

Réseaux trophiques et production piscicole en étangs fertilisés (Dordogne, France)

Food webs and fish production in fertilized ponds (Dordogne, France)

O. SCHLUMBERGER *¹, N. BOURETZ²

SUMMARY

The main parameters (physicochemistry, plankton, fish) of two sets of fish ponds (8 and 9 ponds respectively; area between 0.2 and 1.2 ha; mean depth: 1.5 m) located in south-west of France were monitored during two consecutive seasons (1995, 1996). The benthic macroinvertebrates and the microbial loop were not taken into account for these field studies. No macrophytes were growing into the studied ponds. The multivariate analyses of the two yearly data bases provided informations on the strength of the various links among and between the successive compartments of the food web (physicochemistry of water, phytoplankton, zooplankton and fish) and identified the bottlenecks of the food web to the fish production.

Integrated water samples were collected bimonthly (from May to September) for field measurements (T° , pH, dissolved O_2 , Secchi disc transparency, conductivity) and laboratory analyses ($[N.NH_4]$, $[N.NO_2]$, $[N.NO_3]$, [ortho-P], [Ca] using a HACH spectrophotometer). The groups of planktonic algae (Diatoms, Desmidiaceae, Dinophyceae, Chlorococcales and Volvocales, Euglenophyceae, Cyanobacteriae) were identified and classified in three categories (dominant, present, rare). Rotifers, Cladocerans and Copepods were numbered (N/litre) into two size classes (large or small, with a threshold at 400 μ m). One hundred liters of pond water were filtered through a plankton net (mesh size: 80 μ m) and the volume of sedimented zooplankters measured as zooplankton biovolume (mL/100 liters). The total numbers of fish stocked and collected are noted (weight and number of fish/species; age classes). Working on private production ponds, we were not allowed to make catches for stomach contents studies.

1. UR Ressources ichtyologiques en plans d'eau. CEMAGREF, BP 5095, 34033 Montpellier cedex 1, France.

2. 7, Impasse du Pas du Loup, 30700 Uzès, France.

* Correspondance. E-mail : olivier.schlumberger@montpellier-cemagref.fr

Les commentaires seront reçus jusqu'au 31 mars 2003.

The data from each season were analysed through PCA, MCA, crosstabs (STATBOX software from GRIMMER); for each species of fish a ratio was computed between the biomass of the collected juveniles and the biomass of the stocked breeders.

In the studied fish ponds like in other eutrophic bodies of water, the densities of the planktonic organisms follow a bimodal evolution, with high numbers at the end of spring (June) and the end of summer (August), separated by a phase of more transparent water. During the first phase, *Daphnia* and large Cladocerans are predominant with Chlorophyceae, replaced later in the season by species of smaller size and shorter life cycle (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Cyclops*), associated with Cyanobacteria, at a time where predation by fish is more intense as their biomass increase. In spring, different algal communities develop with density depending on the initial concentrations of inorganic N and PO₄ and the PO₄/N ratio. If the available dissolved N and P are infra-optimal, mixotroph algae (Chrysophyceae, Dinophyceae) and Rotifers predominate. When [N] is not limiting (N/P between 4/1 and 10/1), Chlorophyceae become predominant, but if PO₄ is in relative excess, they are replaced by Cyanobacteria. The abundance of grazing Cladocerans is linked to the capacity of the available algal cells to be ingested. Cyanobacteria can already become predominant in May because of the selective grazing by Cladocerans on more readily ingestible phytoplankton taxa. Links among groups of zooplankton are evidenced: small grazers (Rotifers, Cladocera < 0.4 mm) attain high densities only when there is neither competition from larger Cladocerans nor predation by Copepods.

During the second season as the management of the pond fertilization improved, the links between the zooplankton biovolume and the fish production became more evident through the statistical analysis. High net fish productions are linked to high zooplankton biovolumes (> 2 mL/100 L), a water transparency between 0.30 and 0.70 m and are related to a shift from small size species (< 400 µm) in spring to larger specimen in summer (Cladocerans and Copepods > 400 µm). In spring numerous small zooplankters facilitate the survival of the fish fry, whose growth is later ensured by high densities of larger Crustaceans.

From the fish production data, the ratios between the biomass of collected juveniles and the biomass of stocked breeders were compared under different rearing conditions for the various species. Roach *Rutilus rutilus*, tench *Tinca tinca* and gudgeon *Gobio gobio* have similar production potentials when reared separately (juveniles production in kg is 5 to 7 times the biomass of the breeders). When roach and tench are reared together under the same conditions, the ratio is divided by 2 for each species, but the total net production of fish remains at the same level (500-600 kg/ha). This shows that there is a strong feeding competition on zooplankton between the juveniles of roach and tench. In opposition, there is little feeding competition between roach and gudgeon. When the two benthic species are associated, tench strongly dominates the gudgeon. The addition of a carnivorous species to the association of roach + tench reduces the final total production by 250-300 kg/ha. Between 30 and 40 kg of carnivorous fish (*Esox lucius* or *Stizostedion lucioperca*) are produced at the expense of the equivalent of a final biomass of 200 kg/ha of young Cyprinids. The pressure of predation from these two top consumers is 2 to 3 times less intense compared to the predation exerted by the large-mouth bass *Micropterus salmoides*.

As the basic food for juvenile fish, the zooplankton can be considered here as the key element of the food web, between the bottom-up (production) and top-down (predation) effects. The ortho-phosphate concentration is the limiting factor for the ascending regulation of the food web, and the amount of initially stocked fish regulates the top-down effects. The maximum net final fish production reached about 800 kg/ha with roach alone, or in association

with tench. In such cases, Cyanobacteria were dominant in the pond with the presence of Chlorophyceae. The low density of zooplankton and the sub-optimal dissolved oxygen concentrations during the day seem to indicate that at such production level, the food chain is near to collapse.

Key-words: fish pond, food web, plankton, fish.

RÉSUMÉ

Des séries de données (physicochimie, plancton, poisson) collectées pendant deux saisons consécutives sur deux groupes d'étangs de pisciculture de Dordogne (Sud-ouest de la France) ont été analysées statistiquement (analyses en composantes principales ACP, analyse des correspondances multiples ACM, tris croisés). Des liens significatifs entre les différents constituants de la chaîne trophique ont été identifiés, et les facteurs clés de la production piscicole mis en évidence. En début de saison, une régulation ascendante oriente la composition et l'abondance de la flore algale, suivant les concentrations de N et PO₄ et leurs proportions relatives. L'abondance du zooplancton filtreur est liée à la fois aux ressources trophiques disponibles (cellules algales aisément ingérables) et à la pression de prédation qu'il subit de la part des juvéniles de poissons. La production piscicole de gardon (*Rutilus rutilus*) et de tanche (*Tinca tinca*) est plus faible si ces espèces sont associées (compétition alimentaire interspécifique chez les juvéniles) ou produites en présence d'un carnivore. En contre-partie d'une production piscicole plus faible, la stabilité de la structure du réseau trophique est accrue. Les concentrations en P-PO₄, la quantité de grands Crustacés planctoniques et une densité de poissons adaptée aux capacités du milieu constituent les facteurs clés de la production piscicole finale.

