

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE D'ALFORT

ANNEE 2003

**L'ALIMENTATION DE LA CARPE
(Cyprinus carpio) DANS SON BIOTOPE ET EN
ELEVAGE**

**THESE
pour le
DOCTORAT VETERINAIRE**

**Présentée et soutenue publiquement
devant**

**LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL
le**

.....
par

**Sylvain, Philippe RANSON
Né le 26 décembre 1974 à Rueil Malmaison (Hauts de Seine)**

JURY

**Président : M.
Professeur à la faculté de médecine de Créteil**

**Membres
Directeur : M. PARAGON
Assesseur : M. COURREAU
Professeurs à l'Ecole Nationale vétérinaire d'Alfort**

RANSON S.
et en élevage

L'alimentation de la Carpe commune (Cyprinus carpio) dans son biotope
2003

L'ALIMENTATION DE LA CARPE COMMUNE

(*Cyprinus carpio*)

DANS SON BIOTOPE ET EN ELEVAGE

NOM et prénom : RANSON Sylvain

RESUME :

L'élevage de la Carpe, ou cypriniculture, se positionne au second rang national des productions piscicoles. L'optimisation des rendements a conduit les pisciculteurs à maîtriser la reproduction et la croissance des poissons. Compte tenu du régime omnivore à tendance carnivore de la Carpe, son alimentation dans le milieu naturel est très variée et les proies recherchées regroupent crustacés, mollusques, invertébrés, planctons...

La Carpe est un poïkilotherme dont le métabolisme est directement dépendant de l'environnement et des propriétés physico-chimiques du milieu aquatique. Les nombreuses études ont permis de déterminer les recommandations alimentaires de *Cyprinus carpio*, l'importance relative des divers nutriments ainsi que les étroites relations qu'il existe entre eux. Le catabolisme protéique fournit à la Carpe l'essentiel de l'énergie nécessaire à son métabolisme. Le rapport protéines-calories de la ration apparaît comme primordial dans la maîtrise de l'alimentation.

Les aliments industriels sont conçus à partir de ces recommandations et couvrent les différents stades physiologiques de la Carpe jusqu'à l'obtention d'une taille commerciale convenable. Leur utilisation réduit le risque pathogène au sein de l'exploitation.

Mots-Clés : Alimentation, Carpe commune, recommandations, alimentation naturelle, alimentation industrielle.

JURY :

Président

Directeur : Pr. PARAGON

Assesseur : Pr. COURREAU

Adresse de l'auteur :

M. RANSON Sylvain

6 rue du Général Leclerc

94220 CHARENTON le PONT

THE DIET OF THE COMMON CARP
(*Cyprinus carpio*)
IN ITS ENVIRONMENT AND ITS BREEDING.

SURNAME : RANSON

Given Name : Sylvain

SUMMARY :

The Carp breeding reaches the second place of the french piscicultural productions. The optimization of the productivity led the breeders to manage the reproduction and the growth of the fishes. Considering the omnivorous with carnivorous leanings diet of the Carp, its natural diet is very varied and the much sought-after preys include shellfishes, molluscs, invertebrates, planctons,...

The Carp is a poikilotherma organism whom metabolism depends on the environment and its physico-chemical properties. Many studies allowed to determinate the dietary recommendations of *Cyprinus carpio*, the nutrients importance and the relationship between them. The proteinic catabolism supplies the Carp with most of the needed energy for its metabolism. The ratio proteins-calories of the diet appears to be essential for the diet mastery.

Industrial feed is based on these recommendations and covers the different physiological stages until the fish reaches a good commercial size. Their utilization reduces the pathogenic risk within the exploitation.

KEY WORDS : Diet, common Carp, recommendations, natural food, industrial food.

JURY :

President

Director : Pr. PARAGON

Assessor: Pr. COURREAU

Author's adress :

M. RANSON Sylvain

6 rue du Général Leclerc

94220 CHARENTON le PONT

TABLE DES MATIERES

Introduction	15
I. <i>Cyprinus carpio</i> : zoologie.....	17
A. Classification	17
1. Super-ordre des TELEOSTEENS	17
2. Ordre des Cypriniformes	17
3. Sous-ordre des cyprinoïdes.....	17
4. Famille des Cyprinotes.....	18
5. Division des cyprinidés	18
6. Genre <i>Cyprinus</i>	18
7. Espèces	19
B. Description.....	19
1. Morphologie	19
a) Morphologie commune	19
(1) Corps.....	19
(2) Les nageoires	19
b) Variations d'écaillage.....	20
c) Variations corporelles	22
2. Références métrique et pondérale	22
a) Caractère métrique	22
b) Caractère pondéral.....	24
II. Anatomie et physiologie de l'appareil digestif de la Carpe.....	25
A. Topographie de l'appareil digestif de la Carpe	25
B. Anatomie de l'appareil digestif de la Carpe	26
1. Cavité bucco-pharyngienne	26
a) L'appareil protracteur.....	27
b) Les dents pharyngiennes	27
(1) Généralités	27
(2) Développement.....	28
c) L'organe palatin	29
d) Le double-filtre branchial.....	31
2. Un tube digestif antérieur dépourvu d'estomac.....	33
a) Œsophage	33

(1) La tunique muqueuse	33
(2) La tunique musculaire.....	33
b) Région pylorique	34
3. Tube digestif postérieur (Gas, 1976).....	34
a) Intestin.....	34
b) Rectum	38
4. Foie et pancréas (Gas, 1976)	38
a) Foie.....	38
b) Pancréas.....	41
C. Physiologie de la digestion chez la carpe	41
1. Digestion gastrique.....	41
2. Digestion hépato-pancréatique	42
3. Contribution de la sécrétion biliaire	43
D. La croissance de la Carpe	43
III. Alimentation de la carpe.....	47
A. Les besoins alimentaires de la Carpe.....	47
1. Besoins de la larve.....	47
2. Alimentation de la Carpe adulte	48
a) Variations des besoins alimentaire de la Carpe.....	48
b) Besoins énergétiques	49
c) Besoins en glucides	53
d) Besoins en protéines.....	55
e) Besoins en lipides.....	64
f) Besoins en vitamines et sels minéraux.....	65
(1) Les besoins en vitamines et minéraux	65
(2) Les carences et toxicité des vitamines et sels minéraux	69
(a) Carence en vitamine B1	70
(b) Carence en acide pantothénique	70
(c) Carence en biotine.....	70
B. Les aliments de la Carpe dans son biotope	71
1. Aliments consommés de la larve au juvénile	71
2. Aliments de la carpe adulte	74
a) Analyse du contenu intestinal	74
b) Aliments recherchés en première intention	74

(1) Les aliments vivants mobiles.....	77
(2) Les aliments vivants immobiles.....	78
(a) Les vers	78
(b) Les moustiques	78
(c) Les mouches.....	78
(d) Les fourmis	78
(3) Les aliments végétaux.....	79
3. Variations des habitudes alimentaires	79
a) Variations saisonnières du régime alimentaire de la Carpe	79
b) Variations journalières du régime alimentaire	80
c) Variations du régime alimentaire de la Carpe en fonction de l'âge	81
d) Autres facteurs influençant le régime de la carpe	82
C. L'alimentation de la carpe commune en élevage.....	82
1. Modèles de croissance en cypriniculture.....	82
a) La production de juvéniles	83
b) L'engraissement des juvéniles	84
c) Les modèles mathématiques de croissance	86
(1) Le modèle Augustyn-Szumiec.....	86
(a) Croissance durant C ₀₋₁	86
(b) Croissance durant C ₁₋₂	88
(c) Croissance durant C ₂₋₃	89
(d) Conclusion	89
(2) Le modèle Priede et Secombes	89
2. Aliments utilisés en cypriniculture.....	90
a) Alimentation de la larve de carpe.....	90
b) Alimentation de la carpe commune adulte.....	91
(1) Fumure minérale.....	91
(a) Estimation qualitative de l'eau.....	91
(b) Estimation de la richesse de l'eau.....	92
(c) Autres facteurs physico-chimiques	93
(d) Réalisation raisonnée de la fumure.....	94
(2) Fumure organique.....	95
(3) Alimentation complémentaire.....	97
c) Les aliments industriels disponibles sur le marché	99

(1) Types d'aliments disponibles sur le marché	99
(2) Propriétés qualitatives des aliments industriels	100
3. Modalités de distribution	104
a) Epannage des fertilisants	104
b) Les distributeurs d'aliments	107
c) Alimentation en « self-service »	109
IV. Conclusion	110
V. Bibliographie	112
VI. Annexe : Fiches techniques des aliments industriels	120

TABLES DES ILLUSTRATIONS

Figure 1: Variations des écaillages chez <i>Cyprinus carpio</i> selon Kirpichnikov (1981).....	21
Figure 2: Représentation schématique des mesures réalisables pour estimer la taille d'un poisson.....	23
Figure 3: Evolution des dents pharyngiennes chez <i>Cyprinus</i> pendant les 50 premiers jours (Stosz, 1921).....	29
Figure 4: Coupe transversale de la cavité buccale de <i>Cyprinus carpio</i> (Zander, 1902)	30
Figure 5: Modèle du double filtre branchial (Priede et Secombes, 1988).....	32
Figure 6: Structure histologique de l'intestin de <i>Cyprinus carpio</i>	36
Figure 7: Entérocyte de l'intestin moyen de <i>Cyprinus carpio</i>	36
Figure 8: Enterocyte de l'intestin proximal de <i>Cyprinus carpio</i>	37
Figure 9: Aspect cellulaire d'un hépatocyte de Carpe.....	40
Figure 10: Courbe de croissance de <i>Cyprinus carpio</i> (Timmermans 1989)	44
Figure 11: Utilisation de l'énergie alimentaire à une température de 15°C d'après Cho (1986).	51
Figure 12: Métabolisme schématisé de l'azoté chez les poissons.	56
Figure 13: Relation entre le niveau de consommation et les besoins en protéines selon Ogino (1980 b).	64
Figure 14: Graphique représentant l'analyse du contenu intestinal de carpillons (Taran 1936)	76
Figure 15: Silhouettes des quelques unes des proies animales de la carpe. (Billard 1995)	77
Figure 16: Analyse de la relation entre le rythme nycthéméral et la prise alimentaire chez la carpe selon Ogino (1980a)	81
Figure 17: Schéma de production de juvéniles de différentes tailles, appliqué en Israël (Billard, 1995).	83
Figure 18: Schéma de production piscicole en continu en Israël avec un objectif de 1,2kg comme poids commercial.(Billard 1995).....	85
Figure 19: Evolution du poids corporel individuel de la carpe, calculée pour trois $\Sigma\gamma$ différents, pour quatre valeurs v différentes et pour des densités de poissons allant de 2.10^4 à 10^5 individus/ha. (Szumiec 1990).	88
Figure 20: Principe du disque de Secchi (Billard 1995)	92
Figure 21: Représentation d'un bateau de type Keszec. (1 : Fond incliné, 2 : ouverture du fond, 3 : levier actionnant l'ouverture, 4 : moteur) (Billard, 1995)	105

Figure 22: Représentation schématique des différents modes d'épandage dans un étang. (Billard, 1995).....	106
--	-----

Tableau 1: Effet de l'intervalle entre les repas sur l'importance de la prise alimentaire chez un juvénile de carpe de 0,2g (Charles et coll., 1979).....	49
Tableau 2: Estimation des énergies métabolisables fournies par les aliments en fonction de leur composition (New 1987).....	52
Tableau 3: Niveaux comparés de glycogène pendant et en fin de croissance pour des lots de carpe communes nourries respectivement avec de l'orge, des granulés du commerce et des aliments naturels (Svabodovo, 1976).....	54
Tableau 4: Besoins en protéines des poissons classés selon leur régime alimentaire.....	58
Tableau 5: Effet du taux de lipides dans la ration sur les besoins en protéines chez <i>Cyprinus carpio</i>	60
Tableau 6: Compositions et RPC de divers aliments pour carpes (Kaushik 2002).....	61
Tableau 7: Besoins en acides aminés essentiels chez la carpe commune.	62
Tableau 8: Recommandations en acides aminés selon Ogino (1980 a).	63
Tableau 9: Dénomination de quelques acides gras ayant un intérêt dans l'alimentation des poissons (Kaushik, 1990).	65
Tableau 10: Besoins minimaux en vitamines pour la croissance de jeunes carpes, quantité par kilo d'aliment.	66
Tableau 11: Besoins en minéraux des poissons d'après New (1987).	68
Tableau 12: Pathologies et déséquilibres consécutives à des carences vitaminiques spécifiques	70
Tableau 13: Symptômes associés au carences en sels minéraux chez les poissons.	71
Tableau 14: Diversités des proies vivantes pour alevins de carpe commune (Billard, 1995)..	73
Tableau 15: Comparaison de la proportion animal-végétal dans le régime alimentaire de la carpe selon Paen (1918 et 1922) et Struther (1929 et 1932).	75
Tableau 16: Aliments préférentiellement consommés chez 408 carpes selon Spataru, Hopher et Halevry (1980).	75
Tableau 17: Taux journalier de distribution de céréales et pourcentage moyen de croissance mensuelle en fonction de la température (Carpes de 400g à 1200g).	84

Tableau 18: Doses annuelles de fertilisants appliquées en Hongrie pour des étangs implantés sur différents types de sols (Horvath <i>et al</i> , 1984).	94
Tableau 19: Comparaison des performances de la polyculture pratiquée dans des étangs soumis à fertilisation organique (technique chinoise) ou non fertilisé (conditions climatiques Taïwan) (Billard 1995)	96
Tableau 20: Composition centésimale (%) des principales céréales (Sauvant et coll 2002).. ..	99
Tableau 21: Analyse qualitative des aliments starter	101
Tableau 22: Programmes d'alimentation à base d'Ecoweener® (Biomar) sur la carpe (1000000 vésicules résorbées en étang)	102
Tableau 23: Programmes d'alimentation pour différents aliments Biomar, exprimée en kg d'aliment/100kg de poisson/jour.....	102
Tableau 24: Composition moyenne d'un aliment destiné au grossissement des carpes.....	103
Tableau 25: Variation de la taille des particules distribuées aux carpes en fonction de leur poids (basée sur un aliment extrudé: Carpe Extrude Natura® , Le Gouessant).....	104

Photo 1: Topographie de l'appareil digestif de la Carpe, vue latérale droite. Le retrait du volet costal droit met à jour le gras abdominal (GA), le tube digestif (TD) et la vessie natatoire (VN).	25
Photo 2 : : Aspect macroscopique des divers segments du tube digestif de la Carpe. Après résection du gras abdominal (GA) et dissection du tube digestif, nous mettons en évidence l'intestin antérieur (IA), l'intestin moyen (IM), le colon (C), le rectum (R), l'hépto-pancréas (HP), la vessie natatoire (VN) et la rate (Ra).....	26
Photo 3: Distributeur automatique d'aliments pour la cypriniculture. (Billard, 1995).....	108
Photo 4: Système tubulaire de distribution alimentaire automatique pour la carpe, en Israël. (Billard, 1995)	108

INTRODUCTION

C'est après de nombreuses migrations que la Carpe commune s'est implantée en Europe. Originnaire d'Asie, la Carpe a traversé l'Orient pour venir coloniser les eaux russes du Danube, eaux froides et oxygénées dans lesquelles elle s'est épanouie et reproduite (Balon 1969). Dans l'antiquité, le commerce des carpes sauvages du Danube a rapidement conduit à leur implantation en Europe occidentale.

C'est au Moyen-Age que la Carpe est officiellement introduite en France. Les cours d'eau et les étangs sont colonisés. La résistance et la reproduction aisée de ce poisson attirent les moines qui se consacrent à son élevage. Au seizième siècle la cypriniculture extensive s'étend à l'Allemagne et s'exporte en Angleterre en 1514 et au Danemark en 1560.

