisés par les cellules algales (dès le J₃). L'utilisation des nitrates par les organismes du phytoplancton ne semble commencer qu'à partir des J₆₋₇, c'est-à-dire au moment où les teneurs en azote ammoniacal ont atteint des niveaux aussi bas que 4 $\mu\text{M.L}^{-1}$. Il est bien connu que les organismes du phytoplancton utilisent préférentiellement l'ammoniaque aux nitrates lorsque les 2 formes sont simultanément présentes (Pourriot *et al.*, 1982). L'impact de la consommation par le phytoplancton apparaît de façon beaucoup moins net dans le cas des ions phosphates malgré une diminution assez marquée de leur concentration au J₁₀.

2) Modalités de colonisation des bassins.

La comparaison de nos résultats concernant les biomasses phytoplanctoniques et zooplanctoniques et de ceux obtenus simultanément par Marc Bouvy (comm. pers) concernant les protozoaires (figure 20), permet d'analyser la succession des principales communautés biologiques dans les bassins et d'évaluer leur importance relative.

L'apparition des différentes communautés planctoniques dans les bassins est en rapport étroit avec les diverses conditions physico-chimiques et trophiques du milieu. Ainsi, la première communauté que nous avons identifiée et qui a colonisé le milieu est celle du phytoplancton, colonisation qui est en lien direct avec les éléments nutritifs disponibles dans le milieu. La communauté phytoplanctonique présente le premier pic d'abondance (J₅₋₆) avec des concentrations oscillant entre 3 000 et 3 600 $\mu\text{g C.L}^{-1}$. C'est également cette même communauté qui montre le plus grand développement durant toute l'expérience car un deuxième pic est observé vers le J₁₂ (concentrations maximales variant entre 8 000 et

11 600 $\mu\text{g C.L}^{-1}$ dans les divers bassins) et un troisième pic, enregistré au J₂₁, avec des concentrations variant entre 4 000 et 7 300 $\mu\text{g C.L}^{-1}$ dans les quatre bassins.

Les autres organismes planctoniques comme les Flagellés, les Ciliés et les Rotifères se développent de façon à peu près synchrone après le premier pic du phytoplancton. Ainsi, le premier pic d'abondance des Flagellés est observé vers les J₆₋₇, avec des valeurs maximales de 200 à 300 $\mu\text{g C.L}^{-1}$ dans les quatre bassins tandis que vers les J₁₈₋₂₃, le deuxième pic se traduit par des valeurs extrêmement faibles dans les bassins A et D (de l'ordre de 55 $\mu\text{g C.L}^{-1}$) mais un peu plus élevées dans les bassins B et C (150-200 $\mu\text{g C.L}^{-1}$) (figure 20).