Mots clés : étang piscicole, réseau trophique, plancton, poisson.

1 – INTRODUCTION

Les étangs de pisciculture régulièrement exploités représentent une superficie d'environ 70 000 ha en France, ce qui en fait le patrimoine de ce type le plus étendu d'Europe. Cela représente environ 35 000 étangs (superficie moyenne : 2 ha ; profondeur moyenne 1,5-2 m) pour une production annuelle d'environ 8 500 tonnes. La gestion des étangs suit un cycle annuel. Leur remplissage a lieu en hiver (janvier-février), et le poisson mis à grossir est introduit peu après, en quantités et qualités définies. Il s'agit d'une polyculture où chaque espèce occupe une niche trophique différente. Le choix de ces espèces résulte de la demande du marché (le repeuplement pour la pêche sportive est le principal débouché, avec la consommation). Traditionnellement, sont associés la carpe commune *Cyprinus carpio* sur benthos et détritus en zones profondes et occasionnellement gros zooplancton, la tanche *Tinca tinca* sur benthos en zones littorales, et le gardon *Rutilus rutilus* comme omnivore pélagique ; l'espèce carnivore est le brochet *Esox lucius*. L'anthropisation de ces milieux est forte, puisqu'en toute rigueur un gestionnaire d'étang cherche à ce que les éléments du milieu aquatique (physicochimie, plancton, poisson) se situent dans leurs gammes de valeurs optimales respectives pour la production piscicole, soit par action directe (fertilisation, amendement), soit en évitant des

interventions pouvant être néfastes pour tel critère (teneur en oxygène dissous). Cette polyculture est de type semi-intensif (rendements de 150-200 kg/ha/an) par fertilisation de l'étang, sans alimentation directe des poissons par le pisciculteur.

En Dordogne, les options de gestion retenues et la typologie des étangs (souvent à fond de sable) permettent d'effectuer des associations d'espèces originales. Au gardon et à la tanche s'ajoute le goujon *Gobio gobio* consommant du petit benthos en milieu sablonneux. Le brochet peut être remplacé par le sandre *Stizostedion lucioperca* ou plus rarement par le black-bass à grande bouche *Micropterus salmoides*.

À partir de relevés (physicochimie, plancton, poisson) effectués pendant deux saisons de production sur deux groupes d'étangs piscicoles homogènes, nous avons cherché à identifier les éléments du réseau trophique dont la production piscicole dépend le plus, en effectuant des analyses statistiques multivariées.

1.1 Éléments de la chaîne trophique pélagique en étangs de pisciculture

Différents paramètres du milieu (y compris des éléments de la chaîne trophique) ont été proposés pour évaluer la production piscicole en grands plans d'eau naturels (concentrations en chlorophylle *a* ; OGLESBY, 1977a, b ; teneurs en phosphore total dissous ; HANSON et LEGGETT, 1982). Il s'avère que ceux-ci ne sont pas applicables dans des milieux aussi anthropisés que les étangs de pisciculture (revue in BARBE *et al.*, 1999). Dans ce type de plans d'eau, en effet, à part la température et la teneur en oxygène dissous, les autres paramètres physicochimiques essentiels ([N inorganique], [P-PO₄], [Ca] dissous), sont optimisés pour favoriser le développement du phytoplancton, et pour que la quasi totalité de la production primaire planctonique puisse être ingérée par le zooplancton filtreur-brouteur. L'objectif est d'éviter l'apparition d'impasses de production dans le réseau trophique aboutissant au poisson. En pratique, dans le cadre d'une bonne gestion piscicole, il est recommandé que des apports de calcium soient effectués pour avoir plus de 30 mg CaCO₃/L dans l'étang (BOYD, 1982, 1997), et de maintenir les concentrations en azote inorganique (N-NH₄ + N-NO₂ + N-NO₃) et phosphore respectivement entre 0,8 et 4 mg N/L et 0,2-0,5 mg P-PO₄/L, ainsi qu'un rapport N/P (N inorganique/P-PO₄) compris entre 4/1 et 10/1 (BILLARD et MARIE, 1980 ; BOYD, 1982, 1997 ; SCHLUMBERGER, 1998). Sur le terrain, lorsque la fertilisation est bien gérée, on constate que les valeurs instantanées en N inorganique et P-PO₄ dissous sont très inférieures à ces valeurs optimales : les apports fractionnés sont rapidement assimilés par les producteurs primaires, ou (dans le cas du phosphore) adsorbés par le sédiment avant relargage progressif vers la colonne d'eau (BERTRU, 1980). D'autre part, du fait de la rétention différentielle entre l'azote et le phosphore qu'ils ingèrent sous forme de matière algale, les organismes planctoniques filtreurs et les poissons contribuent à la fertilisation phosphorée du milieu (DUSSARD, 1966 ; SOMMER, 1989).

Les groupes de phytoplancton, indicateurs de teneurs croissantes en éléments nutritifs dissous ou particulaires, sont ceux identifiés initialement par WURTZ (1958), et repris par BARBE *et al.* (1990) pour l'Indice trophique planctonique. La dimension et la structure des cellules algales doivent permettre leur

bonne intégration dans le réseau alimentaire aboutissant au poisson (BALVAY, 1995 ; LAZZARO et LACROIX, 1995). Dépourvues de coques rigides ou d'enveloppes mucilagineuses, donc facilement ingérables par le zooplancton filtreur-brouteur, les Chlorophycées s'insèrent bien dans le réseau trophique.

La transparence de l'eau mesurée au disque de Secchi permet d'évaluer l'abondance du plancton. Un optimum de 0,30 à 0,50 m (BOYD, 1982 ; 1997) correspond à des étangs pour l'élevage de poissons filtreurs ; ces mesures sont perturbées par des éléments mis en suspension par des espèces fouisseuses.