Par la suite, la cypriniculture laisse sa place à la salmoniculture beaucoup plus lucrative. C'est en Europe orientale que s'installe l'élevage de la Carpe et que les plus gros progrès sont réalisés.

La consommation culinaire de la carpe persiste dans la culture juive et dans l'Europe de l'Est. En France et dans les pays limitrophes, la Carpe a pris une importance considérable dans le milieu halieutique. En effet, les pêcheurs européens recherchent les sensations et se tournent naturellement vers la Carpe, poisson de sport par excellence. La naissance de nombreuses pêcheries privées ont stimulé la cypriniculture. La Carpe est omniprésente dans les plans de repeuplement ou de ré-empoissonnement de plans d'eau français.

La réussite de l'élevage dépend de la maîtrise de nombreux paramètres. L'alimentation de la Carpe ne doit plus être aléatoire et constitue la clef de voûte d'une croissance optimale et, par conséquent, d'un bénéfice maximal. Après des rappels anatomiques sur le tube digestif, puis physiologiques sur la digestion, nous aborderons l'alimentation générale de la carpe en précisant ses besoins nutritionnels quantitatifs et qualitatifs. Enfin, nous étudierons comment la carpe y subvient dans son biotope et comment il est possible, en cypriniculture moderne, de couvrir les besoins.

I. CYPRINUS CARPIO : ZOOLOGIE

Les caractères morphologiques et anatomiques de *Cyprinus carpio* permettent de préciser sa position dans la classification du règne animal. Dans cette première partie, nous étudions cette dichotomie.

A. Classification

1. Super-ordre des TELEOSTEENS

Le super-ordre des téléostéens regroupe les poissons osseux, à écailles. Il s'oppose au super-ordre des chondrichthyens, poissons cartilagineux. Les téléostéens ont la particularité anatomique de présenter deux narines, un intestin sans valvules spirales.

2. Ordre des Cypriniformes

Anatomiquement, l'ordre des Cypriniformes se caractérise par :

- l'existence d'une vessie natatoire en relation directe avec l'intestin par l'intermédiaire du physostome ;
- une connexion osseuse entre la vessie natatoire et l'oreille interne appelée appareil de Weber ou ostariophyses ;
- des otolithes de la lagena et de l'utricule, respectivement astericus et lapillus, plus volumineux que les autres.

3. Sous-ordre des cyprinoïdes

Les cyprinoïdes se caractérisent anatomiquement par :

- une tête nue, volumineuse ;
- une bouche protractrice équipée de lèvres charnues ;
- des dents pharyngiennes portées par les os même du pharynx ;
- des narines à deux orifices, frontales ;
- des yeux latéraux placés dans des orbites élargies par un os sus-orbitaire ;
- la présence de barbillons ;
- un corps allongé, plus ou moins comprimé latéro-latéralement, recouvert d'écailles cycloïdes ;
- une nageoire dorsale unique ou double soutenue par des rayons cartilagineux mous ;

- absence de nageoire adipeuse ;
- une nageoire de type homocercue et fourchue.

4. Famille des Cyprinotes

Les cyprinotes se caractérisent morphologiquement par :

- un bord ventral lisse ;
- un nombre de barbillon allant de 0 à 6, insérés sur le pré-maxillaire ;
- une nageoire dorsale unique, à rayons non épineux sauf parfois les deux premiers, et dont l'insertion se fait en avant de la nageoire anale.

Les cyprinotes se caractérisent anatomiquement par :

- le bord de la mâchoire formé uniquement par le pré-maxillaire ;
- des dents pharyngiennes peu nombreuses ;
- un processus pharyngien du basi-occipital se rejoignant sous l'aorte et supportant un coussinet corné ou plaque masticatrice ;
- une vessie gazeuse bilobée et asymétrique, partagé par un étranglement transversal.

5. Division des cyprinidés

Les cyprinidés se caractérisent morphologiquement par :

- une nageoire anale courte (2 à 3 rayons simples et 5-6 rayons ramifiés) chez la Carpe, le Carassin, le Barbeau et le Goujon ;
- une nageoire anale moyenne (2 à 3 rayons simples et 7-12 rayons ramifiés) chez la Tanche, le Vairon, le Gardon et la Vandoise ;
- une nageoire anale longue (2 à 3 rayons simples et 13 rayons ramifiés) chez la Brème et l'Ablette.

6. Genre *Cyprinus*

Le genre *Cyprinus* se caractérise par :

- une nageoire dorsale longue (3 à 4 rayons simples et 11 à 22 rayons ramifiés) ;
- un nombre fixe de barbillons = 4 ;
- une formule dentaire pharyngienne : 1-1-3 / 3-1-1 ;
- un os latéral et dorsal du crâne sculpté ;

- un canal sensoriel supra-orbitaire uni au canal post-orbitaire dans la région du ptérotique.

7. Espèces

En France, une espèce unique est présente à l'état sauvage : *Cyprinus carpio*. En 1906, Berg décrit *Cyprinus micristins Regan* et *Cyprinus rabaudi Tchang* en 1930.

Il existe pour *Cyprinus carpio* près de 1500 sous-espèces dans le monde. Leur classification se base sur les variations du nombre de rayons à la nageoire dorsale, sur le nombre de branchiospines ainsi que sur le nombre d'écailles sur la ligne latérale.

En cypriniculture, d'autres genres sont importants :

- *Hypophthalmichthys molitrix*, ou carpe argentée ou amour argenté
- Grass carp ou amour blanc ou carpe amour
- *Cténopharyngodon idelus* ou carpe marbrée.

B. Description

1. Morphologie

a) Morphologie commune

(1) Corps

Cyprinus carpio présente un dos relativement élevé, un dos gris, noirâtre ou brunâtre, des flancs dorés ou roux, un ventre jaune clair et des nageoires paires rouges pâles lors du frai. La robe est très variable en fonction de l'habitat, de la nature et de la profondeur des fonds. En effet, les carpes seront plus claires dans les eaux oxygénées, peu profondes des fleuves et rivières. En revanche, dans les eaux stagnantes, sombres, boueuses, les carpes seront plus foncées.

(2) Les nageoires

La nageoire dorsale est unique, longue et soutenue par 3 à 4 rayons simples et 17 à 22 rayons ramifiés. Le premier rayon simple est plus haut et plus épais. En outre, il est creusé d'un gouttière et armé de denticules à son bord postérieur.

La nageoire caudale est symétrique et échancrée à son bord postérieur. Sa taille varie en fonction des souches génétiques et du milieu de vie.

La nageoire anale se situe en arrière de la papille uro-génitale et présente sur le dernier rayon simple un éperon de la même nature que celui rencontré sur la nageoire dorsale.

Les nageoires paires, **pectorales et pelviennes**, sont de forme constante, en spatule. Soutenues par des rayons mous, leur taille varie harmonieusement avec les nageoires impaires.

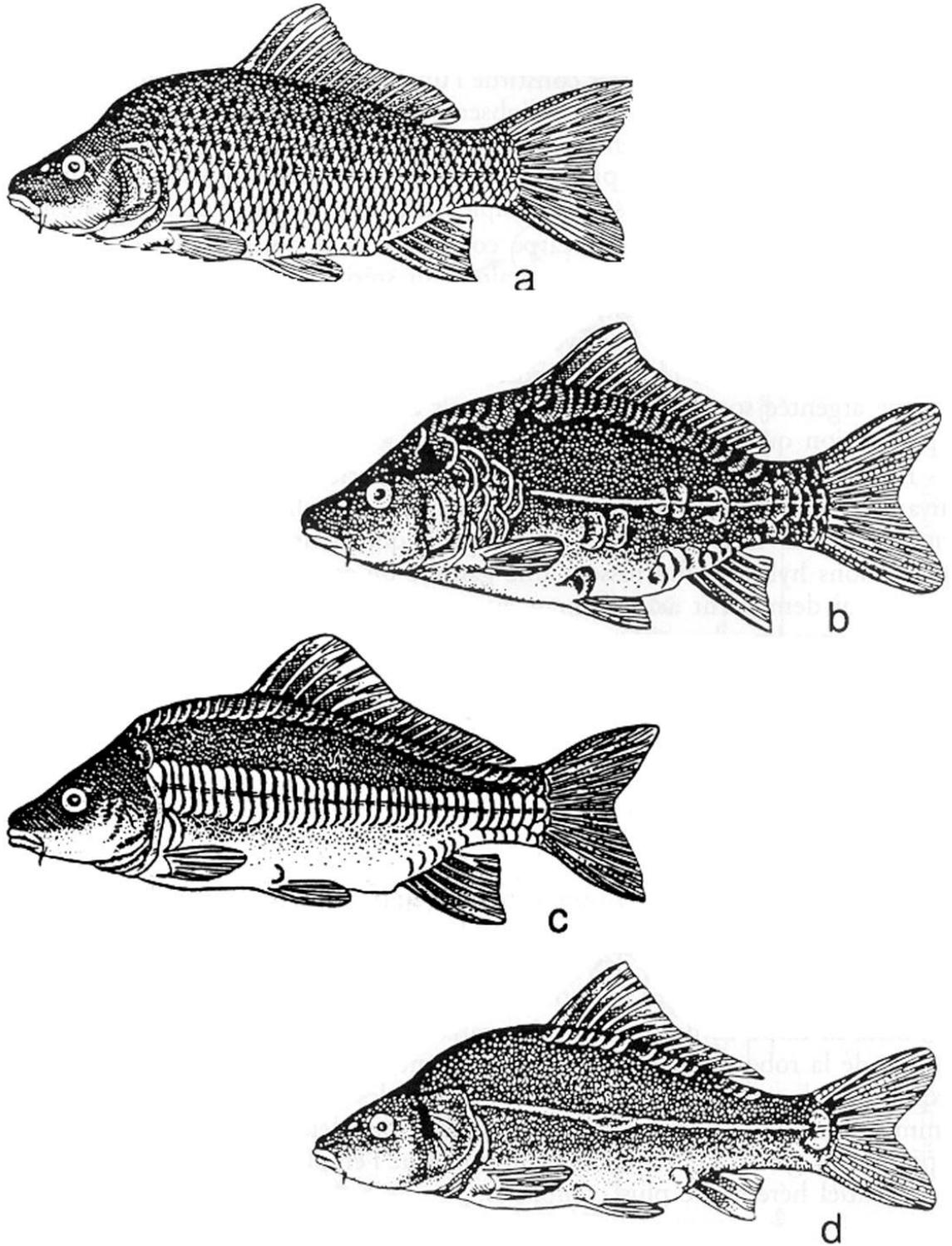
La taille des nageoires varie avec la génétique mais aussi principalement avec l'hydrodynamie du milieu. En eaux vives, les carpes doivent lutter contre des forces hydrodynamiques contraires et développent des surfaces porteuses importantes. En revanche, en eaux stagnantes présentant une grande disponibilité alimentaire, les efforts réduits des carpes pour subvenir à leurs moyens provoquent rapidement une atrophie de l'ensemble des nageoires.

Dans sa vaste aire de distribution, la Carpe est présente sous différentes races locales qui diffèrent, non seulement par leur morphologie corporelle mais aussi par de nombreuses autres caractéristiques physiques tels que le nombre de vertèbres, le nombre de branchiospines (branchio-cténidies), le type d'écaillage ou encore par des différences éthologiques marquées.

b) Variations d'écaillage

Concernant l'écaillage, on distingue plusieurs appellations reconnues chez la Carpe commune dont le déterminisme est génétique. Deux gènes sont en causes : S (scaly) et N (Nude). Les variations de ces gènes donnent la classification de Kirpichnikov (1981) représentée sur la figure 1:

- Les carpes dites **écailles**, ou carpes écailleuses ou carpes franches, dont le corps est totalement recouvert d'écailles relativement uniformes et disposées parallèlement à la ligne latérale. Ce type correspond à la combinaison génétique SSnn.
- Les carpes dites **miroir**, ou reines des carpes dont le corps est partiellement recouvert d'écailles rarement identiques et dont la disposition aléatoire varie d'un poisson à l'autre. Ce type correspond à la combinaison génétique ssnn.
- Les carpes à **écaillage linéaire**, dont le corps est dépourvu d'écailles excepté la ligne latérale, la ligne dorsale et la base de la queue qui portent des écailles souvent uniformes. Ce type correspond à la combinaison génétique SSNn.
- Les carpes dites **cuir**, ou carpes nues, dont le corps est totalement dépourvu d'écaillage (ou presque). La peau lisse, de couleur variable, présente la ligne latérale comme seul relief. Ce type correspond à la combinaison génétique ssNn.



- (a) SSnn et Ssnn : carpe écaille
- (b) ssnn : carpe miroir
- (c) SSNn and SsNn : écaillage linéaire
- (d) ssNn : carpe cuir ou nue.

Figure 1: Variations des écaillages chez *Cyprinus carpio* selon Kirpichnikov (1981)

c) Variations corporelles

Concernant la morphologie corporelle, plusieurs types cohabitent en Europe. Leur classement est basé sur le rapport entre la longueur et la hauteur : L/H (Cf. II-B-2-a). Cette classification de Walter sert de base aux pisciculteurs.

- Les carpes dites **galiciennes** dont la longueur est largement supérieure à la hauteur. Ce type est caractérisé par un rapport L/H=2,5.
- Les carpes dites **Aischgrund** sont proportionnées à l'inverse des carpes galiciennes : elles sont trapues, à tête courte et à dos bombé. Ce type est caractérisé par un rapport L/H=2.
- Les carpes dites de **Francore** présentent une morphologie intermédiaire. Ce type est caractérisé par un rapport L/H=2,3.
- Les carpes **primitives** sont très longues et représenteraient les souches les plus sauvages. Ce type est caractérisé par un rapport L/H=3,5 à 4.

Ces types morphologiques sont fortement dépendants du milieu de vie de la carpe concernée. En effet, en eaux vives, les carpes capturées sont classées primitives ou galiciennes. En revanche, en eaux stagnantes, les types Aischgrund et de Francore sont les plus fréquents.

2. Références métrique et pondérale

a) Caractère métrique

Afin d'apprécier la corpulence d'un individu, il faut le soumettre à plusieurs mesures :

- Longueur totale (LT) : mesure de la distance entre l'extrémité crâniale du museau et l'extrémité caudale de l'un des lobes de la nageoire caudale. Pour cette mesure, la carpe doit être disposée en extension, appareil buccal protracteur en extension.
- Longueur standard (LS) : mesure de la distance entre l'extrémité crâniale du museau et l'extrémité caudale du pédicule caudal.
- Longueur céphalique (LC) : mesure de la distance séparant l'extrémité crâniale du museau et le bord caudal membraneux de l'opercule.
- Hauteur du corps (H) : mesure entre le contour dorsal et le contour ventral du corps. La carpe est disposée de profil et la mesure se réalise perpendiculairement à l'insertion du premier rayon de la nageoire dorsale.

En complément des mesures précédentes, l'estimation corporelle d'une carpe passe par l'appréciation de la forme ou du profil. Maier-Hofmann admet que le rapport LS/H est représentatif du profil du poisson.

La figure 2 représente l'ensemble des mesures réalisables sur un poisson pour en estimer les caractéristiques métriques et pondérales.