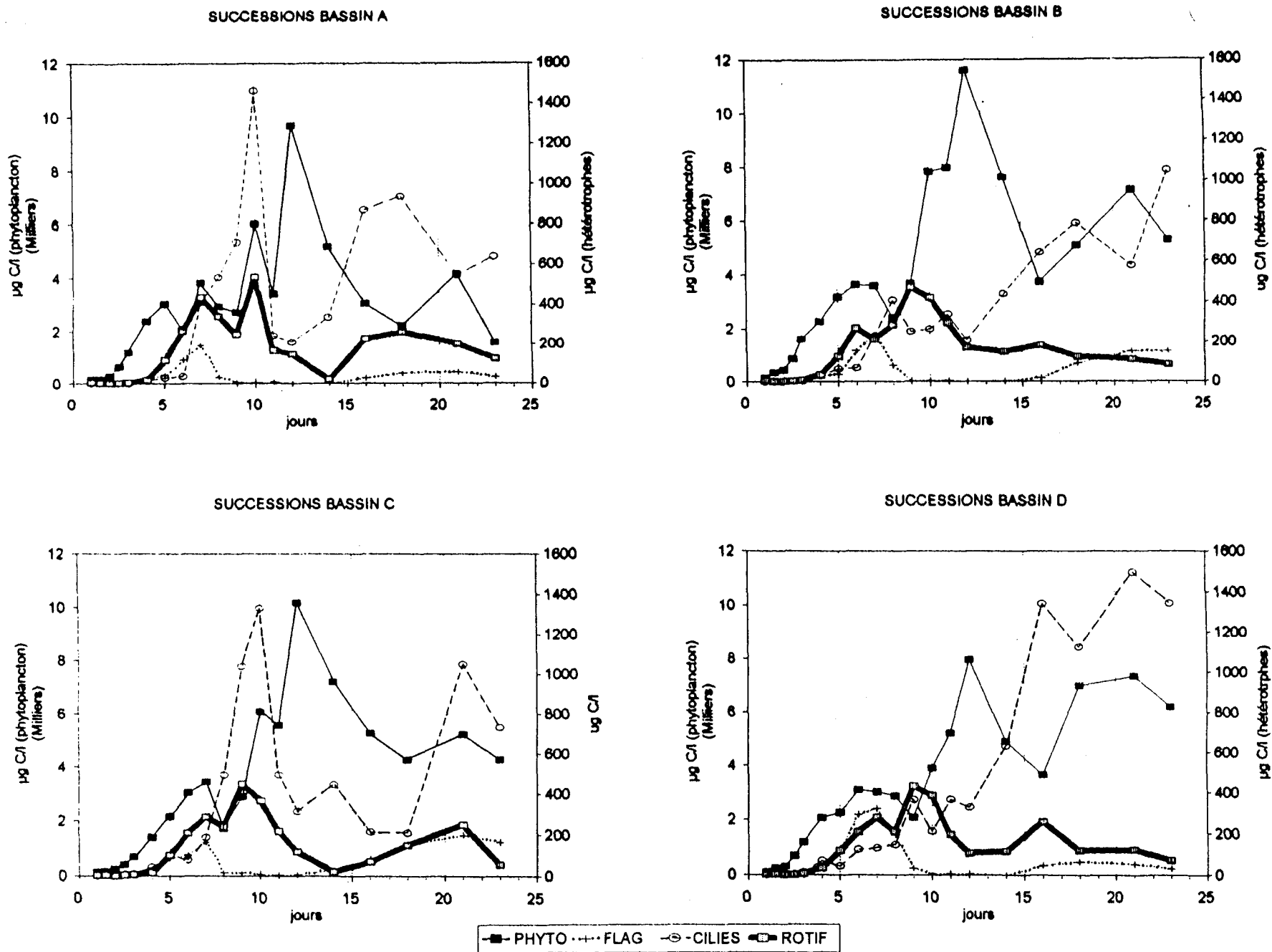


Figure 20: Variations des biomasses ($\mu\text{g C.L}^{-1}$) des différentes communautés planctoniques dans les bassins.

Pour leur part, les Ciliés ont un temps de latence plus long, mais présentent un développement important qui diffère d'un bassin à l'autre. Au J₁₀, nous avons enregistré de fortes concentrations, particulièrement dans les bassins A et C (respectivement 1 460 et 1 330 $\mu\text{g C.L}^{-1}$). Durant la 2ème moitié de l'expérience (J₁₂-J₂₃), la biomasse des Ciliés a varié entre 950 et 1 500 $\mu\text{g C.L}^{-1}$ avec des valeurs particulièrement élevées dans le bassin D (figure 20).

Quant aux Rotifères, leur biomasse est relativement moins importante que celle des Ciliés. Cependant, ils se développent mieux que les Flagellés qui n'apparaissent dans les bassins qu'avec de faibles densités au début et à la fin du cycle (figure 20).

Le développement de ces différentes communautés d'hétérotrophes dépend de leur habilité à brouter le matériel particulaire. D'ailleurs, ces organismes atteignent leur premier pic d'abondance entre les J₅₋₁₀ (figure 20), période correspondant à la faible densité des particules dont la taille varie entre 6 et 12 μm (figure 11); ces particules constituent une partie importante de la ration des Rotifères. Il semble donc qu'il y ait eu un impact significatif du broutage par les communautés hétérotrophes sur le fléchissement du premier pic algal. Cet impact est confirmé, dans le cas des Rotifères, par le fait que le broutage journalier de la communauté atteint, à cette période, des valeurs équivalentes à celle de la biomasse du phytoplancton (figure 15). Il pourrait également s'établir une compétition pour la nourriture entre les individus de ces 3 communautés.

La compétition est fonction de la quantité et de la qualité de la nourriture dans l'écosystème. Selon Tilman (1982), quand la nourriture est limitée, les espèces peu abondantes sont favorisées par rapport aux espèces très abondantes. Par contre, quand le niveau des ressources baisse sous le seuil minimal exigé par les individus, la compétition

dépendra de leur capacité à résister à l'inanition. De façon générale, les espèces de grande taille sont favorisées par la compétition, mais défavorisées par la prédation.