Consommé directement par les jeunes stades des différentes espèces de poissons et par les adultes non carnivores (Cyprinidés), le zooplancton peut avoir une répartition moins homogène dans l'étang que le phytoplancton (déplacements actifs horizontaux et/ou verticaux vers des habitats plus favorables, entraînement passif par les mouvements de l'eau). En plans d'eau eutrophes, l'évolution des densités planctoniques suit une courbe bimodale, avec des pics d'abondance en fin de printemps (juin) et fin d'été (août), séparés par une phase estivale d'« eaux claires » (GRYGIEREK, 1979 ; SOMMER, 1989). Qualitativement, les grands Cladocères prédominent en début de saison (*Daphnia*) simultanément aux Chlorophycées, puis sont remplacés par des espèces plus petites, à cycle de reproduction plus rapide (*Bosmina*, *Cyclops*, *Ceriodaphnia*), dans un milieu où les Cyanobactéries sont souvent abondantes, et où la prédation par les poissons s'intensifie (POURRIOT et MEYBECK, 1995).

Dans de tels milieux, les Rotifères et les Cladocères assurent la transformation de la matière végétale et permettent son utilisation par les espèces de poissons en élevage. En effet, le régime alimentaire des poissons produits en Europe de l'Ouest ne leur permet pas de valoriser directement la matière végétale aquatique ou la matière organique particulière. Les effets du benthos et de la boucle microbienne dans le réseau trophique aboutissant au poisson n'ont pas été pris en compte dans le cadre de ce suivi de routine sur les étangs.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une base de données a été constituée à partir des résultats de contrôles de routine effectués sur des étangs de Dordogne, qui ont été suivis en 1995 (8 étangs) et 1996 (9 étangs, dont un identique à ceux de la saison précédente). Ces plans d'eau privés sont gérés par leurs propriétaires de manière assez homogène. Leur surface est comprise entre 0,2 et 1,2 ha, pour une profondeur maximale de 2 m au point de vidange devant la digue (profondeur moyenne : 1,5 m). Le substratum de sables alluvionnaires tertiaires ou arène granitique ne favorise pas le développement de macro-invertébrés et de végétaux supérieurs aquatiques. Tous les fertilisants sont déversés de manière fractionnée entre mars et octobre (fumier frais ou fiente de volailles déshydratée : 1-2 t/ha/an ; ammonitrate : 200 kg/ha/an). Les mesures de terrain sont effectuées suivant une fréquence bimensuelle de début mai à fin septembre (période de croissance du poisson).

Concernant les données de physicochimie, sur chaque étang, au point le plus profond, les mesures de température, oxygène dissous, pH et conductivité sont effectuées à environ 0,5 m de profondeur ; la transparence de l'eau est mesurée au disque de Secchi. Au laboratoire, après analyse d'échantillons d'eau (photomètre de terrain HACH DREL 5), on détermine les teneurs en azote inorganique dissous (N-NH₄, N-NO₂, N-NO₃), P-PO₄ dissous, Ca⁺⁺, dureté calcique.

Pour le phytoplancton, après détermination des groupes systématiques présents (Diatomées, Desmidiées, Chlorococcales, Volvocales, Euglénophycées et Cyanobactéries), c'est le groupe d'algues prédominant, révélateur des nutriments disponibles, qui a été noté (BARBE *et al.*, 1990). L'usage de matériel de terrain exclut la possibilité d'effectuer des dosages de chlorophylle *a*, et des matières organiques en suspension.

L'abondance des constituants du zooplancton (Rotifères, Cladocères et Copépodes) est notée (n. indiv./L) en tenant compte de la taille des individus (supérieure ou inférieure à 400 µm) dans chacun des groupes. L'abondance du zooplancton est évaluée par le biais du biovolume décanté (volume des organismes zooplanctoniques présents dans un volume standard de 100 litres d'eau brute filtrés à 80 µm). Ce type de mesure a été retenu car il ne nécessite pas de matériel coûteux et, si nécessaire, peut être effectué en routine par le gestionnaire lui-même. Pendant les premières semaines où les alevins consomment une alimentation exogène, il est nécessaire que le milieu contienne 3 à 5 mL de zooplancton/100 litres pour assurer une bonne survie (HORVATH *et al.*, 1984 ; SCHLUMBERGER, 1998). En absence de Calanoïdes sur les étangs, le terme de Copépodes employé ici concerne les Cyclopidés.

Pour le poisson, on connaît :

- la mise en charge (empoisonnement), c'est-à-dire la quantité de poisson totale (et par espèce) introduite en début du cycle de production. Celle-ci varie suivant les sites et les options de production des gestionnaires. Dans les étangs suivis, il s'agit d'associations à base de gardon et tanche avec, sur certains sites, présence simultanée de black-bass. Dans quelques cas, il y a production monospécifique de gardon. Pour les Cypriidés, cette mise en charge comprend environ 1/3 de géniteurs et 2/3 d'individus âgés d'1 an ;
- la production et la répartition par espèces et classes d'âge lors de la vidange annuelle, intervenant en hiver (kg/ha ; quantité récupérée à la vidange – mise en charge initiale). Un taux d'accroissement (rapport entre la quantité de juvéniles repris et la quantité de reproducteurs introduits initialement) a été calculé pour les différentes espèces en élevage.

Intervenant sur des étangs de production privés, il n'était pas envisageable de capturer des lots de poissons pour des suivis systématiques de contenus stomacaux.

Les traitements statistiques (ACP, ACM, tris croisés ; ESCOFFIER et PAGES, 1990) ont été appliqués aux données rassemblées, éventuellement après codage. Les traitements de données ont été effectués avec le logiciel STAT-BOX (GRIMMER Logiciels).

3 – RÉSULTATS DES ANALYSES STATISTIQUES MULTIVARIÉES

Les analyses (11 ACP, 12 ACM, 6 tris croisés) ont été effectuées de manière à cerner les liens intra- ou extracompartimentaux existants au sein de l'écosystème, et mettre en relief les facteurs les plus importants du réseau trophique pélagique pour optimiser la production piscicole. Les traitements statistiques ont pris en compte séparément chacune des deux phases d'abondance du plancton. La séparation entre première et deuxième période se fait à la mi juillet pour l'année 1995, et à la fin du mois de juin pour l'année 1996. Ne pouvant détailler ici les résultats de chacune des analyses, nous présentons un bilan général. L'interprétation des résultats doit prendre en compte le fait que des liens ayant une validité statistique peuvent correspondre aussi bien à une coïncidence biologique dans le milieu qu'à une réalité énergétique dans le réseau trophique.

Lors de la première phase de développement planctonique de la saison 1995, trois situations différentes ont été notées sur les étangs suivant les disponibilités relatives en N inorganique et P-PO₄ dissous et confirmées par l'analyse statistique (*figure 1*).