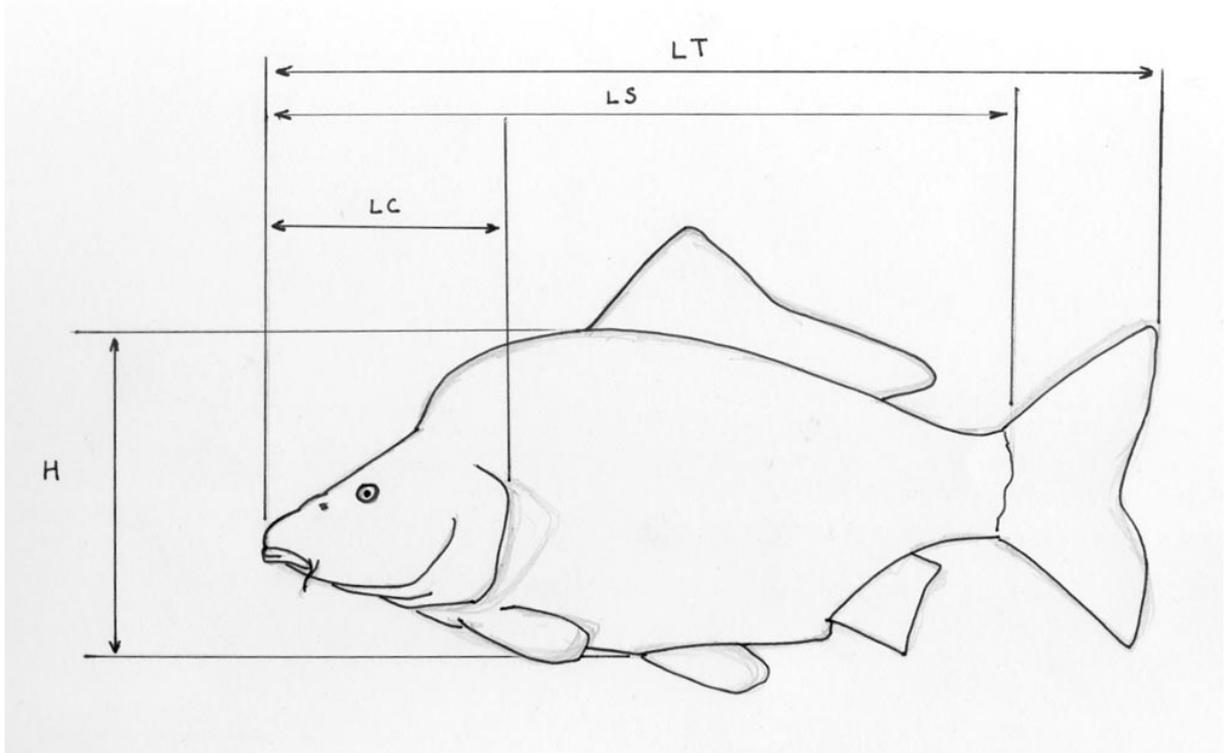


Figure 2: Représentation schématique des mesures réalisables pour estimer ta taille d'un poisson

b) Caractère pondéral

La Carpe est l'un des poissons les plus gros des eaux françaises (avec le silure). En effet, le record officiel du plus gros spécimen pêché est 37,3kg. Au début du siècle, un spécimen de 63kg aurait été exposé à Francfort-sur-Oder.

Aujourd'hui, les individus dont le poids est compris entre 10 et 20 kg sont nombreux. Selon Crivelli (1979), il existe une relation entre la taille et le poids :

$$P=B.LT^3$$

P : Masse du poisson en grammes

LT : longueur totale du poisson

B : coefficient

Les carpes les plus lourdes sont des carpes miroirs. Les femelles ont une croissance pondérale plus intense.

Le poids des carpes est fonction de l'âge mais surtout de la biodisponibilité alimentaire du milieu. Schaperclaus (1962) estime qu'un carpillon d'un été pèse en moyenne 30g. Dans un étang riche, ce dernier peut atteindre 500g. Dans la nature, une carpe ne pèse deux kilogrammes qu'à l'âge de 4 ans alors qu'en pisciculture les poissons atteignent ce poids en 2 ans.

II. ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL DIGESTIF DE LA CARPE

Les données anatomiques et physiologiques de la Carpe sont aujourd'hui connues. La connaissance de la structure et du fonctionnement du tube digestif est essentielle pour établir les recommandations alimentaires de *Cyprinus carpio*. C'est pourquoi, nous étudions successivement la topographie, l'anatomie et la physiologie du tube digestif de la Carpe.

A. Topographie de l'appareil digestif de la Carpe

La photo 1 illustre la topographie des divers organes digestifs de la Carpe sur une vue latérale droite. L'aspect macroscopique des divers segments du tube digestif est représenté sur la photo 3.

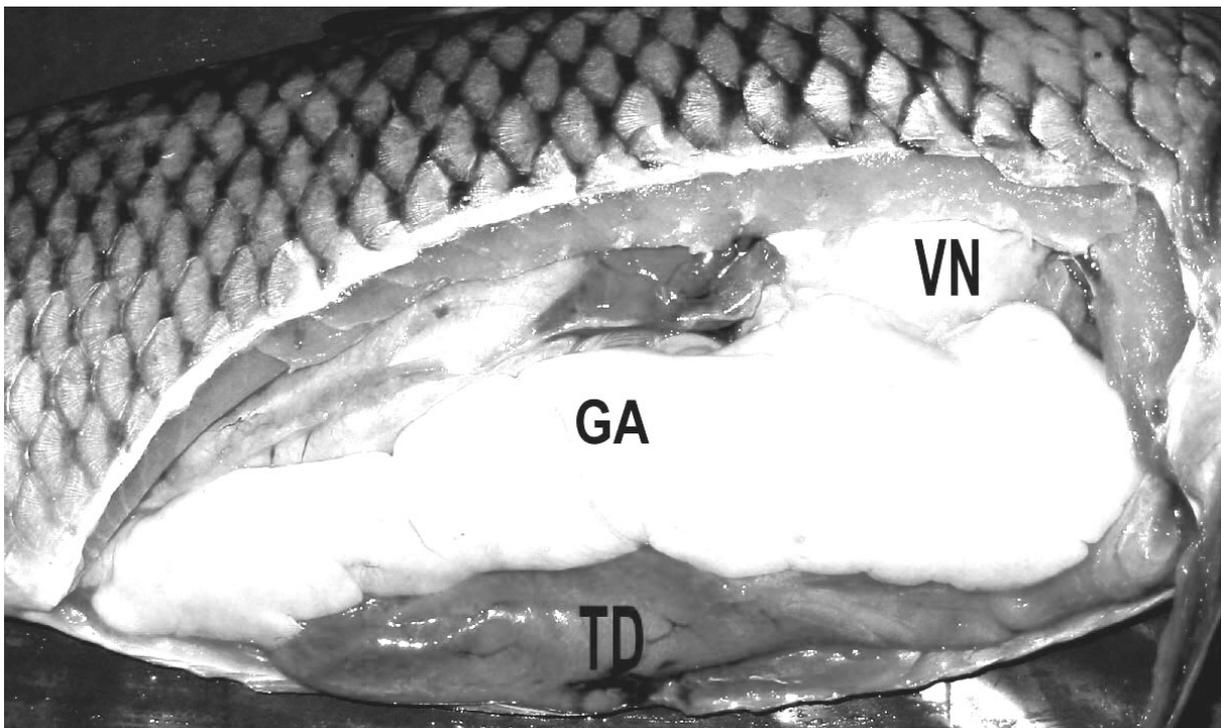


Photo 1: Topographie de l'appareil digestif de la Carpe, vue latérale droite. Le retrait du volet costal droit met à jour le gras abdominal (GA), le tube digestif (TD) et la vessie natatoire (VN).

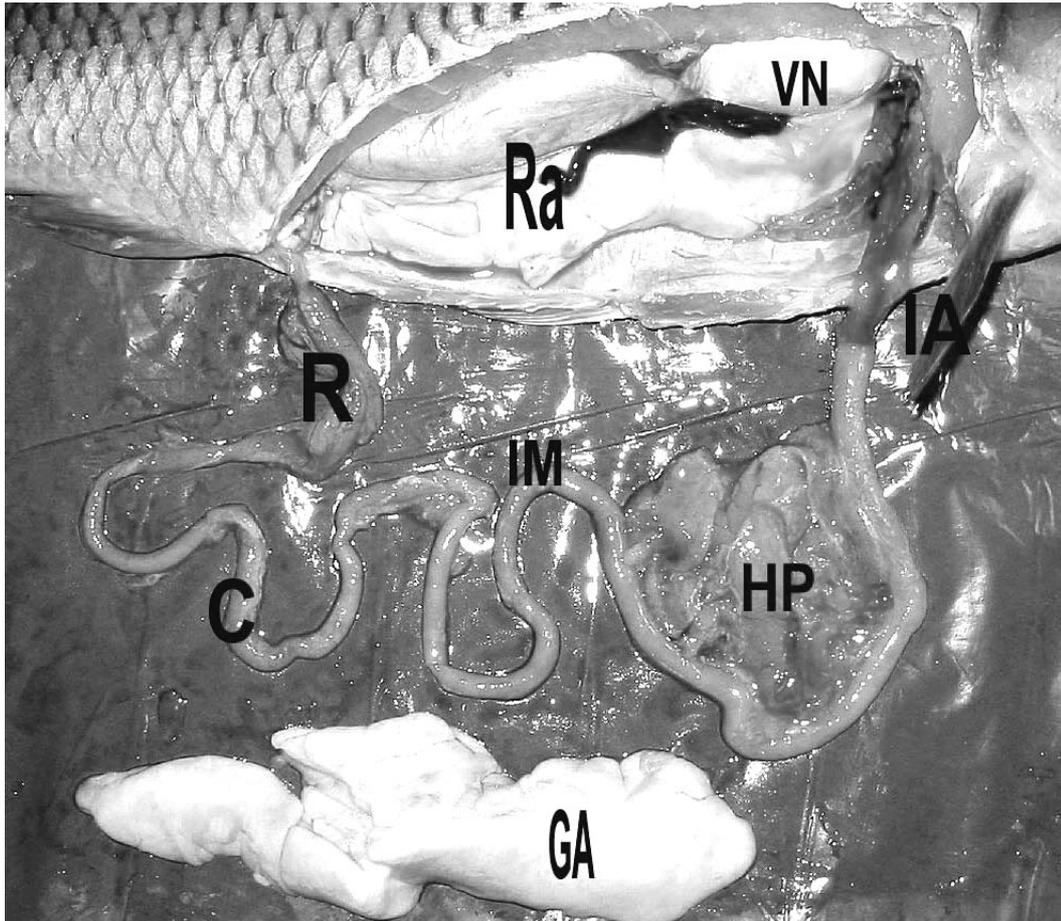


Photo 2 : : Aspect macroscopique des divers segments du tube digestif de la Carpe. Après résection du gras abdominal (GA) et dissection du tube digestif, nous mettons en évidence l'intestin antérieur (IA), l'intestin moyen (IM), le colon (C), le rectum (R), l'hépatopancreas (HP), la vessie natatoire (VN) et la rate (Ra).

B. Anatomie de l'appareil digestif de la Carpe

1. Cavité bucco-pharyngienne

La cavité bucco-pharyngienne est limitée en avant par l'orifice buccal (lèvres) et, en arrière, par la dernière paire d'arcs branchiaux. Elle est entièrement contenue dans la tête de sorte qu'elle est parfois appelée intestin céphalique ou extra-coelomique.

La muqueuse de la cavité bucco-pharyngienne se compose d'un épithélium stratifié pavimenteux et d'un tissu conjonctif sous-jacent contenant des fibres élastiques, des fibres musculaires striées, des fibres nerveuses et de nombreux vaisseaux sanguins. La figure 4 montre une coupe de la cavité bucco-pharyngienne d'une carpe.

a) L'appareil protracteur

La bouche de la Carpe est un outil indispensable dans la technique alimentaire. L'appareil protracteur permet un basculement vers l'avant et le bas de l'orifice buccal. Les lèvres charnues et cornées sont projetées vers la proie. A la manière d'un aspirateur, les particules alimentaires absorbées et avalées vers le pharynx antérieur.

b) Les dents pharyngiennes

(1) Généralités

Les dents pharyngiennes sont portées par les os pharyngiens inférieurs. Les os pharyngiens supérieurs sont atrophiés et remplacés par une plaque cornée, ovale ou triangulaire qui recouvre l'extrémité en cupule d'un processus pharyngien du basioccipital : la plaque masticatrice (Grasse 1958). Les deux os pharyngiens inférieurs s'articulent et permettent une mastication efficace. Chez la Carpe, les os pharyngiens sont plus ou moins triangulaires et supportent 3 rangées de dents. La formule dentaire exprime le nombre de dents pharyngiennes en commençant par l'os pharyngien inférieur droit de l'extérieur vers l'intérieur. Lorsque l'on énonce les dents de l'os pharyngien gauche, l'ordre s'inverse (de l'intérieur vers l'extérieur). La formule dentaire de la Carpe est 1.1.3-3.1.1. Les dents pharyngiennes viennent affronter la plaque masticatrice, située en position supérieure, pour permettre l'écrasement des aliments.

Il arrive que les dents tombent au moment du frai. De formes variables chez les Cyprinidés, la Carpe présente à la fois des dents arrondies et des dents plates. Les dents pharyngiennes sont mises en mouvement par des muscles adducteurs, abducteurs et rotateurs qui s'insèrent sur les os pharyngiens et les arcs branchiaux III et IV, d'une part, et sur les processus pharyngiens du basioccipital et l'apophyse vertébrale, d'autre part (Haempel, 1909). Leurs contractions organisées conduisent à l'engrènement des dents pharyngiennes de droite et de gauche et permettent leur frottement sur la plaque masticatrice. L'usure des dents peut conduire à la formation de table comparable à celle rencontrée chez les ruminants (Bertin, 1958).

(2) Développement

D'après Stosz (1921), les dents pharyngiennes se constituent indépendamment les unes des autres, aux dépens d'une aire dentaire à peine distincte de la muqueuse pharyngienne. Il n'y a jamais formation de crête dentaire et les dents de remplacement ne prennent jamais naissance aux dépens de l'organe adamantin des dents qui précèdent. Par ailleurs, ce dernier sert de matrice ou de moule pour la formation de la dent mais n'intervient pas dans la genèse des tissus dentaires. La pulpe est directement recouverte d'orthodentine et ne présente pas d'émail.

Les dents se renouvellent plusieurs fois la première année. Les années suivantes, la chute des dents est moins fréquente et coïncide, en général, avec le frai chez l'animal adulte.

Chaque famille dentaire a son évolution propre qui peut varier de droite à gauche.

Il existe des dents transitoires dont la présence n'est que provisoire et dont la chute n'est pas suivie de renouvellement. L'apparition des dents dans les premiers jours de la vie suit l'évolution suivante : nommons les 3 rangées de dents A, B, C et numérotons les dents de chaque rangée d'avant en arrière. La figure 3 nous montre l'évolution des dents pharyngiennes chez *Cyprinus* (Stosz, 1921).