Une telle compétition pour la ressource peut notamment expliquer la quasi-disparition des Flagellés après la période J₈-J₉, alors que les autres communautés continuent à se développer. Cependant, il ne faut pas écarter l'impact probable d'une consommation par broutage des autres communautés hétérotrophes de taille plus importante (Ciliés et Rotifères).

En plus de la compétition pour la nourriture, l'ajout des larves de Silure dans les bassins a certainement influencé, par la prédation, la succession des espèces planctoniques car ces larves de poissons ont une préférence pour les individus de grande taille. Cette sélection, au cours de la prédation, pourrait rétablir l'équilibre dans le milieu entre les individus de petite taille et ceux de grande taille.

3) Processus de régulation.

a) Phytoplancton: Hormis la limitation nutritive liée à un épuisement relatif (par rapport à la forte biomasse phytoplanctonique existante) de l'ammoniaque au moment du pic, il n'y a pas de limitation importante du phytoplancton par les nutriments pendant le suivi. Cela est en partie dû aux apports continus d'aliments de poissons en guise de fertilisant. Ces aliments étaient en effet vraisemblablement pas ou peu recherchés par les larves, du moins jusqu'à un âge de l'ordre de 10 jours. Par contre, nous observons un impact évident du broutage par les Rotifères qui limite l'expansion du premier pic algal de J₅ à J₈, et qui modifie la structure dimensionnelle du seston. Les Rotifères exercent en effet un broutage plus élevé sur les particules > 6 µm (en grande partie des algues) et prélèvent une grande partie de leur ration dans la gamme 6-18 µm. Ils limitent donc le développement de cette fraction pendant leur maximum d'abondance (J₅-J₁₂ environ), favorisant, par ailleurs, le développement des autres

fractions. Il y a donc des modifications de l'abondance, de la composition et de la structure dimensionnelle (pourcentage du volume particulaire total représenté par les différentes classes de taille considérées) de la communauté algale et du tripton provoquées par le broutage des Rotifères (régulation descendante).

b) Rotifères: Parmi les populations d'hétérotrophes, les Rotifères occupent en moyenne le 2ème rang après les Ciliés. Leur biomasse est surtout due aux espèces *E. macrourus* et *B. angularis*. Malgré la présence d'une quantité importante d'algue, la biomasse des Rotifères est en général peu abondante dans les quatre bassins. Ceci peut s'expliquer par leur prédilection pour les particules de taille comprise entre 6-12 μm qui ne représentent que 5 à 13% du volume particulaire total dans les divers bassins, et nous présumons qu'il y a eu, à certains moments, limitation nutritive pour les Rotifères. Par ailleurs, la prédation ne semble pas avoir un impact prononcé sur la communauté des Rotifères. Ce fait s'illustre bien dans le bassin A (témoin) où en l'absence totale de prédation, la densité et la biomasse totales des Rotifères diminuent à partir du J₁₀ comme dans les bassins empoisonnés. Par ailleurs, les larves de Silure sont introduites au J₇ alors que *B. calyciflorus* est déjà en forte décroissance. Enfin, on a vu que l'espèce *B. angularis* était très peu ingérée, probablement en raison de sa petite taille. Il est toutefois possible que le fait que l'espèce *E. macrourus*, très ingérée, soit moins abondante dans les bassins empoisonnés que dans le bassin témoin, résulte de la prédation subie par cette espèce de la part des larves de Silure, notamment dans le bassin D. Finalement, ces observations concordent assez bien avec les conclusions de Gliwicz et Pijanovska (1988), selon lesquelles la sélection des proies par les larves de poissons dépend de la densité et de la vulnérabilité des proies; le plus souvent, le régime alimentaire des larves est composé de l'espèce la plus vulnérable lorsque la prédation est sélective ou de l'espèce la plus abondante quand la prédation est non sélective.

c) Larves: Nous assistons à une limitation de la croissance en poids des larves par les ressources trophiques. Les proies potentielles (Rotifères) ne sont pas facilement identifiées par les larves de poissons car elles sont mélangées à un magma d'algues coloniales de taille identique. Beaucoup plus abondantes, ces algues sont facilement détectées et ingérées comme des proies en plus grande quantité que les Rotifères. Le problème que nous avons constaté, c'est que ces algues ne sont pas digérées; elles demeurent apparemment intactes (conservent leur forme et leur coloration) dans les contenus digestifs des Rotifères. Ces algues constituent donc des «proies leurres». En plus de la limitation par les ressources trophiques, la croissance des larves de poissons est peut-être limitée par le cannibalisme qu'exercent les *jumpers*, larves de taille très supérieure à celle des autres larves. Ces larves (*jumpers*) avaient un taux de croissance 3 fois plus élevé que celui des autres larves. Très peu nombreux au départ, les *jumpers* consommeraient alors préférentiellement les plus grandes larves soumises à leur prédation.