Situation 1 : lorsque la fertilisation est insuffisante ou absente, il y a dominance relative d'algues mixotrophes peu ingérables par le zooplancton (Chrysophycées et Dinophycées, avec Euglénophycées. On note simultanément des abondances élevées de petits filtreurs (Rotifères et Cladocères de taille < 400 µm), tandis que les grands filtreurs (Cladocères) et les carnivores (Cyclopidés) sont rares. Cette situation explique les faibles biovolumes (< 2 mL/100 L) et la transparence au Secchi qui dépasse 0,70 m ;

Situation 2 : quand l'azote dissous n'est pas limitant et le rapport N inorganique/P-PO₄ supérieur à 4, les Chlorococcales prédominent (Chlorophycées hors Desmidiées), et les biovolumes sont importants (2-5 mL/100 L) grâce à l'abondance des Crustacés planctoniques (Copépodes, grands Cladocères) ; les transparences au Secchi sont alors faibles (< 0,30 m) ;

Situation 3 : si P-PO₄ dissous est en excès relatif par rapport à N dans les étangs, les Cyanobactéries prédominent, les valeurs de biovolume sont les plus élevées grâce à l'abondance de grands filtreurs (Cladocères) et de Cyclopidés ; les Rotifères restent en quantités notables. La transparence au Secchi est réduite.

La saison suivante, en 1996, une gestion plus rigoureuse de la fertilisation et de la qualité de l'eau a homogénéisé les conditions de milieu en début de saison entre les différents étangs, avec développement de Chlocooccales.

Une prédominance de Cyanobactéries (avec présence accessoire de Chlorophycées) coïncide avec simultanément des teneurs élevées en P-PO₄ dissous, des valeurs de pH > 9, et une transparence réduite de l'eau. Ce phénomène s'observe fréquemment en fin d'été, mais une mauvaise gestion de la fertilisation de l'eau peut faciliter l'apparition de ces algues dès le printemps. Une transparence faible est liée positivement à des biovolumes zooplanctoniques élevés, grâce aux grands Cladocères et aux Cyclopidés. La prédominance de Chrysophycées et Dinophycées, simultanément à une forte transparence de l'eau et à la présence de petits filtreurs (Rotifères, Cladocères

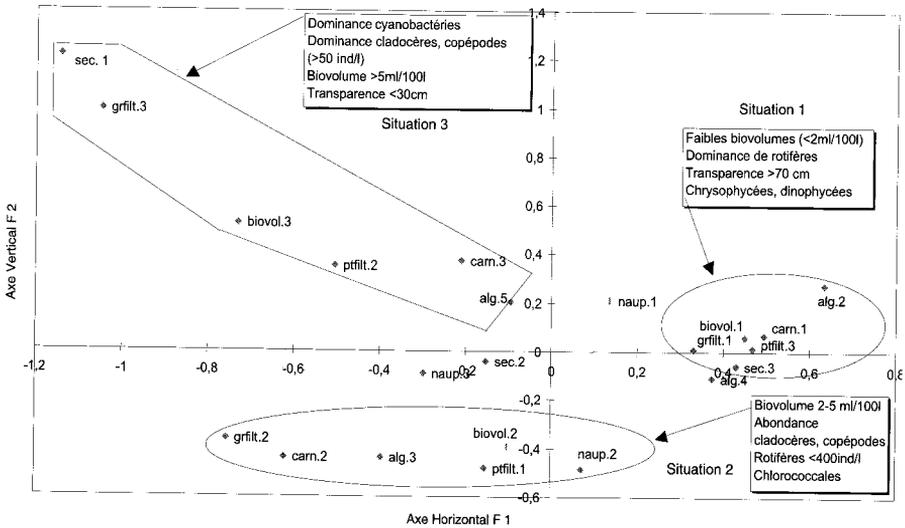


Figure 1

Influence des ressources en azote et phosphore dissous disponibles sur le développement du plancton végétal et animal entre mai et mi-juillet 1995.

(analyse en composantes multiples, représentation de 53 % sur l'axe 1, 48 % sur l'axe 2 ; variables : groupes de phyto- et zooplancton présents et abondances, transparence au Secchi ; individus : étangs).

Les 3 situations hydrobiologiques rencontrées correspondent à un enrichissement progressif du milieu en éléments dissous et en organismes planctoniques. Situation 1 : insuffisance de nutriments N et P dissous (développement d'algues mixotrophes) ; situation 2 : l'azote dissous est non limitant (prédominance d'algues vertes Chlorophycées hors Desmidiées) ; situation 3 : le phosphore dissous est en excès relatif, non-limitant et favorise les Cyanobactéries.

alg. : groupe phytoplanktonique dominant ; 2 : Chrysophycées, Dinophycées ; 3 : Chlorophycées sauf Desmidiées ; 4 : Euglénophycées ; 5 : Cyanobactéries.

sec. : transparence au Secchi ; 1 : < 0,30 m ; 2 : 0,30-0,70 m ; 3 : > 0,70 m.

ptfilt. : petits filtreurs (Rotifères, Cladocères < 400 µm) ; grfilt. : grands filtreurs (Cladocères > 400 µm) ; carn. : zooplancton carnivore (Copépodes Cyclopidés adultes) ; naup. : nauplius. Le chiffre après l'abréviation correspond à des classes d'abondance croissante.

biovol. : biovolume de zooplancton ; 1 : < 2 mL/100 L ; 2 : 2 à 5 mL/100 L ; 3 : > 5 mL/100 L.

Influence of the resources in dissolved N and P on the development of vegetal and animal plankton at the beginning of the 1995 season, between May and mid July.

(multiple correspondances analysis: 53 % representation on axis 1, 48 % on axis 2 ; variables: dominant groups of phyto- and zooplankton and their abundance, Secchi disk transparency; individuals: ponds).

alg.: dominant phytoplankton groups; 2: Chrysophyceae, Dinophyceae; 3: Chlorophyceae excepted Desmidiaceae; 4: Euglenophyceae; 5: Cyanobacteria.

sec.: Secchi disk transparency; 1: < 0,30 m; 2: 0,30-0,70 m; 3: > 0,70 m.

ptfilt.: small grazers (Rotifers, Cladocerans < 400 µm); grfilt.: large grazers (Cladocerans > 400 µm); carn.: carnivorous zooplankton (Copepodes Cyclopidés adults); naup.: nauplius. The number behind the abreviations is corresponding to growing abundance classes.

biovol.: biovolume of zooplankton; 1: < 2 mL/100 L; 2: 2 à 5 mL/100 L; 3: > 5 mL/100 L.

< 400 µm) est liée positivement à des biovolumes faibles. Une abondance de petits filtreurs en début de saison est défavorable à une production piscicole élevée, au contraire d'une abondance de grands Cladocères.