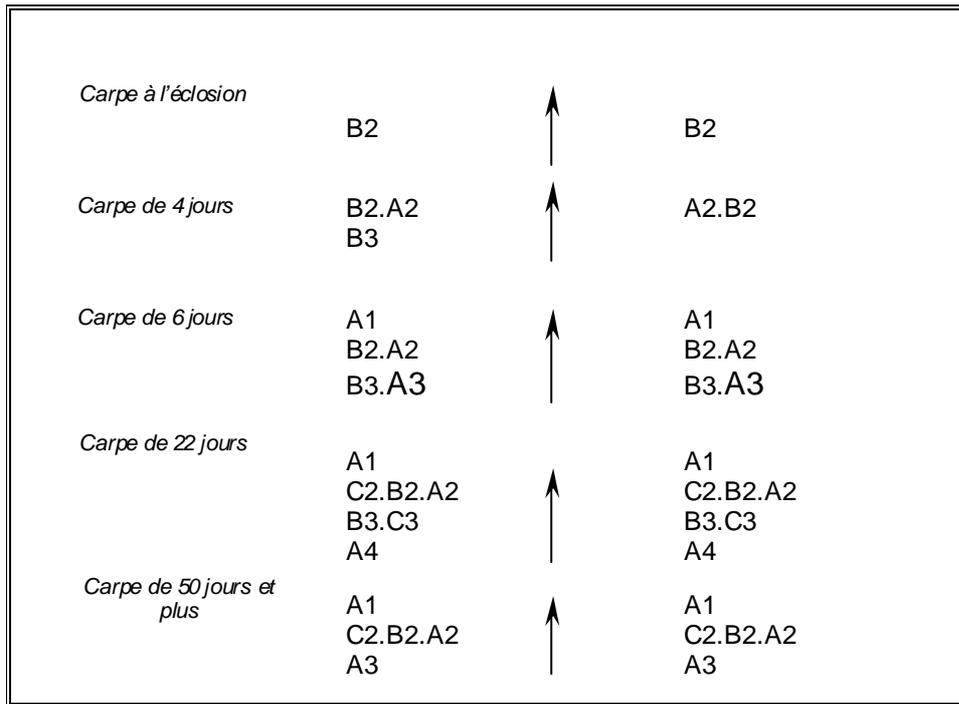


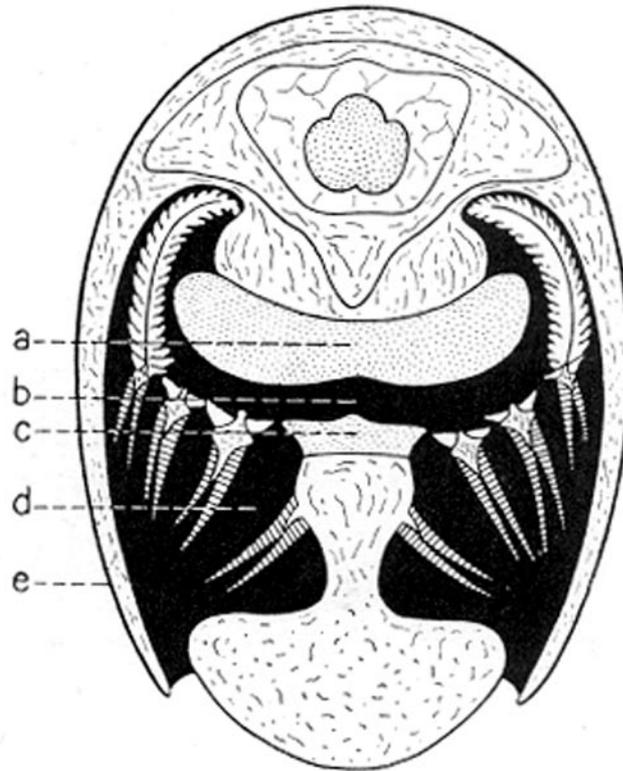
Figure 3: Evolution des dents pharyngiennes chez *Cyprinus* pendant les 50 premiers jours (Stosz, 1921).

Les dents A4 et B3 sont des dents transitoires. A4 apparaît le dixième jour et disparaît vers le trentième jour sans renouvellement. B3 existe depuis le quatrième jour jusqu'au cinquantième jour. Elle disparaît après 4 renouvellement successifs.

Pour les dents définitives, le nombre de remplacements lors de la première année varie entre 5 et 8 respectivement pour les dents C2 et A2.

c) L'organe palatin

Au plafond de la cavité bucco-pharyngienne, à l'opposé de la langue et en région postérieure se trouve l'organe palatin. Sorte de coussinet charnu, cet appareil est représenté par un épaissement de la muqueuse pharyngienne. La figure 4 représente une coupe transversale de cavité buccale de cyprinidé et permet de comprendre la topologie de l'organe palatin.



a, organe palatin;
b; cavité buccale; *c*, coussinet bucco-pharyngien; *d*; chambre branchiale;
e; opercule

Figure 4: Coupe transversale de la cavité buccale de *Cyprinus carpio* (Zander, 1902)

Histologiquement, différentes couches se suivent :

- Un épithélium stratifié pavimenteux qui présente de nombreux bourgeons gustatifs et des cryptes au fond desquelles sont localisées des cellules à mucus.
- Une couche de tissu conjonctif sous-jacent constitué de fibres de collagènes sous-épidermiques, suppléant à l'absence de basale épidermique, et de fibres élastiques.
- Une couche musculaire composée de fibres striées organisées en faisceaux et enchevêtrées de manière complexe.

L'innervation nerveuse se compose de fibres motrices (nerf glosso-pharyngien, nerf vague et nerf facial) et des fibres sensibles (nerf facial).

Cet organe interviendrait dans l'évacuation de l'eau des aliments par écrasement à la manière d'un presse-purée et dans la filtration branchiale (Zander 1903). Lors de la

préhension alimentaire, la Carpe effectue plusieurs prises en bouche au cours desquelles l'organe palatin lui sert à appréhender la nature exacte de l'aliment : goût, texture. Ces fonctions sont permises par l'abondance de cellules à mucus et de cellules gustatives. En outre, sa localisation postérieure et la présence de muscles striés dans l'organe palatin lui permettent d'intervenir dans la déglutition et d'orienter les aliments comestibles vers les dents pharyngiennes situées juste en arrière. Le mucus produit par les cellules permet une imprégnation des proies ingérées et une lubrification des voies digestives antérieures.

d) Le double-filtre branchial

En arrière des dents pharyngiennes, la carpe a développé un filtre branchial basé sur les aspérités de la face interne des arcs branchiaux : les branchiocténies. Anciennement appelées branchiospines, elles sont disposées sur deux rangs d'orientation différente, dont l'entrelacement crée un véritable treillis qui emprisonne les particules aspirées et broyées par les dents. Le modèle anatomique du double filtre branchial est représenté par la figure 5 (Priède et Secombes, 1988).

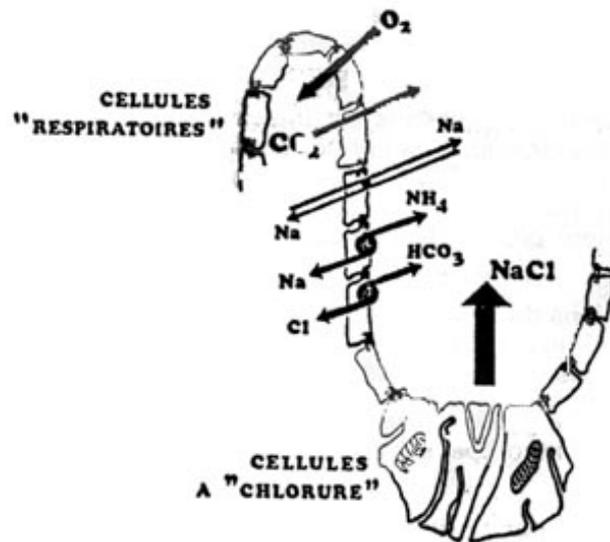
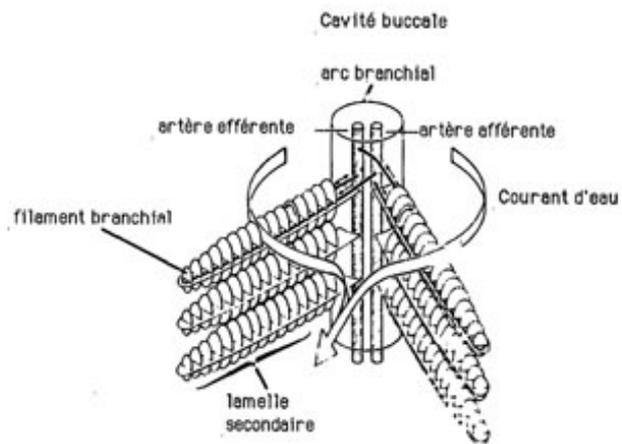


Figure 5: Mod le du double filtre branchial (Priede et Secombes, 1988)

Les arcs branchiaux sont constitués d'une branche dorsale et d'une branche ventrale qui s'articulent entre elles à leurs extrémités distales et recouvertes de branchiocténies. On comprend alors aisément que les branchiocténies forment d'une part une crête et d'autre part une gouttière qui s'emboîtent idéalement lorsque les deux branches se rapprochent.

Zander (1903, 1906, 1907) explique que la nature et la forme des branchiocténies varient avec le milieu et le mode alimentaire des poissons. Chez la Carpe, elles sont très variées mais présentent un engrènement parfait au point de ne laisser que de minuscules interstices permettant une filtration de la vase absorbée.

Les mouvements synchrones de l'appareil protracteur et des opercules provoquent un flux d'eau depuis la cavité buccale vers les branchies. Le filtre retient les micro-particules épurant ainsi l'eau respiratoire qui est évacuée vers les branchies.

2. Un tube digestif antérieur dépourvu d'estomac

Le tube digestif de la Carpe est dépourvu d'estomac. On distingue deux segments dans le tube digestif antérieur : l'œsophage et la région pylorique. Les données anatomiques et histologiques (Gas, 1958) permettent de les différencier.

a) Œsophage

L'œsophage est un tube large, court et rectiligne. Sa paroi est épaisse. Elle se compose histologiquement d'une couche muqueuse, une musculaire et d'une séreuse représentée par le feuillet viscéral du mésentère.

(1) La tunique muqueuse

La couche muqueuse présente des plis longitudinaux, et parfois transversaux et hélicoïdaux qui permettent la dilatation de cette région en cas de bol alimentaire volumineux.

L'épithélium oesophagien est stratifié et pavimenteux. Intercalées, des cellules à mucus permettent une imprégnation du bol alimentaire et favorisent la déglutition. Des bourgeons gustatifs ont été décrits dans la partie antérieure de l'œsophage, juste en arrière de la cavité bucco-pharyngienne.

L'œsophage de *Cyprinus* présente une sous-muqueuse conjonctive.

(2) La tunique musculaire

Sur toute sa longueur, la tunique musculaire se compose de fibres striées longitudinales et transversales (ou annulaires). Dans sa partie antérieure, les fibres de raccord avec le pharynx compliquent l'organisation. Les fibres obliques et entrecroisées permettent l'appui sur la face caudale du crâne et sur la dernière paire d'arcs branchiaux.

Des fibres lisses se superposent aux fibres striées dès le milieu de l'œsophage et interviennent dans le péristaltisme.

b) Région pylorique

La carpe est dépourvue d'estomac et d'appendices pyloriques. Les repères anatomiques sont la valvule pylorique ou l'orifice du canal cholédoque.

Anatomiquement, la valvule pylorique est un repli en forme d'anneau de la muqueuse intestinale, à la sortie de l'estomac. Elle est inexistante chez les Téléostéens donc chez la carpe.

L'orifice du canal cholédoque abouche dans la région transitionnelle intestin antérieur – intestin moyen.

3. Tube digestif postérieur (Gas, 1976).

a) Intestin

L'intestin se limite en amont par le tube digestif antérieur, et en aval par l'intestin postérieur, ou rectum.

L'intestin se compose de deux couches histologiques distinctes : la tunique muqueuse et la tunique musculaire.

La tunique muqueuse présente un épithélium simple, prismatique. La transition avec l'épithélium stratifié de l'intestin antérieur est brutale. La structure histologique de l'intestin est représentée par la figure 6. La nature des cellules épithéliales est variée :

- Les entérocytes apparaissent comme des cellules hautes, très étroites, pourvues d'un noyau allongé situé en position basale. Dans la deuxième partie de la paroi latérale des plis, les entérocytes ont caractérisés par une vacuolisation importante dans leur zone supra-nucléaire. Les figures 7 et 8 représentent respectivement l'aspect histologique d'un entérocyte moyen et proximal de carpe.
- Les cellules muco-sécrétantes sont moins nombreuses que les entérocytes. On les retrouve en très grand nombre dans la partie terminale de l'intestin.

Le mucus sécrété présente les mêmes caractéristiques que celui produit dans l'intestin des mammifères.

- Les cellules piriformes correspondent, par leur ultra-structure, à des sporozoaires parasites du genre *Rhabdospora thelohani*.
- Les cellules endocrines sont reconnaissables à leur nombreux grains de sécrétion. Elles représentent un ensemble hétérogène quant à la nature et à la quantité des grains de sécrétion.

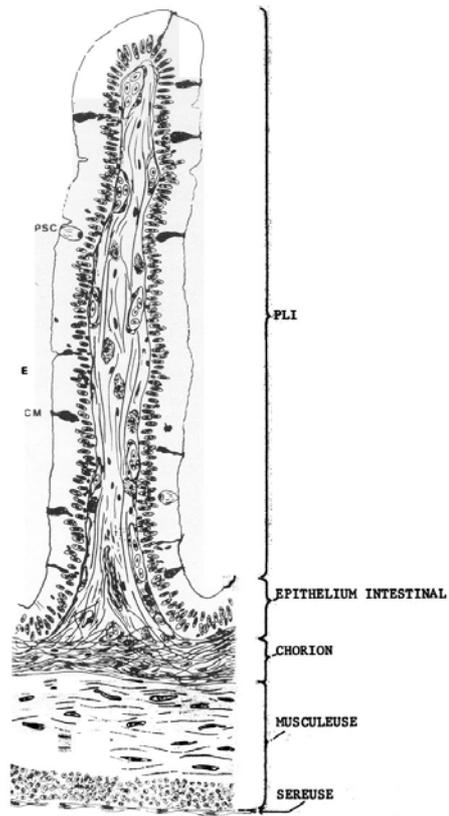


Figure 6: Structure histologique de l'intestin de *Cyprinus carpio*.

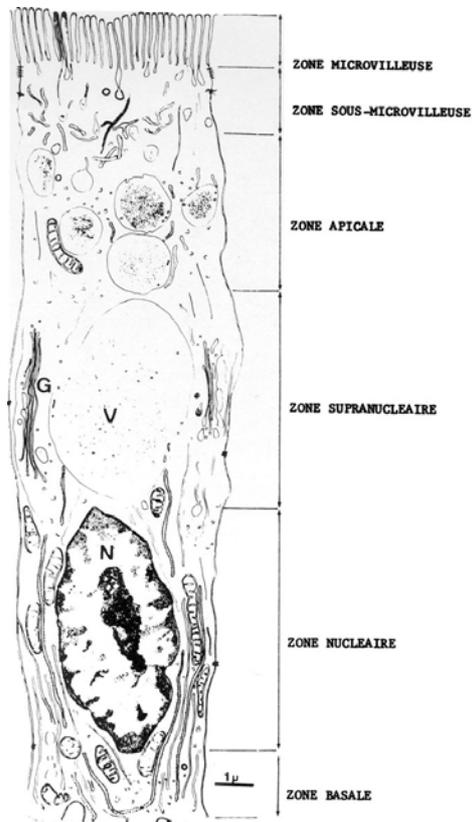


Figure 7: Entérocyte de l'intestin moyen de *Cyprinus carpio*.

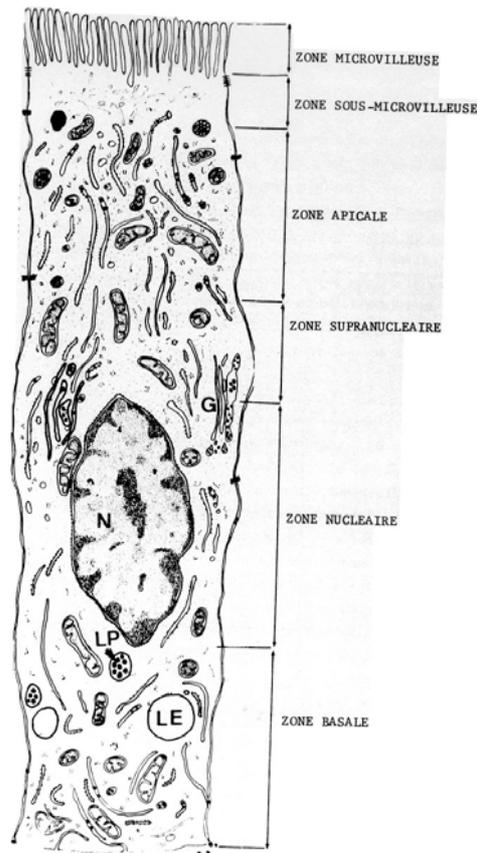


Figure 8: Entérocyte de l'intestin proximal de *Cyprinus carpio*.