4) Alimentation des larves

L'efficacité de la prédation exercée par les larves est fonction de plusieurs facteurs, notamment de leur vitesse de natation et de leur efficacité dans la capture. Il a été prouvé que, lors des premiers jours d'alimentation, les larves ont une nage relativement lente (Fukuhara, 1983) et un faible taux de capture (2-10%) (Hunter et Kimbrell, 1980). D'une façon générale, la probabilité de rencontre des larves avec leurs proies est intimement liée à l'effet combiné de la photopériode et de la concentration des proies dans la colonne d'eau (Dowd et Houde, 1980; Peguin, 1984)

Dans le cas présent, du fait que les larves d'*H. longifilis* détectent leur proie de façon tactile à l'aide de leurs barbillons, l'effet de la lumière n'a pu être qu'indirect (c'est-à-dire un rôle éventuel sur la répartition spatiale des Rotifères). Par ailleurs, la prédation nous

apparaît plutôt comme étant sélective. En effet, en ce qui concerne les Rotifères, les *B. angularis* qui étaient très abondants dans le milieu pendant la première semaine après l'empoissonnement, (durant la période J₈-J₁₁, figure 13) sont très peu souvent présents dans les contenus intestinaux, alors qu'ils auraient dû y être facilement identifiées (lorica), s'ils s'y étaient trouvés. Cette faible capture est vraisemblablement liée à la petite taille de cette proie. Plus globalement, l'examen du contenu stomacal nous a également révélé que les larves ont ingéré presque aussi souvent de Rotifères que d'Insectes (tableau 3). Sur les 197 larves examinées, les Rotifères ont été observés chez 77 individus, et les Insectes, chez 67 individus. Enfin, le pourcentage d'occurrence par taille des larves (tableau 4), montre que les larves de la taille comprise entre 6 et 10 mm préfèrent les Rotifères tandis que chez les larves dont la taille est comprise entre 10 et 12 mm, il y a autant de Rotifères que d'Insectes; chez les larves plus âgées (12-20 mm), il y a plus d'Insectes que de Rotifères.

5) Taux de croissance et de survie des larves.

Malgré la diversité et la disponibilité de la nourriture, nous avons observé une diminution de la croissance depuis le bassin B (charge de larves la plus faible) jusqu'au bassin D (charge de larves la plus élevée), sans doute parce que les larves du bassin D, beaucoup plus nombreuses, devaient se partager un stock de nourriture qui est à peu près identique à celui des bassins B et C. Les taux de croissance observés durant toute la période d'étude étaient très faibles (0,14-0,18 mg.mg⁻¹.d⁻¹).

L'allure générale des courbes de croissance (figure 17) indique que la croissance est de forme exponentielle. Mais les taux de croissance que nous avons observés (0,14 à 0,18 mg.mg⁻¹.d⁻¹) dans l'ensemble, sont très faibles en comparaison à ceux notés par Kerdchuen *et al.* (1983) avec des valeurs comprises entre 0,24 et 0,41 mg.mg⁻¹.d⁻¹ ou à la croissance des *jumpers* dans nos bassins (taux de croissance moyen de 0,3 mg.mg⁻¹.d⁻¹).

Les taux de survie en fin d'expérience se sont avérés faibles, très faibles dans les bassins B et C et presque nuls dans le bassin D . On note cependant que ces taux de survie étaient encore appréciables (40-50%) et voisins dans les trois bassins jusqu'à un âge de l'ordre de 13 jours, soit 11 jours après l'empoissonnement (figure 19). La survie baisse très rapidement ensuite. Cette grande mortalité en fin d'expérience est certainement due au cannibalisme exercé par des *jumpers* qui ont commencé à être pêchés à partir de J16, signe qu'ils commencent à être abondants. La diminution progressive de la survie serait aussi attribuable au fonctionnement général du système qui, très vite, produit une importante masse d'algues. Comparé à d'autres systèmes, notamment les travaux de Legendre (1991) (où les chercheurs ont obtenu une survie moyenne de 68% après 15 jours avec des nauplii d'*Artemia salina* comme aliment de départ), le présent système paraît moins efficace en terme de survie.