Phytoplancton : les liens entre physicochimie et phytoplancton évoluent au cours de la saison suivant les 2 phases de développement planctonique habituelles dans le cycle annuel.

En 1995, il y a au printemps une prédominance quantitative initiale des Cyanobactéries (accompagnées de Chlorophycées), conséquence de concentrations excessives en phosphore.

En 1996, avec une meilleure gestion de la fertilisation, on observe l'évolution habituelle avec prédominance successive des Chlorophycées (avant fin juillet), puis des Cyanobactéries, sans disparition des Chlorophycées. La gestion des apports azotés a limité le développement des Cyanobactéries, le rapport N inorganique/PO₄ se situant dans la gamme optimale pour les Chlorophycées.

Zooplancton : d'une manière générale, les biovolumes élevés de zooplancton sont liés à l'abondance de grands Cladocères ; l'abondance de Copépodes est favorisée par la prédominance de Chlorococcales, accompagnées d'Euglénophycées et de Desmidiées. Des biovolumes « moyens » (2-5 mL/100 L) sont liés pendant toute la saison de production d'une part à une prédominance dans le milieu de Diatomées, Chrysophycées et Dinophycées, et d'autre part à une production piscicole élevée grâce à l'abondance de grands Cladocères et de Copépodes Cyclopidés. Cette situation révèle l'effet du broutage sélectif des Cladocères herbivores sur le phytoplancton présent. Les groupes d'algues présents sont peu ingérables ; le maintien de densités élevées de Cladocères s'explique par des ressources en matière organique particulière en suspension dans l'eau, conséquence d'apports de fertilisants organiques. Les biovolumes de zooplancton les plus élevés (> 5 mL/100 L) sont dus à un développement de petits filtreurs et de Copépodes, mais cette situation n'est pas favorable à la production piscicole. Les fluctuations saisonnières apparaissent ici aussi, avec des variations inter annuelles. En 1996, l'influence du phytoplancton sur le biovolume de zooplancton varie au cours de la saison :

- avant fin juillet, des biovolumes élevés (> 2 mL/100 L) sont liés à l'abondance de Copépodes et d'organismes filtreurs de petite taille (< 400 µm) avec présence simultanée de Diatomées, d'algues mixotrophes peu ingérables (Chrysophycées, Dinophycées et Euglénophycées). Les grands Cladocères sont peu représentés dans cette situation où ils ne trouvent pas de proies à leur convenance. La transparence au Secchi est forte (> 0,70 m) ;
- dans la deuxième phase de la saison, les faibles biovolumes sont liés à l'abondance de petits filtreurs en présence de Chlorophycées et Cyanobactéries ;
- sur l'ensemble de la saison de production, un biovolume élevé (> 2, voire 5 mL/100 L) est dû aux Copépodes et petits filtreurs, alors que les grands Cladocères ne jouent qu'un rôle limité.

Production piscicole : des productions brutes faibles (< 400 kg/ha/an) sont liées à des empoissonnement eux-mêmes faibles (< 100 kg/ha), à des biovolumes de zooplancton inférieurs à 2 mL sur la saison, à des transparences de

l'eau dépassant 0,70 m. Les taux d'accroissement du gardon, de la tanche et du goujon sont similaires lorsque ces espèces sont produites en monoculture : la biomasse de juvéniles recueillie en fin de saison est 5 à 7 fois plus élevée que celle des géniteurs introduits initialement (gardon ou tanche : 30 kg/ha ; goujon : 8-10 kg/ha). Lorsque gardon et tanche sont mis en élevage ensemble dans les mêmes conditions, le taux de multiplication pour chaque espèce est de l'ordre de 4, pour une production nette finale de même grandeur que lorsqu'elles sont élevées seules (200 kg/ha/an pour chacune des espèces). Lorsque les deux espèces benthophages sont associées (tanche et goujon), la tanche devient fortement prédominante dans la production finale, avantagée par sa fécondité et par un comportement fouisseur plus actif de la part des géniteurs (plus gros que ceux de goujon), des tanches de 1 an introduites, puis des juvéniles issus de la reproduction sur place. L'addition du brochet ou du sandre (8 à 10 kg de géniteurs/ha) à l'association gardon-tanche induit une diminution de la production piscicole totale de 250-300 kg/ha/an. 30 à 40 kg/ha de jeunes carnivores (brochet ou sandre) sont produits aux dépens de l'équivalent d'une production finale de 200 kg/ha de jeunes Cyprinidés. Cette perte de production n'est qu'apparente et doit être relativisée : pour une même densité de géniteurs de Cyprinidés, et en absence de carnivore, les juvéniles de l'année sont plus nombreux mais de plus petite taille que lorsque une espèce carnivore est présente simultanément. Ces individus plus petits supportent beaucoup moins bien les manipulations (tris, transport) et subissent de forts taux de mortalité. Le bilan économique final justifie la production de carnivores avec des Cyprinidés. La pression de prédation du brochet et du sandre paraît être 2 à 3 fois moins intense que celle exercée par le Black Bass *Micropterus salmoides* introduit à des densités voisines.

4 – DISCUSSION

Les liens qualitatifs existant entre les ressources nutritives sous forme dissoutes (N, PO₄) et/ou particulaires, les groupes de phytoplancton et ceux de zooplancton sont ici mis en évidence.

Physicochimie et phytoplancton : les analyses multivariées réalisées ne montrent pas de lien entre le rapport N/PO₄ ou la concentration en N inorganique et le phytoplancton (au seuil statistique de 5 %). Dans les conditions observées et avec le plan de fertilisation optimisé mis en œuvre en 1996, seul le PO₄ a un rôle de facteur limitant. Cette situation s'observe également sur les grands plans d'eau de même niveau d'eutrophisation (eutrophes ; OCDE, 1982). Cette situation oblige à une grande rigueur dans la gestion des interventions de fertilisation de l'eau. Lorsque l'écosystème « étang » se développe après la remise en eau en fin d'hiver, différents assemblages planctoniques peuvent se développer. Au gradient des concentrations et des proportions relatives initiales en azote et phosphore correspondent des évolutions de la composition du phytoplancton qui induisent le développement qualitatif et quantitatif du zooplancton. Si la fertilisation minérale en N et P est insuffisante, des espèces mixotrophes (Chrysophycées et Dinophycées) prédominent dans