La différenciation des entérocytes permet de distinguer trois régions de l'intestin de la carpe : l'intestin proximal, l'intestin moyen et l'intestin distal. Ces segments correspondent à des physiologies différentes.

La couche sous-jacente directe se compose d'un tissu conjonctif souple et plus ou moins lâche ou fibreux. En certains points, on retrouve des cellules leucocytaires qui font assimiler la sous-muqueuse à des organes lymphoïdes. En d'autres points, les fibres de collagène confère une rigidité à la sous-muqueuse des villosités au point de les comparer à des épines. La tunique muqueuse présente une irrigation sanguine basée sur les ramifications des artères et veines mésentériques.

La tunique musculaire de l'intestin est identique à celle de l'intestin antérieur : des fibres lisses longitudinales externes et des fibres lisses transversales internes. La couche la plus interne est plus épaisse. Dans la partie antérieure, des fibres musculaires striées persistent, survivance de celles de l'œsophage.

Le relief de l'intestin est varié. Il se compose de plis dont le relief est parfois invisible à l'œil nu. Ces derniers peuvent être longitudinaux, transversaux, rectilignes ou zigzagant. Leur association conduit à un réseau primaire auquel peut s'ajouter un réseau secondaire. Lors de fusion de certains plis, des cryptes se forment. Ce relief ne semble avoir aucun rapport avec le mode d'alimentation.

b) Rectum

L'intestin terminal, ou postérieur ou rectum se distingue de l'intestin moyen par le rétrécissement de son diamètre et par le raffermissement de la consistance dû à la présence de fibres musculaires annulaires en plus grand nombre.

Le rectum est caractérisé par des plis longitudinaux. Une glande digitiforme est présente à l'extrémité distale. Cette dernière aurait pour fonctions la sécrétion muqueuse, la sécrétion diastasique, l'excrétion d'urée et d'acide urique.

La présence inconstante de cette glande tend à indiquer qu'il s'agirait d'un organe en voie de régression.

4. Foie et pancréas (Gas, 1976)

De nombreux auteurs utilisent le terme d'hépto-pancréas pour désigner une structure mixte, au sein de laquelle un seul type de cellule assure les deux fonctions. Chez la Carpe, les deux organes sont anatomiquement très proches et très intimement entrelacés. Toutefois, ils présentent chacun une innervation et une vascularisation propres qui font d'eux des organes distincts. Chez *Cyprinus carpio*, le terme d'hépto-pancréas est, par conséquent, inapproprié. Le terme de foie regroupera les types cellulaires suivant : les hépatocytes et toutes cellules établissant avec eux des relations fonctionnelles directes.

a) Foie

Le foie dérive, embryologiquement, d'une ébauche impaire de la face ventrale de l'intestin moyen. La partie médiane devient cystique et fournit la vésicule biliaire et le canal cholédoque. Vers l'avant, des lobes paires se différencient et donneront la partie hépatique. Chez la Carpe, la lobation du foie présente simultanément trois lobes distincts et des franges en nombre variable. Le sang oxygéné parvient aux cellules hépatiques par l'intermédiaire de l'artère hépatique, issue de l'artère coeliaque, elle-même ramification de l'aorte dorsale. Le sang veineux parvient au foie par des troncs veineux provenant du tube digestif et dont l'ensemble constitue le système porte-hépatique. Depuis le foie, le sang rejoint le cœur par

trois veines sus-hépatiques (l'une en position médio-ventrale débouche directement dans le sinus veineux de Cuvier, les autres, latéralisées à droite et à gauche, rejoignent les veines cardinales postérieures).

La vésicule biliaire est de forme sphérique. Le canal cholédoque a un trajet sinueux et présente des renflements auxquels aboutissent des canaux biliaires. Ces renflements serviraient des citernes de collection. Certaines débouchent directement dans l'intestin.

Chez *Cyprinus*, la glande hépatique est un réseau de tubes glandulaires dont les mailles sont occupées par un second réseau de capillaires sanguins.

Des remaniements provoquent l'obstruction partielle de certains canaux par des amas cellulaires (mailles cytozonales) que la bile est obligée de contourner. Ces mailles s'opposent aux mailles vasozonales délimitées par les canaux et vaisseaux eux-même. Chez la Carpe, ceux-ci ont tendance à prendre une disposition radiée.

Les hépatocytes représentent un groupe histologique homogène. La figure 9 représente l'aspect cellulaire d'un hépatocyte de Carpe. Ce sont de grandes cellules aux contours polyédriques. La double polarité, observée chez les mammifères, est naturellement présente chez la carpe. Organisés en cordons ou en amas, chaque hépatocyte présente un pôle vasculaire reconnaissable aux nombreuses villosités flexueuses et est séparé de la cellule endothéliale par l'espace de Disse. A l'opposé, on retrouve un pôle biliaire, aux villosités hautes et rectilignes délimitant un canalicule biliaire intra-cellulaire. De très nombreuses granulations de glycogène rappèlent la fonction de stockage glucidique des hépatocytes.

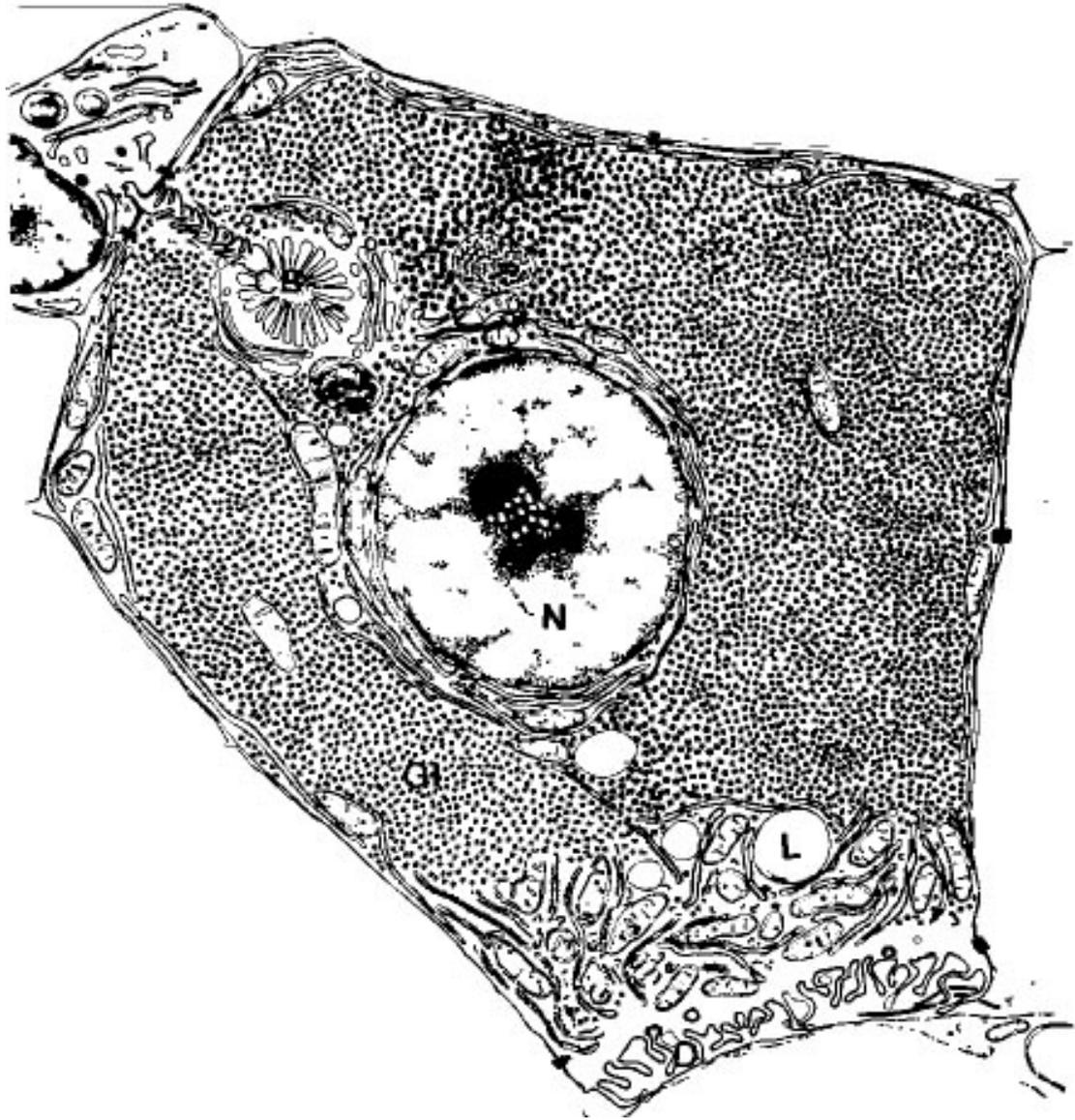


Figure 9: Aspect cellulaire d'un hépatocyte de Carpe.

Associés aux hépatocytes, et bordant les sinusoides, on retrouve différents types cellulaires qui vont, eux aussi, entrer dans la structure hépatique.

Les cellules endothéliales délimitent les sinusoides et assurent les échanges sang-hépatocytes.

Les cellules de Kupffer, différenciables par leur volumineux noyau, présentent des granulations de phagocytose.

Les cellules à inclusions lipidiques se caractérisent par de grosses gouttes lipidiques dans leur cytoplasme.

b) Pancréas

Le pancréas exocrine dérive de trois ébauches : une ébauche impaire dorsale et une ébauche paire ventrale qui confluent secondairement.

D'après Nicolas (1904), au cours du développement, les ébauches pancréatiques dorsale et ventrale gauche perdent leur continuité, la première avec la paroi intestinale et la seconde avec le canal cholédoque. Finalement, le pancréas total, résultant de la fusion des trois ébauches, ne possède plus qu'un seul canal excréteur.

Legouis (1873) décrit le pancréas diffus des Téléostéens : de longues et irrégulières traînées contenues dans le mésentère ou s'étendant à la surface voire à l'intérieur des organes voisins.

Bîmes (1947) reconnaît qu'il n'y a aucun rapport fonctionnel entre le foie, la rate et le tissu pancréatique développé à l'intérieur de ces organes. Les termes d'hépto-pancréas et de spléno-pancréas sont alors désuets. La disposition anatomique est une interpénétration d'organes due sans doute à la faible étendue de la cavité abdominale chez les Téléostéens.

C. Physiologie de la digestion chez la carpe

1. Digestion gastrique

Etant dépourvu de cavité stomacale, l'équipement enzymatique de la carpe ne comprend aucun enzyme gastrique : absence de pepsine, d'acide chlorhydrique (Klust, 1940).

2. Digestion hépato-pancréatique

Le pH du tube digestif est neutre. Cependant, les conditions qui y règnent ne sont pas optimales et la carpe peut améliorer sa digestion en ingérant des invertébrés tels que les chironomes. Les parois de ces invertébrés libèrent, lors de leur digestion, des enzymes supplémentaires. Schlumberger (1993) suggère une relation carpe-microorganismes ingérés en comparant la croissance de deux lots de carpes élevées sur fond vaseux pour les unes et sur fond nu pour les autres. Il note une croissance supérieure de 20% chez les poissons sur vase.

Le principal site de digestion est l'intestin moyen. Comme nous l'avons vu précédemment, sa paroi contient des glandes zymogènes capables de synthétiser des enzymes lipolytiques. Ces dernières interviennent dans la dégradation des matières grasses, en vue de leur absorption intestinale. La digestion met à contribution le foie et le pancréas par l'action de la bile et des sucs pancréatiques qui sont déversés dans l'intestin au niveau des canaux hépato-pancréatiques.

Chez la carpe, la digestion gastrique étant inexistante, la digestion entéro-pancréatique est la seule à intervenir. Cette hypothèse est confirmée par les travaux de Yung et Fuhrmann (1899, 1900), de Jacobsen (1915), de Carrié (1937), de Vonk (1941) et de Schlottke (1943). Le suc pancréatique présente un large éventail d'enzymes: amylolytiques (amylase et maltase), protéolytiques (trypsine et érepsine) et lipolytiques (lipase). Le pH d'action est alcalin. Chez la Carpe, les enzymes amylolytiques sont prépondérantes compte tenu de son régime omnivore. Ainsi, elle sécrète 1000 fois plus d'amylase que le brochet. En revanche, elle sécrète 8 fois moins de trypsine que ce dernier.

Al-Hussaini (1946) met en évidence chez les Cyprinidae les propriétés sécrétantes de certaines cellules de l'épithélium intestinal. En effet, les cellules muqueuses produiraient de l'amylase, et les cellules à grand plateau strié sécrèteraient la lipase et la phosphatase alcaline.

Cependant, plus récemment Billard (1995) a démontré que seules deux enzymes sont effectivement produites par l'intestin : la phosphatase alcaline et l'entérokinase nécessaire à la digestion trypsique. (Billard, 1995)

L'absorption intestinale est efficace du fait de l'existence de villosités, destinées à augmenter la surface de la muqueuse intestinale, de capillaires nombreux dans la paroi intestinale et d'un système porte hépatique regroupant les capillaires intestinaux vers le foie. Histologiquement, les cellules assurant l'absorption sont les cellules intestinales prismatiques ou cylindriques recouvertes d'un plateau strié. Les travaux de Noaillac-Depeyre et Gas (1975) effectués sur le tube digestif de la Tanche permettent de préciser la fonction respective des

différents types d'entérocytes. Les entérocytes du segment proximal assure l'absorption des lipides alimentaires et les acheminent, sous forme particulaire de faible densité, jusqu'à la circulation sanguine. Cette absorption fait suite à une hydrolyse intra-luminale des graisses. Par la suite, une re-synthèse de triglycérides paraît s'effectuer au niveau du réticulum endoplasmique des entérocytes. Les entérocytes du segment moyen permettent, par leur ultra-structure, l'absorption et le transport des protéines. Il semblerait que, suite à une digestion intra-luminale incomplète, les protéines soient absorbées par endocytose. Enfin, le segment distal est impliqué dans l'absorption de l'eau et des électrolytes. Cela s'explique par une structure histologique proche de celle des tubules rénaux.

3. Contribution de la sécrétion biliaire

Chez la Carpe, les trois fonctions essentielles du foie sont conservées : sécrétion biliaire, glycogénèse, et adipogénèse. La teneur maximale en glycogène du foie est de 13%. Cette valeur est élevée comparée aux teneurs retrouvées dans le foie des carnivores (entre 3 et 6%). En cas de jeûne, le glycogène est mobilisé pour la glucogénèse. La production de glucose à partir du glycogène contenu dans les hépatocytes se fait directement grâce à une γ -amylase qui agit dans les lysosomes. Les hépatocytes interviennent aussi dans la sécrétion de lipoprotéines de basse densité.

Chez la Carpe, les voies biliaires débutent par les canalicules intra-cellulaires, particularités des Téléostéens. Les canaux secondaires sont étroits et présentent une membrane d'une cellule d'épaisseur. Ces derniers se réunissent en canaux secondaires de gros calibres, dont la membrane est plus épaisse.

D. La croissance de la Carpe

La reproduction des Carpe est aujourd'hui maîtrisée en élevage. L'œuf pondue dans les frayères présente un temps d'incubation variable en fonction des conditions du milieu. Idéalement, les pisciculteurs placent les œufs pendant une dizaine de jours dans une eau à 22-24°C, optimale pour le développement des embryons. A l'éclosion, les larves restent immobiles, fixées, pendant 1,5 jours. Leur survie est assurée par la résorption vitelline. Puis elles se détachent et nagent librement : la bouche est ouverte et elles sont capables de s'alimenter. Ces larves se nourrissent de particules de plus en plus volumineuses : au trentième jour, elles ingèrent des miettes de 0,5 mm de diamètre. Au cinquantième jour d'élevage, les juvéniles mesurent 2-3 cm. A ce stade, les pisciculteurs les prélèvent et ré-empoissonnent les étang dits « de grossissement ». A l'âge d'un an, le carpillon pèse entre

250 et 400 g. Au terme de la deuxième année, leur poids est de 600 à 1200 g. En cypriniculture, la taille commerciale varie en fonction des pays. En général, on considère qu'un poisson sera vendu entre 2 et 3 ans, soit à un poids de 600 à 3000 g. La figure 10 représente la courbe de croissance de *Cyprinus carpio*, les 4 premières années de sa vie (Timmermans 1989).