De façon générale, nous pouvons dire que les faibles taux de croissance, la faible survie et l'hétérogénéité de la taille des larves sont les conséquences d'une insuffisance alimentaire quantitative.

CHAPITRE 5

CONCLUSION

La présente étude nous a permis de vérifier la qualité des Rotifères comme source de nourriture pendant la phase larvaire d'*Heterobranchus longifilis*. Nous avons montré que les larves de Silure ont préféré les Rotifères aux autres organismes zooplanctoniques présents dans les bassins. L'étude des contenus stomacaux nous a révélé que le pourcentage de présence des Rotifères ne dépassait généralement pas 50%, à l'exception du bassin C où le pourcentage atteignait 62% (dans les contenus stomacaux des 61 larves observées). C'est surtout l'espèce *Epiphanes* sp. qui est le Rotifère le plus consommé. Cette sélection des larves explique aussi la faible croissance et le faible taux de survie. On peut également invoquer la non digestibilité d'un des espèces *Philodina* sp. retrouvée systématiquement intacte dans le tube digestif des larves. Les larves ont surtout ingéré des algues (*Cælastrum* sp., *Cænochloris* sp. et *Wesdenella* sp.) mais ces algues n'étaient pas digérées. Malgré les faibles taux de survie et de croissance observés dans la présente étude, il reste que les Rotifères constituent souvent des proies de bonne qualité comme aliment de base pendant la phase larvaire de certains poissons, comme l'ont démontré les travaux de Lubzens *et al.* (1989) et de Landau *et al.* (1988).

Les solutions proposées pour améliorer les performances de croissance et de survie des larves de Silure seraient: 1) d'utiliser des proies plus grosses (e.g. Cladocères, Copépodes); 2) de limiter la période d'élevage en bassin à 10-12 jours (larves âgées de 12-14 jours), pendant laquelle les larves ont un régime à dominance zooplanctophage, et au terme de laquelle le phénomène de cannibalisme est encore peu développé (où la survie est de l'ordre de 50%).

Le système utilisé n'a cependant pas encore fait ses preuves en terme de survie et de croissance, mais, nous pensons qu'il pourrait être amélioré, soit en retardant le moment d'empoissonnement, soit en fixant un seuil de biomasse pour les espèces planctoniques à

tester comme proies potentielles, soit en favorisant la monoculture d'une espèce zooplanctonique donnée. Nous pourrions également l'améliorer en freinant l'expansion des algues coloniales par un contrôle nutritif au niveau des nutriments, ou en éliminant complètement ces algues par un tamisage plus serré du «starter».