le milieu. Une gestion optimale avec N dissous non limitant favorise le développement des Chlorophycées, tandis qu'un excès relatif de phosphore (apports inopportuns et reliquats des saisons précédentes au niveau du sédiment) permet aux Cyanophycées d'être prédominantes dans le milieu très précocement en saison. Leur prédominance peut résulter aussi du broutage sélectif de groupes algaux plus facilement ingérables par les Cladocères. Les avantages spécifiques des Cyanophycées (excrétion de substances allélopathiques ou toxiques, migration pour exploiter les gradients de nutriments : P près du fond, N atmosphérique dissous en surface) leur permettent de maintenir ensuite leur prédominance et coloniser le milieu (SEVRIN-RAYSSAC et PLETIKOSIC, 1990). En présence de Cyanobactéries en début de saison, contrairement à ce qui se passe en fin de saison, le biovolume de zooplancton reste élevé : la biomasse de poisson est encore faible et la prédation qu'elle exerce est limitée. Des apports réguliers d'azote au cours de la saison permettent de modifier le rapport N inorganique/P-PO₄ dissous et de rendre le milieu plus favorable aux Chlorophycées (HOLTZ et HOAGLAND, 1996). Cette situation révèle une régulation ascendante de ce segment du réseau trophique. Les résultats confirment les données de la littérature (BILLARD et MARIE, 1980 ; BOYD, 1982, 1997 ; SCHLUMBERGER, 1998) : des teneurs en PO₄ dissous régulièrement supérieures à 0,2 mg/L, un rapport N/P faible (< 4) et un pH supérieur à 9, favorisent le développement des Cyanobactéries.

Zooplancton : les liens entre compétiteurs, prédateurs et proies sont mis en évidence. Les petits organismes filtreurs (Rotifères et Cladocères de moins de 400 µm) ne sont abondants que si la compétition avec les grands Cladocères et si la prédation par les Cyclopidés sont réduites. En absence de groupes algaux aisément ingérables, les Crustacés filtreurs peuvent maintenir des densités élevées à condition de trouver dans le milieu des ressources alimentaires sous forme de microparticules de matière organique. Dans cette situation, des apports en fertilisants organiques résultant d'une intervention anthropique court-circuitent la régulation ascendante de l'abondance du zooplancton.

Poisson : les liens relevés entre le biovolume de zooplancton et la production piscicole sont plus forts en 1996 par rapport à la saison précédente grâce une gestion plus rigoureuse des étangs. La production piscicole est étroitement liée à la fois à la qualité du zooplancton (composition spécifique) et à son abondance. Elle est incompatible avec la prédominance numérique de petits filtreurs (Rotifères, Cladocères < 400 µm) et de faibles biovolumes, aussi bien en début qu'en fin de saison. Les plus fortes productions (> 600 kg/ha/an) sont liées à des biovolumes élevés (> 2 mL/100 L) pendant la saison de production et à des transparences comprises entre 0,30 et 0,70 m. Elles sont opposées à des biovolumes < 2 mL, et à des transparences > 0,70 m. Le biovolume décanté de zooplancton paraît donc être un bon évaluateur de la production piscicole potentielle, mais sa mesure peut cependant être perturbée par la présence d'algues coloniales (Chlorophycées, Cyanobactéries) retenues par la filtration du zooplancton. Un biovolume décanté d'environ 2 mL/100 L d'eau brute pendant toute la durée de la saison d'élevage peut être considéré ici comme un optimum pour la gestion piscicole. Cette valeur est légèrement inférieure aux recommandations pour la production monospécifique de juvéniles (jusqu'à 5 semaines) en bassins de pisciculture fertilisés, où les densités d'éle-

vage sont plus élevées (WOYNAROVICH et HORVATH, 1981 ; HORVATH *et al.*, 1984 ; SCHLUMBERGER, 1998). Ces observations confirment l'importance quantitative et qualitative du zooplancton vis-à-vis du poisson, en particulier des juvéniles, quel que soit le type de plan d'eau (TAYLOR et FREEBERG, 1984 ; PERSSON et GREENBERG, 1990 ; HAYES *et al.*, 1996). Mais il est nécessaire que le zooplancton présent évolue d'un point de vue qualitatif. La production piscicole des étangs étudiés est essentiellement composée de juvéniles de l'année. Elle est nettement favorisée si dans la première phase (mai-début juillet) les organismes zooplanctoniques de moins de 400 μm prédominent et si, au cours de la phase suivante, ce sont les grands zooplanctontes qui sont majoritaires. Au printemps, l'abondance de petites formes (en majorité des Cladocères, proies de dimensions adéquates), favorise la survie des juvéniles de poissons. Leur croissance ultérieure est assurée par des densités importantes d'organismes de plus grande taille ($> 400 \mu\text{m}$) pendant l'été. Pour les juvéniles, la taille des proies ingérables passe de 200 à plus de 1 000 μm pendant les 3 à 5 premières semaines de vie et évolue parallèlement à celle de leur ouverture buccale. Proposé par BERARD (1993), l'emploi de fertilisants organiques ayant des rapports C/N plus élevés en début qu'en fin de saison pour favoriser le développement d'organismes zooplanctoniques filtreurs de plus petite taille est difficilement applicable sur des étangs naturels. Une prédominance de Copépodes Cyclopidés adultes pendant la première partie de la saison est peu favorable pour les alevins : leur nage rapide les rend plus difficilement capturables et leur régime carnivore induit des mortalités parmi les jeunes larves qui sont attaquées (observations non publiées).

Les productions piscicoles nettes annuelles les plus élevées (600 à 800 kg/ha de gardon seul ou associé à la tanche) ont été obtenues en présence de fortes densités de Cyanobactéries mais avec la présence simultanée de Chlorococcales grâce à des apports bimensuels de fertilisants azotés. Ces conditions ont permis le maintien d'un peuplement de zooplancton filtreur. La fertilisation pratiquée permet d'obtenir des productions brutes importantes, avec un plafond autour de 1 000 kg/ha/an atteint en fin de saison. Dans cette situation, les valeurs des paramètres suivis dans l'étang semblent indiquer que le réseau trophique et l'écosystème en place ont atteint leurs limites de charge : facteur limitant du système, la densité de zooplancton reste faible (biovolume $< 2 \text{ mL}/100 \text{ L}$), et les teneurs en oxygène dissous diurnes (4-5 mg /L) sont inférieures au taux de saturation.