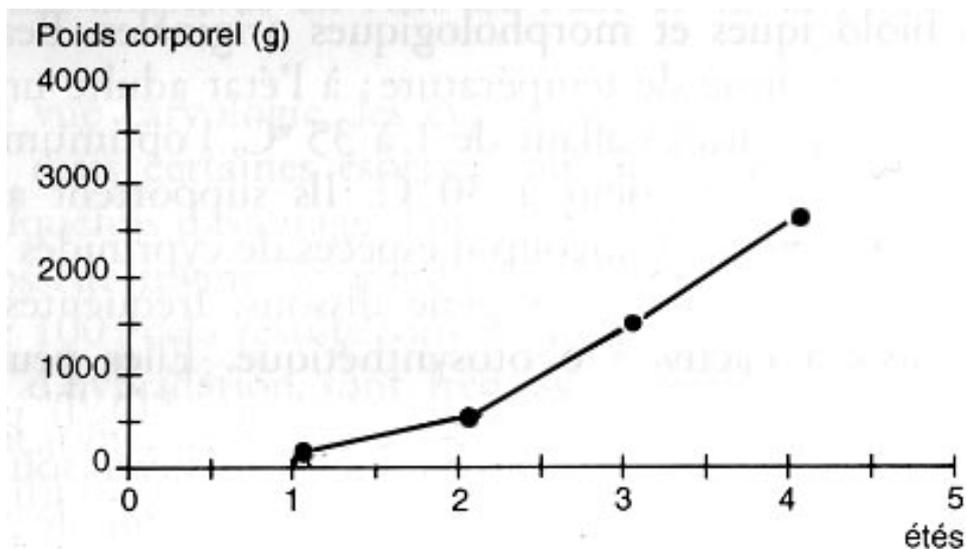


Figure 10: Courbe de croissance de *Cyprinus carpio* (Timmermans 1989)

La croissance des carpes est dépendante des caractéristiques du biotope. Deux facteurs limitent les performances de croissance : la température et la teneur en oxygène dissous.

La température agit sur le coefficient de rétention de l'azote, et donc, sur la croissance pondérale des poissons. La relation entre température et croissance pondérale est positive Cho (1986) étudie cette relation chez la Truite *Salmon trutta*. En revanche, pour des températures croissantes, la croissance stoppe et stagne. Chaque espèce de poisson présente des températures optimales de croissance et des températures critiques inférieures et supérieures. Ces dernières définissent une fourchette dans laquelle la croissance est effective et à l'extérieur de laquelle la croissance est remise en cause. Pour des séjours prolongés à l'extérieur de cette fourchette de températures, la survie même du poisson peut être compromise.

La teneur en oxygène dissous est très variable, d'un plan d'eau à l'autre. Compte tenu du courant, des cascades, une rivière sera plus oxygénée qu'une eau stagnante. Dans un étang, l'oxygène dissous est apporté par la photosynthèse. La mesure de ce paramètre est réalisable par diverses méthodes physiques ou chimiques. Aujourd'hui, des oxymètres portatifs

facilitent les mesures. Luquet et Kaushik (1986) montrent une relation positive entre le taux d'oxygène dissous et la croissance. En élevage larvaire, l'eau doit être à saturation en oxygène. En élevage, les valeurs maximales constatées sont voisines de 20 mg/ml.

III. ALIMENTATION DE LA CARPE

Parmi les principales activités de la Carpe, l'alimentation représente beaucoup de temps. Dans son milieu naturel, la prédation l'amène à consommer des proies diverses. En élevage, les pisciculteurs ont plusieurs moyens pour optimiser l'alimentation. La conception d'aliments industriels est basée sur les recommandations alimentaires issues de nombreuses recherches. Dans cette partie, nous envisageons les différents aspects de l'alimentation de *Cyprinus carpio* dans son biotope et en élevage.

A. Les besoins alimentaires de la Carpe

Dans le cadre de l'élevage de la Carpe commune, les pisciculteurs recherchent une croissance pondérale satisfaisante. En effet, la production de biomasse est fondamentale. Les carpes grossissent en augmentant leur masse musculaire et c'est pourquoi, les nombreuses études qui ont permis de définir précisément les besoins alimentaires de la Carpe sont basées sur la composition biochimique du muscle et ses variations en fonction du régime alimentaire. Rappelons que la Carpe est un poisson omnivore à tendance carnivore. Les données ci-dessous reflètent ce que nous connaissons, aujourd'hui, des besoins alimentaires de la Carpe.

1. Besoins de la larve

Les besoins de la larve de carpe sont mal connus et les pisciculteurs se basent de manière empirique sur des recettes qui ont fait leurs preuves dans le passé.

La durée d'incubation de l'œuf de carpe varie entre 10 et 40 jours suivant la température. La période de frai s'étend de avril à juin en France, période variant du Nord au Sud. Dans un premier temps, les larves se nourrissent de vitellus, réserve mise à leur disposition dans l'œuf. La résorption vitelline dure entre 60 et 70 jours. A l'éclosion, les larves mesurent entre 4,8 et 5 mm. Dans un premier temps, les larves sont dépourvues de bouche. En outre, les branchies sont absentes et la respiration est transcutanée. La durée de cette étape varie en fonction de la température de l'eau. En effet, en éclosier, ce stade dure entre 1,5 et 3 jours alors que dans la nature, il peut atteindre 4 jours. Dès l'ouverture de l'orifice buccal, les larves peuvent s'alimenter.

Concernant la prise alimentaire, il faut savoir qu'une densité de poissons accrue favorisera l'ingestion des aliments, certainement grâce au phénomène de compétition alimentaire. Les expériences de Charlon et Bergot (1984) indique qu'il est possible de nourrir

les larves de carpes communes avec des aliments secs, dès les premiers stades d'alimentation spontanée. Dans ces essais, les deux rations testés ont donné les mêmes résultats. La fréquence des repas et le flux d'eau semble conditionner la bonne prise alimentaire.

2. Alimentation de la Carpe adulte

Comme tous les poissons, la Carpe est un organisme dont le métabolisme est directement dépendant du milieu aquatique. Ainsi, divers facteurs environnementaux tels que la température et la concentration en oxygène dissous influenceront sur ses besoins alimentaires.

a) Variations des besoins alimentaire de la Carpe

Chez les poissons, organismes poïkilothermes, le métabolisme est thermo-dépendant. Par conséquent, pour des températures estivales les besoins seront plus importants que pour des températures hivernales. Concrètement, la relation besoins nutritifs – température suit une loi du Q10 : pour une augmentation de 10°C de la température de l'eau, on enregistre un doublement des besoins nutritifs. Les besoins en protéines, glucides, lipides, sels minéraux et vitamines sont donnés pour la température optimale de croissance de chaque espèce. Cet optimum thermique correspond au rendement de croissance et au meilleur coefficient d'utilisation alimentaire. Ce dernier représente l'aptitude du poisson à convertir l'alimentation ingérée en chair.

L'effet de la température sur les différents paramètres de l'évaluation de l'alimentation a été étudié par Elliott (1975 a et b) chez la truite. Compte tenu de leur plus grand intérêt économique, les données chez les salmonidés sont plus nombreuses que chez les Cyprinidés. Leur analyse permet d'envisager les relations entre le métabolisme de la Carpe et les variations environnementales. L'appétit a été évalué par la mesure de la prise alimentaire volontaire : il augmente avec la température jusqu'à un plateau pour des valeurs thermiques de 13 à 18°C, pour enfin décroître brutalement de nouveau au delà. Le temps de satiété augmente linéairement en fonction de la température. Le nombre de repas quotidiens augmente avec la température entre 4°C et 18°C.

Un facteur influençant les besoins alimentaires est la teneur en oxygène dissout. Luquet et Kaushik (1986) ont démontré qu'il existe une relation positive entre la teneur en oxygène de l'eau et le gain de poids. Cette teneur en oxygène varie avec la densité et la biomasse des poissons.

Il est fondamental de connaître les besoins énergétiques pour l'alimentation complémentaire des carpes. L'objectif n'est en aucun cas de couvrir les besoins totaux de

l'animal. En effet, les poissons se nourrissent naturellement avec les aliments disponibles dans le biotope. Dans l'hypothèse où cette ration de base serait équilibrée, il est impératif que la supplémentation le soit aussi.

Les besoins alimentaires varient chez les poissons en fonction de la vidange gastrique (Grove et coll. 1978). Cependant, la Carpe est dépourvue d'estomac. Il n'est pourtant pas exclu que des récepteurs similaires se situent à la jonction oesophage et intestin antérieur. La notion d'appétit serait alors dictée par une commande physico-chimique.

Des études sur la Carpe montrent qu'une alimentation trop fréquente nuit à la prise alimentaire. Le tableau 1 montre cette relation entre la fréquence des repas et l'importance de la prise alimentaire d'après Charles et coll. (1984). Il apparaît clairement que pour des intervalles trop courts entre les repas, la prise alimentaire est diminuée. Pour obtenir la meilleure prise alimentaire, le pisciculteur devra observer une période de 8 à 12 heures entre chaque repas.

Intervalle entre les repas (h)	Prise alimentaire kcal/g PV/ repas
4	0,34
8	1,1
12	0,95
24	0,73
48	0,49

Tableau 1: Effet de l'intervalle entre les repas sur l'importance de la prise alimentaire chez un juvénile de carpe de 0,2g (Charles et coll., 1979)

b) Besoins énergétiques

Les aliments représentent pour un organisme de l'énergie. Cette dernière sert à divers étages de la vie : entretien, croissance, reproduction, déplacement, ... Les besoins énergétiques d'un poisson au repos sont appelés métabolisme de base : ils couvrent les dépenses nécessaires à la survie passive de l'animal et assurent les fonctions vitales :

échanges cellulaires, respiration, circulation, maintien de la pression osmotique. Dès qu'un poisson nage, se reproduit, s'alimente, ses besoins énergétiques augmentent.

A l'échelle des aliments, leur valeur énergétique est calculée à partir de la teneur en énergie brute (EB) : valeur calorique totale qu'ils contiennent. Cette énergie potentielle n'est pas entièrement disponible pour l'organisme du poisson et dépend de son utilisation digestive. L'énergie digestible (ED) est égale à l'EB moins l'énergie retrouvée dans les fèces. L'énergie métabolisable (EM) correspond à l'ED moins les pertes enregistrées au niveau des urines et des branchies. Enfin, l'énergie nette (EN) correspond à l'EM moins l'énergie nécessaire au métabolisme de base. Cette dernière permet la croissance, la reproduction, la nage,.... La figure 11 résume les relations qu'il existe entre les différents termes évoqués.

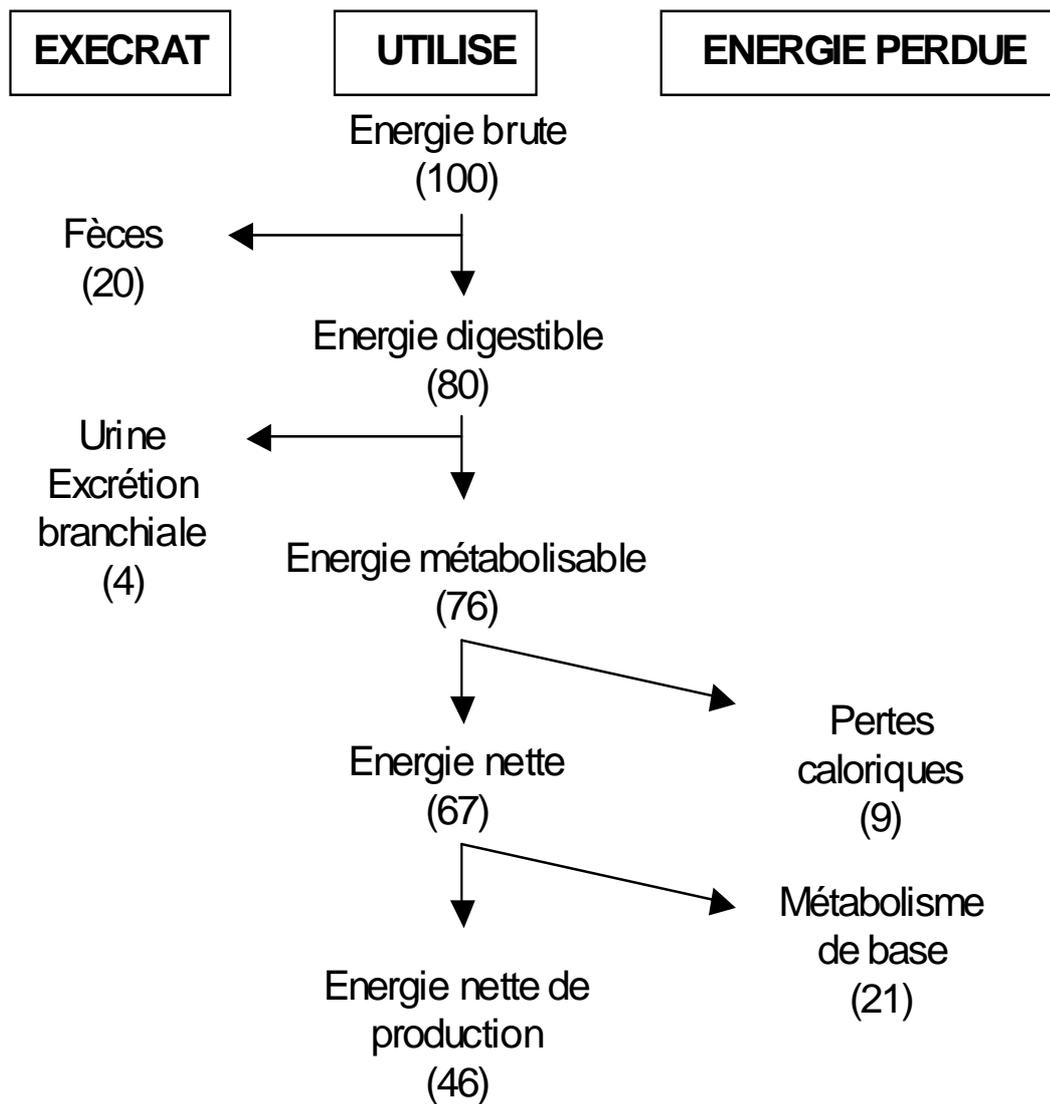


Figure 11: Utilisation de l'énergie alimentaire à une température de 15°C d'après Cho (1986).

La croissance de la Carpe est l'activité métabolique qui nécessite le plus d'énergie dans les premières années de la vie. Ainsi, une carence en énergie causera irrémédiablement des retards de croissance, des malformations osseuses, des nanismes harmonieux ou non et une mortalité plus élevée.

La reproduction est une fonction énergétiquement très coûteuse. Trois aspects de la reproduction sont regroupés : la production des gamètes, la mise en place des caractères sexuels secondaires et le comportement sexuel, lui-même partagé en migration, comportement territorial et comportement parental. Concernant la Carpe, nous excluons la migration.

Le tableau 2 présente une estimation de l'énergie métabolisable fournie par les aliments en fonction de leur composition.

Nourriture	Energie brute En kcal/g	Energie métabolisable En kcal/g
Glucides (hors légumes)	4,1	3,0
Glucides (Légumes)	4,1	2,0
Protéines animales	5,5	4,25
Protéines végétales	5,5	3,8
Matière grasses	9,4	8,0

Tableau 2: Estimation des énergies métabolisables fournies par les aliments en fonction de leur composition (New 1987).