Des études ultérieures seront certainement nécessaires pour optimiser toutes les étapes de ce système d'élevage et ainsi, améliorer les techniques d'aquaculture utilisées pour les pisciculteurs africains.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCE, R. G. et BOYD, C. E., 1975. Effects of agricultural limestone on water chemistry phytoplankton productivity and fish production in soft water ponds. *Trans. am. Fish. Soc.* 104: 308-312.
- DAGET, J., et ILTIS, A., 1965. Poissons de Côte d'Ivoire (Eaux douces et eaux saumâtres). *Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, n° 74, 385 p.
- DELINCÉ, G., 1992. The Ecology of the Fish Pond Ecosystem. *With special reference to Africa*. Institute of Animal Ecology, University of Ghent, Belgium. 230 p.
- DOWD, C. E. et HOUDE, E. D., 1980. Combined effects of prey concentration and photoperiod on survival and growth of larval sea bream, *Archosargus rhomboidalis* Sparidae. *Mar. Ecol. Prog. ser* 3: 181-185.
- FUKUHARA, O., 1983. Effects of prey density on the swimming behaviour of larval black porgy *Acanthopagrus schlegelii* Bleeker. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab* (15):97-101.
- GLIWICZ, M. Z. et PIJANOWSKA, J., 1988. The Role of Predation in Zooplankton Succession. *Bulletin of Marine Science* 43:951-965.
- HARDY, D., 1988. Côte d'Ivoire: des lagunes fertiles. Développement, ACDI, Printemps, pp 22-23.
- HUNT, D., et BOYD, E., 1981. Alkalinity losses from ammonium fertilizers used in fish ponds. *Trans. am. Fish. Soc.* 110: 81-85
- HUNTER, J. et KIMBRELL, C. M., 1980. Early life history of pacific mackerel *Scomber japonicus*. *Fish Bull* 78: 89-102.
- KERDCHUEN, N., 1992. L'Alimentation artificielle d'un Silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Teleostei, Clariidae). Incidence du mode d'alimentation et première estimation des besoins nutritionnels. Thèse de Doctorat. Université Paris VI, 182 p. 23-28, 43-49.
- KERDCHUEN, N., et LEGENDRE, M. 1991. Influence de la fréquence de la période de nourrissage sur la croissance et l'efficacité alimentaire d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Teleostei, Clariidae.). *Aquat. Living Resour.*, 4, 241-248.
- LANDAU, R., GOPHEN, et WALLINE, P., 1988. Larval *Mirogrex terraesanctae* (Cyprinidae) of lake kinneret (Israel): growth rate, plankton selectivities, consumption rates and interaction with rotifers. *Hydrobiologia* 169: 91-106.
- LAZZARO, X., 1987, A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia* 146: 97-167.
- LEGENDRE, M., 1983. Examen préliminaire des potentialités d'un Silure africain *Heterobranchus longifilis* (Valenciennes, 1840) pour l'aquaculture en milieu lagunaire. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*. Vol. XIV, n°2, 97-107.

- LEGENDRE, M., 1988. Bilan des premiers essais d'élevage d'un Silure africain, *Heterobranchus longifilis* (clariidae), en milieu lagunaire (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Atelier International sur la Recherche Aquacole en Afrique, Centre de Recherches pour le Développement International (C R D I), Ottawa, Canada.
- LEGENDRE, M., 1991. Potentialités aquacoles des Cichlidae (*Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*) et Clariidae (*Heterobranchus longifilis*) autochtones des lagunes ivoiriennes. Thèse de doctorat. Université Montpellier II, 83 p. + annexes.
- LEGENDRE, M. et TEUGELS, G. G., 1991. Développement et tolérance à la température des oeufs de *Heterobranchus longifilis*, et comparaison des développements larvaires de *H. longifilis* et de *Clarias gariepinus* (Teleostei, Clariidae.). Aquat. Living Resour., 4: 227-240
- LEGENDRE, M., SLEMBROUCK, J., KERDCHUEN, N. et OTEME, Z., 1991. Évaluation d'une méthode extensive d'alevinage des Clariidae en cages implantées en étangs. Document ORSTOM Montpellier, n°4, 35p. + annexes.
- LORENZEN, C. J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr., 12: 343-346.
- LUBZENS, E., TANDLER, A. et MINKOFF, G., 1989 Rotifers as food in aquaculture. Hydrobiologia 186/187, 387-400.
- MICHA, J-C., 1973. Etude des populations piscicoles de l'Ubanguï et tentatives de sélection et d'adaptation de quelques espèces à l'étang de pisciculture. Centre Technique Forestier Tropical, Paris, 110 p.
- PEGUIN, C. L., 1984. The effect of photoperiod and prey density on the growth and survival of larval gilthead seabream, *Sparus aurata* L. (Perciformes, Teleostei). M. Sc. thesis, Hebrew University, Jerusalem: 93 pp.
- POURRIOT, R. et DELUZARCHES, M., 1971. Recherches sur la biologie des rotifères II. Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. Annls. limnol., 7, 1: 25-52.
- STRICKLAND, J. D. et PARSONS, T. R., 1972. A pratical handbook of sea water analysis. Bull. Fish. Res. Board Can., 167, 311 pp.
- TEUGELS, G. G., DENAYER, B. et LEGENDRE, M., 1990. A systematic revision of the African catfish genus *Heterobranchus* Geoffroy-Saint-Hilaire, 1809 (Pisces, Clariidae). Zool. J. Linn. Soc., 98, 237-257.
- TILMAN, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University press, 269 pp.
- UNIVERSITÉ du QUÉBEC, 1993. Politique cadre de l'Internationalisation adoptée par l'Assemblée des Gouverneurs de l'Université du Québec, le 3 novembre 1993.