Les résultats des vidanges d'étangs permettent de comparer le taux d'accroissement des différentes espèces suivant leur mode d'élevage (SCHLUMBERGER et GOUY, 1998 ; résultats non publiés). Ils révèlent l'existence d'une compétition alimentaire interspécifique vis-à-vis du zooplancton entre les juvéniles de gardon et de tanche, dont les écophases sont identiques pendant les premières semaines. La pression de prédation du brochet et du sandre sur des poissons de petite taille semble être 2 à 3 fois inférieure à celle du black-bass, conséquence probable des comportements spécifiques respectifs de ces trois espèces. La diminution de production de poissons due à la présence de prédateurs est « compensée », toutes conditions égales par ailleurs, à la fois par des juvéniles de plus grande taille dont le taux de survie ultérieur est élevé et par un réseau trophique plus stable, où les risques d'effondrement par régulation descendante du fait de la masse de poissons (et dégradation des paramètres physicochimiques du milieu) sont moindres.

4.1 Chaîne trophique pélagique en étangs de pisciculture

Les résultats obtenus sur les étangs de Dordogne peuvent être généralisés dans une large mesure aux étangs de pisciculture français gérés en polyculture semi-intensive et où les macrophytes sont rares. Le fonctionnement du réseau trophique pélagique dans de tels étangs peut être décrit de la manière suivante sur un cycle annuel :

- au printemps, après la remise en eau, les teneurs en PO_4 et azote minéral dissous disponibles, leurs proportions relatives, ainsi qu'éventuellement le pH du milieu (acide ou non), vont orienter et favoriser le développement préférentiel et plus ou moins intense de tel ou tel groupe d'algues (régulation ascendante, « bottom-up »). Il s'agit de Chlorophycées (avec Chrysophycées, Dinophycées et Diatomées comme espèces secondaires) lorsque le rapport N/P est élevé (> 10). Si le milieu est riche en microparticules de matière organique en suspension (grâce à une fertilisation organique) ou éventuellement en bactérioplancton (quand le rapport C/N dissous est élevé ; BOYD, 1982, 1997 ; BERARD, 1993), il y a développement d'algues mixotrophes : Dinophycées et Euglénophycées. Un excès de phosphore dissous, ou un broutage sélectif des autres groupes algaux présents par des Cladocères filtreurs, favorisera le développement des Cyanobactéries ;
- puis, en fonction de la facilité avec laquelle il pourra ingérer ces algues, le zooplancton filtreur (grands Cladocères) se développera plus ou moins fortement, en compagnie de Copépodes Cyclopidés (dont les juvéniles sont herbivores, et les adultes prédateurs). L'ensemble du zooplancton subit la prédation par les poissons (phases juvéniles essentiellement, et par les Cyprinidés) ; à cette période (printemps), des concentrations élevées en zooplancton de petite taille ($< 400 \mu\text{m}$) assurent une bonne survie aux alevins éclos dans l'étang ;
- en été, après la chute des effectifs planctoniques qui se produit entre fin juin et mi-juillet, les peuplements planctoniques végétaux et animaux se développent à nouveau. Le phytoplancton comprend des Chlorophycées et des Cyanobactéries, le milieu s'enrichissant en nutriments (*excreta* du zooplancton et des poissons, matières organiques mortes). Pour sa part, le zooplancton est constitué de formes à taux de reproduction élevés (Rotifères, Copépodes, petits Cladocères). Dans cette phase, cela lui permet de supporter toute la pression de prédation des poissons. En cas de biomasse piscicole trop élevée ou si la fertilisation organique est insuffisante pour maintenir un peuplement dense de Cladocères, l'équilibre entre les régulations ascendantes et descendantes est rompu. Une régulation descendante (« top-down ») se développe dans le réseau trophique, dont le compartiment zooplanctonique peut s'effondrer (chute du biovolume de zooplancton sous la pression de prédation par les poissons).

4.2 Facteurs clés de la chaîne trophique aboutissant au poisson

Ces relations mettent en évidence l'absence de corrélation forte et directe entre certains facteurs de qualité du milieu, tels qu'ils ont été mesurés, et la production piscicole finale. Si le phosphore joue un rôle important, mais indirect, pour la production piscicole des étangs suivis, l'effet de l'azote total, et de

la dureté calcique paraissent négligeables. En réalité, leurs valeurs dans le milieu sont « suffisantes » et leur évitent de jouer un rôle de facteur limitant, qui lui, serait mis en évidence par les traitements statistiques. Globalement, tels qu'ils sont assurés par le plan de fertilisation appliqué, les apports d'azote et de phosphore ne sont pas limitants vis-à-vis de la production finale. La transparence au disque de Secchi est simple à mesurer mais ne s'avère pas fiable comme critère pour la gestion piscicole des étangs étudiés, contrairement aux pratiques en régions tropicales où les espèces produites peuvent exploiter la majorité des éléments organiques, vivants ou non, présents dans la colonne d'eau.

Pour les étangs de Dordogne étudiés ici, les goulots d'étranglement du réseau trophique pélagique aboutissant au poisson sont mis en évidence. Il s'agit :

- du phosphore dissous, facteur limitant de la régulation ascendante (« bottom-up ») ;
- du biovolume de zooplancton, qui dépend à la fois des ressources trophiques disponibles (qualité et densité de la flore algale, matière organique particulaire) et de la pression de prédation qu'il subit par le poisson ;
- de la quantité de poissons introduite initialement (en quantités et qualité), facteur limitant de la régulation descendante (« top-down »), qui doit être capable d'exploiter et valoriser les ressources zooplanctoniques.

Dans ce type d'élevage en étangs fertilisés, où la production est constituée essentiellement de juvéniles zooplanctonophages, le zooplancton constitue le « nœud » du réseau trophique, point d'équilibre entre la régulation ascendante et la régulation descendante. En plans d'eau naturels et dans d'autres types d'étangs piscicoles de région tempérée, les macro-invertébrés aquatiques en présence de macrophytes, peuvent constituer une ressource nutritive importante. L'élevage de la carpe commune en polyculture semi-intensive avec tanche, gardon et brochet (cas le plus fréquent en France) induit des modifications dans le milieu. Son activité de benthophage-détritivore fouisseur augmente la turbidité de l'eau en mettant en suspension des particules minérales et organiques, et accélère la solubilisation des nutriments. Cela aboutit à un phénomène d'ichtyo-eutrophisation avec augmentation de la production primaire (OPUSZINSKI, 1986), à laquelle s'ajoute une fertilisation du milieu par les *excreta* des poissons. Des contraintes réglementaires ne permettent pas en France d'introduire dans les étangs de pisciculture des espèces non indigènes qui pourraient valoriser certaines ressources trophiques non exploitées. En Hongrie, par exemple, dans une situation réglementaire et commerciale différente, l'élevage de la carpe commune associée aux « carpes de Chine » (*Hypophthalmichthys molitrix*, phytoplanctonophage, *Aristichthys nobilis*, zooplanctonophage, *Ctenopharyngodon idella*, macrophytophage) permet d'augmenter la production d'un facteur 5 à 7 par rapport à celle de la carpe commune en monoculture dans le même étang (soit au total 1 000 à 1 200 kg/ha/an en élevage combiné au lieu de 150 kg/ha/an en monoculture ; HORVATH *et al.*, 1984).