D'après New (1987), la densité énergétique recommandée pour un aliment pour carpes communes doit être comprise entre 2700 et 3100 kcal EM/kg d'aliment.

Au cours de son existence, la Carpe est amenée à manifester différents niveaux d'activité. La nage représente une forte dépense énergétique. Il est difficile d'apprécier le métabolisme de base de la carpe. Huisman (1976) propose une estimation du métabolisme de base de *Cyprinus carpio* à 8 J/g de PV/j (soit 1,91 kcal/kg PV/j), sur un carpillon pesant 41g et à une température de 23°C.

Les recommandations alimentaires varient avec l'âge et le stade physiologique de la Carpe. Afin d'évaluer un aliment pour carpes, le rapport protido-calorique (RPC) est calculé.

Il représente le taux de protéines rapporté à la valeur énergétique. Le plus souvent, les valeurs de RPC varient entre 19 et 30.

c) Besoins en glucides

Les glucides sont diversement représentés dans la bioflore aquatique: la cellulose est la base architecturale, l'amidon la forme de stockage. Certains cyprinidés herbivores ont la capacité de les digérer et d'en profiter. La carpe, omnivore à tendance carnivore, consomme occasionnellement des végétaux aquatiques. La carpe n'a pas l'équipement enzymatique nécessaire à la digestion de la cellulose. En revanche, elle possède des amylases qui autorisent la digestion de l'amidon qui sera, par conséquent, le glucide de choix. Expérimentalement, la forme la mieux utilisée est l'amidon alpha. Les chaînes plus courtes nécessitent moins de digestion et de fragmentation et représentent une forme de glucides utile dans l'alimentation de la carpe. La quantité de glucides dans la ration doit prendre en compte leur coefficient d'assimilation. Ce coefficient est faible, inférieur à celui des lipides et des protéines (75 à 95% suivant la source de protéines).

Lorsque les températures élevées le permettent, les glucides absorbés au niveau intestinal sont stockés dans le foie ou les muscles sous forme de glycogène (forme animal du stockage glucidique) ou de triglycérides dans le foie, les muscles ou dans la cavité cœlomique. Selon Nagai et Ikeda (1971), le stockage sous forme de glycogène ne se fait qu'avec un rendement de 1,2%. Svobodovo (1976) démontre des variations de stockage des glucides en fonction de l'alimentation distribuée : différents lots de carpes sont nourris avec de l'orge, des aliments commerciaux et des aliments naturels. Les taux de glycogène enregistrés à la fin de la saison de croissance et durant cette période sont rapportés dans le tableau 3. Le régime alimentaire influe sur la quantité de glycogène stocké par la Carpe.

	Niveaux de glycogène (% de la masse hépatique)	
	<i>Pendant la croissance</i>	<i>En fin de croissance</i>
Lot nourri avec de l'orge	3,10 +/- 0,1	20,1 +/- 0,35
Lot nourri avec des granulés du commerce	2,44 +/- 0,55	19,5 +/- 0,36
Lot nourri avec des aliments naturels	6,77 +/- 0,53	11,9 +/- 0,77

Tableau 3: Niveaux comparés de glycogène pendant et en fin de croissance pour des lots de carpe communes nourries respectivement avec de l'orge, des granulés du commerce et des aliments naturels (Svabodovo, 1976).

La néoglucogénèse est une voie importante du métabolisme glucidique chez la Carpe. La mobilisation de glucides à partir des réserves se fait, ainsi par deux voies distinctes. Le glycogène hépatique est hydrolysé par une α -amylase. Murat (1976) a indiqué le déficit de la carpe en glycogène phosphorylase et a suggéré le rôle de l' α -amylase dans la mobilisation du glycogène. L'activité de cette enzyme est ensuite confirmée par les expériences de Picukans et Ummiger (1979). Tous les auteurs s'accordent sur le peu d'utilité et le faible rendement de l'utilisation des glucides à des fins énergétiques. Le métabolisme glucidique est lié à celui des protéines et des lipides (Kurogi (1977), Nagai et Ikeda (1972 et 1973)).

En cypriniculture, afin d'améliorer la bio-disponibilité des glucides, l'éleveur peut avoir recours à la cuisson afin de briser la structure spatiale tertiaire et de diminuer la structure secondaire linéaire. Les glucides proposés aux poissons d'élevage seront donc des fragments de chaînes alpha d'amidon, éventuellement des glucides simples. Le nutriment absorbé au niveau de la muqueuse intestinale est le glucose. Dans les eaux tempérées, les carpes n'utilisent que très peu ce sucre à des fins énergétiques immédiates. Il est stocké dans le cadre d'une utilisation future, situation d'urgence ou de jeûne prolongé. Compte tenu du peu d'importance des glucides dans la croissance de la Carpe, les recommandations alimentaires glucidiques n'ont pas été établies précisément. Pratiquement, les pisciculteurs utilisent des aliments contenant jusqu'à 50% de glucides dans la ration.

d) Besoins en protéines

La Carpe présente un régime omnivore à tendance carnivore. Les proies capturées sont constituées principalement de protéines. Parallèlement, la Carpe possède les enzymes nécessaires à leur digestion. Chez les poissons, les protéines sont utilisées à des fins énergétiques. Les besoins sont importants et très variables selon les espèces et leur biologie. Dans le milieu naturel, le bactérioplancton, le phytoplancton et le zooplancton sont des apports azotés primordiaux. La carpe peut présenter, en fonction de la richesse du biotope, un bilan azoté positif, négatif ou équilibré. L'alimentation complémentaire a pour but de maintenir ce bilan au dessus de l'équilibre afin de permettre une synthèse tissulaire correcte et donc une croissance continue. Schématiquement, le métabolisme protéique est représenté sur la figure 12. L'excrétion de l'azote se fait sous trois formes : l'urée, l'ammoniac sous forme moléculaire et sous forme ionisée : les ions ammonium NH_4^+ . Chez les poissons, l'ammoniac, synthétisé au niveau du foie, représente la principale forme d'excrétion de l'azote. Chez la Carpe, il représenterait entre 5 et 40% de l'excrétion azotée (Fischer 1977). L'ammoniac est excrété par plusieurs voies : diffusion branchiale passive de la forme NH_3 , diffusion branchiale passive de la forme ionisée, échange actif au niveau des canaux ioniques des branchies où les ions subissent un échange avec des ions sodium. Cameron et Heisler (1983) estiment que, dans les conditions normales, la diffusion passive de l'ammoniac couvre la totalité de l'excrétion de l'ammoniac. L'échange actif ammonium-sodium présente une importance variable selon les espèces de poissons (Cameron et Kormanik, 1981). L'excrétion sous forme d'urée est la voie d'excrétion principale chez la Carpe. L'ensemble de ces processus intervient aussi dans l'osmo-régulation.

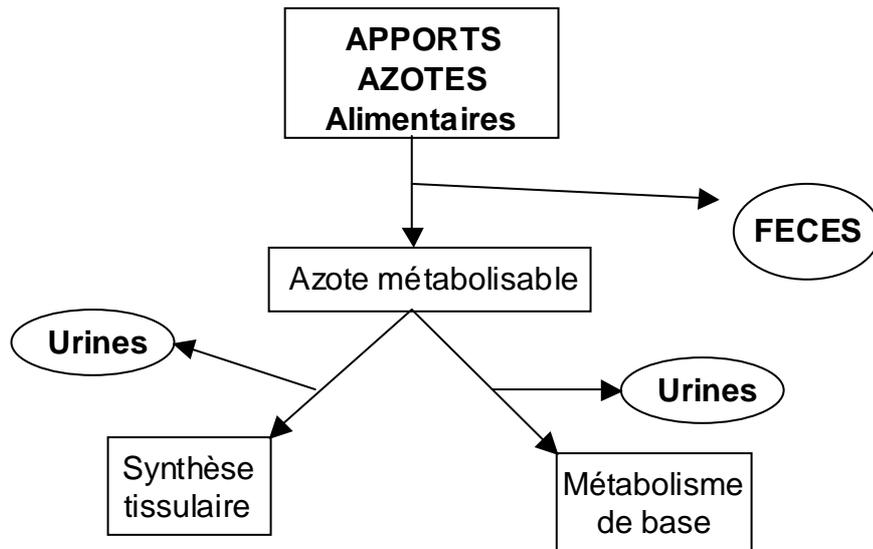


Figure 12: Métabolisme schématisé de l'azoté chez les poissons.

Chez les poissons, le muscle représente jusqu'à 60% du poids corporel. Pour que la synthèse tissulaire soit possible, le bilan azoté doit être excédentaire. Dans le cas contraire, le poisson puise sur ses réserves et progressivement maigrit, favorisant les infections.

Tout comme pour les glucides, le pisciculteur doit apprécier le coefficient de digestibilité de chaque protéine avant de l'incorporer dans la ration. En outre, pour une molécule donnée, l'adjonction de certains acides aminés en augmente la digestibilité et donc la disponibilité pour la carpe. Les acides aminés présentant ce potentiel sont le plus souvent les acides aminés essentiels. L'équipement enzymatique de la carpe permet l'hydrolyse complète des protéines dans l'intestin. Les besoins protéiques sont fonction de la protéosynthèse tissulaire. Cette dernière étant très lente chez ces organismes aquatiques, les besoins en protéines sont élevés à la fois en quantité, en qualité et en durée. Les acides aminés sont absorbés au niveau de l'intestin. Ils sont oxydés au niveau tissulaire et fournissent l'énergie nécessaire aux fonctions vitales du poisson. L'oxydation d'un acide aminé dégage un ion NH_4^+ , forme d'excrétion azotée, qui est éliminé.

Les poissons étant des poïkilothermes aquatiques, il doivent maintenir une température interne la plus stable possible. L'énergie nécessaire à cette fonction provient en partie du catabolisme protidique. En outre, l'excrétion des poissons nécessite aussi de l'énergie d'origine protéique. Ainsi, les recommandations en protéines des poissons sont jusqu'à trois fois supérieurs à ceux des ruminants terrestres (Cowey,1975). La majorité des poissons, que

leur régime soit carnivore, herbivore ou omnivore, ont des besoins protéiques de l'ordre de 25% à 40% de la matière sèche de la ration. Certains auteurs citent même des valeurs allant jusqu'à 70% de la matière sèche de la ration. Les études montrent que les poissons herbivores et omnivores ont la même capacité de digestion des protéines que les poissons carnivores. Le tableau 4 représente les besoins en protéines de quelques poissons classés selon leur régime alimentaire.

Tableau 4: Besoins en protéines des poissons classés selon leur régime alimentaire.

Régime alimentaire	Espèce	Poids moyen (g)	Niveau de consommation (g/100g PV/j)	Besoins en protéines (% MS de ration)	Référence bibliographique
Carnivore	<i>Anguilla japonica</i>	4,4	Ad libitum	45	Nose et Arai (1972)
	<i>Salmo gairdneri</i>	12,6	1,7	43	Satia (1974); Zeitoun et al. (1974)
Omnivore	<i>Cyprinus carpio</i>	13,6	2,9	54	Jauncey (1981)
Herbivore	<i>Chanos chanos</i>	0,11	8,2	39	Lim et al. (1979)
Détritivore	<i>Mugil auratus</i>	0,5	6,0	70	Vallet et al. (1970)

Les recommandations citées dans la bibliographie concernant la carpe varient de 25 à 38% pour New (1987), 38% pour des régimes à base de caséine pour Ogino et coll. (1976), 25% pour des régimes à base de tourteaux de soja pour Filho et coll. (1978). En réalité, il s'avère que les besoins en protéines de la carpe varient en fonction de la qualité de la ration distribuée et principalement de sa valeur énergétique. En effet, Takeuchi et coll. (1979 a et b) ont démontré que les performances des carpes sont améliorées lorsque, pour un taux de protéines constant, on passe d'une teneur en lipides du régime de 5% à 15%. En outre, Watanabe et coll. (1979) démontrent que l'adjonction de lipides à la ration permet d'abaisser les besoins en protéines. Donc, pour un niveau énergétique supérieur, l'absorption protéique et l'anabolisme protéique sont améliorés. Takeuchi et coll. (1979 a et b) ont déterminés, par la suite, le RPC optimal pour la croissance. Leurs travaux ont porté sur des juvéniles pesant 4,2 g. Expérimentalement, le rapport optimal est 41,5% de protéines/5% de lipides, au même niveau que le rapport 32,5% protéines/5% lipides. Ces résultats sont contradictoires avec les données précédemment citées. L'explication viendrait du taux variable de cellulose des régimes. Le tableau 5 illustre, chez *Cyprinus carpio*, l'abaissement des besoins protéiques en fonction du taux de lipides et d'hydrates de carbone dans la ration : à taux de protéine constant, le régime contenant le plus haut taux de lipides est le plus calorique. Le régime 3 présente un RPC supérieur au régime 2, lui-même supérieur au régime 1.

Alimentation	Compositions			Réduction estimée des besoins en protéines	Référence
	Protéines	Lipides	Glucides		
Régime 1	42	6	25	- 15%	Takeuchi et coll. (1979)
Régime 2	32	5	45		
Régime 1	42	6	25	- 30%	
Régime 3	32	30	15		

Tableau 5: Effet du taux de lipides dans la ration sur les besoins en protéines chez *Cyprinus carpio*.

Lorsque l'on passe du régime 1 au régime 2, la réduction estimée des besoins en protéines est de 15%. Lorsque l'on passe du régime 1 au régime 3, la réduction estimée des besoins en protéines est double : -30%.

Pour évaluer la teneur en protéines la plus adaptée, le pisciculteur calcule le RPC. Le tableau 6 regroupe les compositions de divers aliments pour carpes et leur RPC respectifs. L'aliment présentant le RPC le plus faible sera préféré.



Protéines (g/100g MS)	Energie kcal/kg	RPC g/kcal
31	3,11	9,97
33	3,11	10,61
35	5,50	6,36
38	4,78	7,95
41	3,35	12,24
42	4,78	8,79
45	5,02	8,96
46	5,26	8,75

Tableau 6: Compositions et RPC de divers aliments pour carpes (Kaushik 2002)

Le tableau 4 souligne la variation des besoins en protéines en fonction du régime alimentaire : comparée aux poissons carnivores et herbivores, la Carpe, omnivore (à tendance carnivore) a des besoins supérieurs en protéines.

L'éleveur peut calculer le coefficient de rétention azoté. Ce dernier est variable et avoisine 30%. Les pertes azotées au niveau intestinales sont importantes. Elles correspondent d'une part au renouvellement inévitable de la muqueuse intestinale, et d'autre part aux sécrétions digestives d'enzymes.

Afin de déterminer le coefficient de rétention azoté, le pisciculteur peut calculer les rapports suivants :

- coefficient d'efficacité protéique (gain pondéral de la biomasse / quantité de protéines ingérées)
- coefficient d'utilisation protéique apparent (gain protéique du poisson / quantité de protéines ingérées).

Il a été montré que chaque espèce de poisson a des besoins spécifiques en chaque acide aminé essentiel : arginine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, tryptophane et valine. Dans le rationnement de la carpe, méthionine

et lysine sont souvent les acides aminés limitant dans la croissance. Le tableau 7 regroupe les besoins en acides aminés essentiels de la carpe commune adulte (New 1987, Nose 1979, Ogino 1980a). Le tableau 8 regroupe les besoins en acides aminés classés par groupes biochimique selon Ogino (1980 a). Les besoins en acides aminés varient en fonction de facteurs extérieurs tels que la température. Selon Viola et Arieli (1989), en passant de 20°C à 25°C, les besoins en arginine passent de 5,3% à 8,4%, soit une augmentation de 60%.