5 – CONCLUSION

Cette étude met en évidence les liens existant entre les différents compartiments de l'écosystème et le déroulement séquentiel des étapes du réseau trophique pélagique aboutissant à la production de poisson dans les étangs de pisciculture étudiés, où la gestion de la qualité de l'eau évite l'apparition d'impasses trophiques. Dans les milieux anthropisés et eutrophes que sont les étangs piscicoles étudiés, il n'apparaît pas de différences notables d'une saison à l'autre dans les liens existant entre les différents compartiments du réseau trophique (physicochimie de l'eau, phytoplancton, zooplancton, poisson) et entre leurs composants respectifs. À tous les niveaux interviennent les aspects quantitatifs et qualitatifs.

Globalement, peu après la mise en eau, la régulation du plancton est de type « bottom-up », c'est-à-dire sous l'influence prépondérante des éléments minéraux dissous (P-PO₄, N inorganique) et des producteurs primaires. Mais rapidement, il se développe une régulation quantitative et qualitative par prédation (influence « top-down ») sur le plancton par des consommateurs primaires et secondaires (Crustacés planctoniques filtreurs et juvéniles de poissons).

Les informations fournies par les analyses statistiques indiquent que la régulation de la production en étang piscicole est globalement de type « ascendant », avec un rôle plus marqué pour les orthophosphates que pour l'azote. Le rapport N/P influe initialement sur le développement qualitatif du plancton végétal. Les Chlorococcales, facilement ingérables par le zooplancton filtreur, s'insèrent bien dans le réseau trophique.

Dans le cas des étangs étudiés, le zooplancton joue un rôle déterminant, mais la structure du réseau trophique et de l'écosystème sont d'autant plus instables que la biomasse de poisson est élevée et que le peuplement piscicole est peu diversifié. En fin d'été, si la biomasse des poissons augmente au-delà des capacités trophiques du zooplancton, une régulation descendante peut se développer, et induire une modification totale de l'édifice trophique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALVAY G., 1995. Ressources et comportements alimentaires des poissons. In : POURRIOT R., MEYBECK M. (Ed.), *Limnologie générale*, 588-607.
- BARBE J., LAVERGNE E., ROFES G., LASCOMBE M., RIVAS J., BORNARD C., De BENEDETIS J., 1990. Diagnose rapide des plans d'eau. *Informations techniques du Cemagref*, 79, note 2, 1-8.
- BARBE J., SCHLUMBERGER O., BOURETZ N., 1999. Utilisation du phytoplancton pour estimer la production piscicole potentielle des étangs. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 355, 387-402.
- BERARD A., 1993. Effets d'une fertilisation riche en matières organiques azotées sur les relations trophiques (bactéries, phytoplancton, zooplancton) dans un étang de pisciculture. *Thèse. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris. 215 p.
- BERTRU G., 1980. Les échanges sédiment-eau dans les étangs. In : BILLARD R. (Ed.), *La pisciculture en étang*, 37-46.
- BILLARD R., MARIE D., 1980. La qualité des eaux de l'étang de pisciculture et son contrôle. In : BILLARD R. (Ed.), *La pisciculture en étang*, 107-127.

- BOYD C.E., 1982. Water quality management for pondfish culture; Elsevier Scientific Publishing Company.
- BOYD C.E., 1997. Practical aspects of chemistry in pond aquaculture. *The Progr. Fish Cult.*, 58, 85-93.
- DUSSARD B., 1966. Limnologie – L'étude des eaux continentales, Gauthier-Villars, Paris.
- ESCOFFIER B., PAGES J., 1990. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation, Dunod, Paris.
- GRYGIEREK E., 1979. Plankton as an ecological indicator of the influence of farming measures on pond biocenosis. *Pol. Ecol Stud.*, 5 (4), 77-140.
- HANSON J.M., LEGGETT W.C., 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 257-263.
- HAYES D.B., FERRERI C.P., TAYLOR W.W., 1996. Linking fish habitat to their population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53 (1), 383-390.
- HOLTZ J.C., HOAGLAND K.D., 1996. Experimental microcosm study of the effects of phosphorus reduction on plankton community structure. *Can. J. Aquat. Sci.*, 53, 1754-1764.
- HORVATH L., TAMAS G., TÖLG I., 1984. Special methods in pondfish husbandry. Akademiai Kiado/HALVER Corp., Seattle.
- LAZZARO X., LACROIX G., 1995. Impact des poissons sur les communautés aquatiques. In : POURRIOT R., MEYBECK M. (Ed.), *Limnologie générale*, 648-686.
- OCDE, 1982. Eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte contre l'eutrophisation. OCDE, Paris.
- OGLESBY R.T., 1977a. Phytoplankton standing crop and annual productivity as functions of phosphorus loading and various physical factors. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34, 2255-2270.
- OGLESBY R.T., 1977b. Relationships of fish yields to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34, 2271-2279.
- OPUSZINSKI K., 1986. Polyculture in carp ponds. In: BILLARD R., MARCEL J. (Ed.), *Aquaculture of cyprinids*, 269-281.
- PERSSON L., GREENBERG L.A., 1990. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*)-roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology*, 71 (1), 44-56.
- POURRIOT R., MEYBECK M., 1995. Limnologie générale, Masson, Paris.
- SCHLUMBERGER O., 1998. Mémento de pisciculture d'étang, 3^e édition, CEMAGREF éditions.
- SCHLUMBERGER O., GOUY S., 1998. Valorisation piscicole des étangs de Dordogne (saison 1997). *Rapport d'activité*, CEMAGREF Montpellier/AMVEP Dordogne, 26 p. + annexes.
- SEVRIN-REYSSAC J., PLETIKOSIC M., 1990. Cyanobacteria in fish ponds. *Aquaculture*, 88, 1-20.
- SOMMER U. (Ed.), 1989. Plankton ecology – succession in plankton communities. Springer Verlag, Berlin.
- TAYLOR W.W., FREEBERG M.H., 1984. Effect of food abundance on larval lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* Mitchell, growth and survival. *J. Fish Biol.*, 25 (6), 733-741.
- WOYNAROVICH E., HORVATH L., 1981. La reproduction artificielle des poissons d'eau chaude. *FAO Techn. Paper 201*, FAO Rome.
- WURTZ A., 1958. Peut-on concevoir la typification des étangs selon les mêmes bases que celle des lacs ? *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 13, 381-393.