Acides aminés	Besoins de la carpe en pourcentage de la teneur protéique.		
	D'après New (1987)	D'après Nose (1979)	D'après Ogino (1980a)
Arginine	4,2	4,3	4,4
Histidine	2,1	2,1	1,5
Isoleucine	2,3	2,5	2,6
Leucine	3,4	3,3	4,8
Lysine	5,7	5,7	6,0
Méthionine	3,1	2,1	1,8
Phénylalanine	6,5	3,4	3,4
Thréonine	3,9	3,9	3,8
Tryptophane	0,8	0,8	0,8
Valine	3,6	3,6	3,4
Tyrosine	ND	2,6	2,3
Cystine	ND	5,2	0,9
ND : Valeur non disponible			

Tableau 7: Besoins en acides aminés essentiels chez la carpe commune.

Acides aminés	Pourcentage des acides aminés totaux
Lysine	5,3%
Leucine	4,1%
Arginine	3,8%
Acides aminés soufrés	>3%
Acides aminés aromatiques	6%

Tableau 8: Recommandations en acides aminés selon Ogino (1980 a).

Il est essentiel de garantir un juste équilibre des acides aminés entre eux car de nombreuses inter-relations existent. En effet, Nose (1978) démontre que la carence en un acide aminé essentiel peut entraîner une chute du niveau des autres acides essentiels au sein du tissu musculaire de la carpe. Ses expériences ont porté plus particulièrement sur l'arginine, l'histidine et la lysine. En outre, une carence en leucine conduit à une élévation du taux d'isoleucine et de valine libres. La relation leucine-isoleucine est, alors, confirmée. Zebian (1977) trouve une forte corrélation entre la teneur en acides aminés libres du régime et celle du sang.

Les taux d'acides aminés de la ration sont importants. Tanaka et coll. (1977) montrent qu'un régime volontairement déséquilibré par addition de phénylalanine à de la caséine nuit considérablement à la croissance des carpes. Cependant une supplémentation judicieuse des régimes protéiques par des acides aminés libres permet d'accroître la croissance (Jan et coll. (1977)).

Dans l'alimentation de la carpe, les industriels tentent de remplacer les farines de poissons par de nouvelles matières premières, constituant un apport de protéines. Atack et coll. (1979) ont comparé divers aliments dont le taux de protéines variait de 38,6% à 51,3%. La croissance optimale a été relevée pour un taux protéique supérieur de 10% à celui de la farine de hareng. D'autres auteurs ont pratiqué des expériences alimentaires en incorporant des algues *Scenedesmus* à divers taux dans le rationnement des poissons (Meskes et Pfeffer (1978)). Enfin, la solution de l'azote non protéique a aussi été envisagée par Dabrowski et Wojno (1978 a et b). ces derniers ont utilisé l'urée et le citrate d'ammonium dans les aliments des carpes communes. Parallèlement, des taux importants de cellulose sont adjoints afin de permettre une activité optimale des micro-organismes intestinaux.

Les besoins en protéines varient selon le niveau de consommation des poissons. En effet, Ogino (1980 b) montre que la relation existant entre ces deux données permet de faire passer les besoins protidiqes de 60-65% à 30-32% en augmentant le taux de nourrissage. La progression de cette diminution est illustré dans la figure 13.

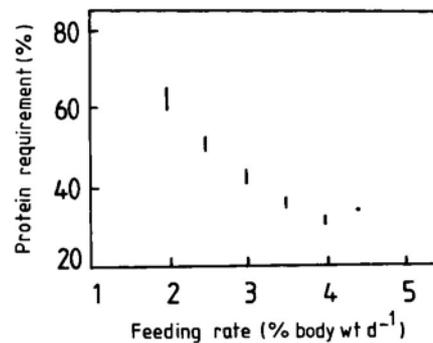


Figure 13: Relation entre le niveau de consommation et les besoins en protéines selon Ogino (1980 b).

e) Besoins en lipides

Les lipides constituent la source d'énergie principale pour la carpe. Comme l'évoque le tableau 3, les matières grasses présentent le meilleur rendement entre énergie brute et énergie métabolisable : 85%.

Lorsque le régime de la carpe est carencé en protéines, le poisson consomme volontairement des lipides afin de maintenir son activité et de couvrir les besoins en relation avec cette dernière. Les taux de lipides tolérés dans les rations des carpes communes vont de 5% à 20%, l'important étant surtout le rapport protéines/lipides. Les acides gras à prendre en considération dans l'alimentation des poissons sont rapportés dans le tableau 9 (Kaushik 1990). Certains ne peuvent être synthétisés par la carpe: les acides gras essentiels (AGE). Chez la carpe, il s'agit de l'acide linoléique et de l'acide linoléique (Kaushik 1990).

Dénomination de l'acide gras	Formule chimique abrégée
<u>Acides gras de la série 3 :</u>	
Acide linoléique	C18 : 3n-3
Acide éicosapentaénoïque	C20 : 5n-3
Acide docosahéxaénoïque	C22 : 6n-3
<u>Acides gras de la série 6 :</u>	
Acide linoléique	C18 : 2n-6
Acide arachidonique	C20 : 4n-6

Tableau 9: Dénomination de quelques acides gras ayant un intérêt dans l'alimentation des poissons (Kaushik, 1990).

Les besoins en acides gras varient selon le stade physiologique du poisson, la température. Les besoins en lipides de la carpe vont jusqu'à 18% si, parallèlement, la teneur protéique est élevée (New, 1987). Concernant les acides gras essentiels, les besoins de la carpe sont :

- C18 : 2n-6, acide linoléique, 1% de la ration ;
- C18 : 3n-3, acide linoléique, 1% de la ration.

Les besoins en acides gras sont accrus pour les reproducteurs en période d'ovogenèse. Dans le biotope de la Carpe, les acides gras essentiels se retrouvent dans les copépodes. Ces derniers sont une des bases du régime alimentaire de la Carpe adulte.

f) Besoins en vitamines et sels minéraux

(1) Les besoins en vitamines et minéraux

Les vitamines et sels minéraux sont des composants alimentaires que la pisciculteur doit surveiller car des carences peuvent conduire rapidement à une réduction de la croissance. Comparativement au mammifères, les poissons ont des besoins supérieurs en vitamines. Cependant, les besoins précis ne sont pas déterminés pour toutes les vitamines. Certains auteurs ont réussi à confirmer le caractère indispensable de certaines d'entre elles. Le

tableau 10 regroupe les données disponibles sur les recommandations vitaminique de la Carpe (Lovel, 1988).

Vitamines	Unités	Recommandations de la carpe commune	
		D'après Lovel (1988)	D'après Satoh (1993)
A	UI	ND	4000
D	UI	?	?
E	mg	ND	100
K	mg	?	?
Thiamine	mg	1	0,5
Riboflavine	mg	8	7
Pirydoxine	mg	6	6
Acide pantothénique	mg	30-50	30
Niacine	mg	28	28
Acide folique	mg	?	?
B12	mg	?	?
Biotine	mg	ND	1
Acide ascorbique	mg	ND	ND
Inositol	mg	10	440
Choline	mg	4	500

ND : Indispensable, mais besoins non déterminé.

? : Nécessité non démontrée en conditions expérimentales

Tableau 10: Besoins minimaux en vitamines pour la croissance de jeunes carpes, quantité par kilo d'aliment.

Plusieurs travaux de Yamomoto et coll. (1977 et 1978) laissent entrevoir le caractère essentiel de l'acide ascorbique ou vitamine C, ce qui est contredit par Sato et coll. (1978). Les conditions d'élevage et la qualité de l'eau peuvent induire une baisse du taux de vitamine C dans le foie et une diminution de l'activité de la gluconolactone oxydase (enzyme responsable de la synthèse de la vitamine C). Yamomoto et coll. (1977) montrent que cela est effectif par exemple dans une eau contenant 0,05 p.p.m de cuivre.

D'autres études concernent la vitamine E, ou α -tocophérol. Le rôle de cette vitamine est primordial dans la protection des lipides contre l'auto-oxydation. Les besoins en vitamine E seront, par conséquent, dépendants du taux de lipides dans la ration. En effet, pour un régime contenant un taux de méthyl-linoléate de 5%, le gain de poids se stabilise pour un taux de α -tocophérol de 30 mg/100g de régime.

Parallèlement, New (1987) a proposé une estimation du besoin en minéraux des poissons. ces derniers (tableau 11).

Minéraux	Recommandations
Ca	0,5%
P	0,7%
Mg	0,05%
Na	0,3-0,4%
K	0,1-0,3%
S	0,3-0,5%
Cl	0,4-0,5%
Fe	50-100 mg/kg
Cu	1-4 mg/kg
Mn	20-50 mg/kg
Co	5-10 mg/kg
Zn	30-100 mg/kg
I	100-300 mg/kg
Mo	Trace
Cr	Trace
F	Trace

Tableau 11: Besoins en minéraux des poissons d'après New (1987).

Ogino et Takeda (1976) trouve un fort retard de croissance pour des poissons nourris avec des régimes renfermant moins de 0,5% de phosphore. En revanche, ils n'ont pas mis en évidence de réelle influence de la teneur en calcium sur les performances de croissance.

Ogino et Chiou (1976) soulignent l'importance du magnésium et proposent une teneur minimale de 0,04-0,05% en magnésium dans les régimes alimentaires.

Ogino et Yang (1979) établissent l'importance du zinc et proposent une teneur minimale de 15-30 p.p.m en zinc dans les régimes alimentaires.

En cas de carences en fer, des signes d'anémies ont été observés. En revanche, aucun effet sur la croissance n'a été objectivé selon Sakamoto et Yone (1978).

(2) Les carences et toxicité des vitamines et sels minéraux

Les carences en vitamines et sels minéraux sont à l'origine de diverses maladies ou malformations chez les carpes au stade larvaire et juvéniles. Une carence générale en vitamines peut causer des syndromes hémorragiques divers, ainsi qu'une fragilité immunitaire et donc une moindre résistance face aux pathologies courantes.

En outre, des carences spécifiques en certaines vitamines peuvent être à l'origine pathologies précises. Les relations vitamine-pathologie sont représentées dans le tableau 12.

Symptômes des carences spécifiques en vitamines	
Vitamine concernée	Désordre ou pathologie engendrée
Riboflavine	Cataracte
	Erosion des nageoires
	Fragilité aux Myxobactéries
Acides pantothénique	Hyperplasie des ouïes
	Fusion des lamelles des ouïes
Pyridoxine	Hyperexcitabilité
	Déséquilibres nerveux
Vitamine B12	Anémie
Choline	Lipidose dégénérative du foie
Vitamine C	Déformations squelettiques
	Erosions des nageoires
	Fragilité aux Myxobactéries
Vitamine A	Cataracte
	Opacification de la cornée
Vitamine E	Stéatose hépatique
	Pathologies musculaires

Tableau 12: Pathologies et déséquilibres consécutives à des carences vitaminiques spécifiques

(a) Carence en vitamine B1

Les causes de cette carence sont la consommation d'abats de poissons contenant une thiaminase ou des farines ayant une faible teneur en vitamine B1. Les symptômes observés sont l'apparition au sein de l'effectif de troubles neurologiques centraux avec des pertes d'équilibre et une nage saccadée et incohérente. Dans les stades avancés, les poissons carencés peuvent demeurer couchés sur le fond, inactifs. Dans ce cas, le diagnostic différentiel est à poser entre la maladie d'Egtved et les infections à *Ichtyosporidium*. Le traitement consiste à combler la déficience en vitamine B1. Les symptômes régressent alors rapidement. Dans ce déséquilibre nutritionnel, le taux de mortalité est très faible et ne concerne que les individus fragilisés par ailleurs.

(b) Carence en acide pantothénique

L'ensemble du syndrome de déficience en acide pantothénique est résumé sous le terme de « nutritional gill disease » (Maladie des ouïes due à la nutrition). Cliniquement, les poissons touchés se regroupent autour des zones très oxygénées (aérateurs), cessent progressivement de s'alimenter et présentent une prostration marquée. L'analyse histologique des ouïes modifiées montre une hyperplasie et une coalescence des lamelles suite à une prolifération épithéliale. La complication de cette forme primitive par une surinfection myxobactérienne est fréquente et aggrave le pronostic. Lorsque l'hyperplasie est peu marquée, elle régresse favorablement à la faveur d'une correction en acide pantothénique.

(c) Carence en biotine

Cette affection métabolique est facilement identifiable puisqu'elle se manifeste par le développement de mucosités bleuâtres recouvrant certaines parties du corps. Une complémentation en biotine résout le problème : adjonction d'albumine d'œuf, de foie de bœuf, de levure sèche.

Les vitamines sont le plus souvent sous-représentées dans les régimes alimentaires. Malgré cela, il existe un risque toxique en cas d'excès de certaines vitamines. Elles ont été mises en évidence expérimentalement et ne sont que très rarement rencontrées dans la nature ou en élevage.

Concernant les carences en minéraux, le principal effet est un retard ou une dysharmonie de croissance. Comme pour les vitamines, il existe des affections imputables à des carences spécifiques. Elles sont regroupées dans le tableau 13.

Symptômes spécifiques de carences en minéraux	
Minéral concerné	Désordre engendré
Zinc	Cataracte
Fer	Anémie
Iode	Goitre
Phosphore	Troubles squelettiques

Tableau 13: Symptômes associés aux carences en sels minéraux chez les poissons.

On notera qu'une hypercalcémie entraînera une compétition calcium-zinc et aboutira à une cataracte.

B. Les aliments de la Carpe dans son biotope

Dans son milieu naturel, la Carpe consomme des aliments variés. Les proies ingérées diffèrent en fonction de l'âge du poisson, de la saison et des autres paramètres environnementaux. Les recherches ont surtout porté sur l'analyse des contenus intestinaux.

1. Aliments consommés de la larve au juvénile

En milieu naturel, les larves de carpe subissent des pertes importantes dues à la prédation. Dans un premier temps, comme nous l'avons précisé précédemment, la bouche n'est pas perforée et l'alimentation se fait par absorption de réserves vitellines. Conventionnellement, le stade larvaire s'arrête lorsque le jeune poisson présente une morphologie identique à l'adulte, c'est à dire dès l'ouverture de l'orifice buccal, l'apparition des branchies et le gonflement de la vessie natatoire. Nous traiterons dans ce paragraphe de l'alimentation du poisson depuis l'éclosion jusqu'aux prémices de la chasse du juvénile.

Dès la cavité buccale présente, la larve se nourrit de proies adaptées à sa taille. Le tableau 14 rassemble les caractéristiques des proies vivantes utilisés par les alevins de carpe commune (Billard, 1995).

Alevin Age (en jours)	Principales proies alimentaires	Temps nécessaire au développement des proies (en jours)
1-11	Protozoaires, rotifères, petits crustacés.	5-7
11-18	Crustacés (petits et moyens), larves d'insectes	10-15
19-33	Gros crustacés, larves d'insectes	15

Tableau 14: Diversités des proies vivantes pour alevins de carpe commune (Billard, 1995).

Les bactéries sont consommées par la carpe à tout âge de manière passive. Pourtant, cette alimentation constitue une source de protéines importante. La consommation se fait à l'occasion d'un filtrage au niveau des branchies au cours duquel des particules organiques inertes sont ingérées. Les bactéries recouvrant ces détritiques sont avalées. En outre, le bactérioplancton (ensemble des bactéries présentes dans le milieu aquatique) sert de nourriture à la suite de la pyramide alimentaire (phytoplancton, zooplancton, faune benthique) qui, à son tour, constitue la nourriture de la carpe.

Les protozoaires constituent une microfaune de faible diamètre, disponible en grande quantité. Ils représentent une source de nourriture incontournable pour la larve de carpe après l'éclosion.

Le phytoplancton regroupe des centaines d'espèces dont la densité varie, dans le milieu naturel, en fonction de la qualité des eaux. La teneur en oxygène, le pH, la salinité, la profondeur, par exemple, sont des facteurs limitants au développement de certaines espèces. Les algues planctoniques constituent principalement la source de nourriture du zooplancton et de certains invertébrés benthiques. Au cours du filtrage de l'eau respiratoire, la larve de Carpe ingère aussi des particules phytoplanctoniques.

Le zooplancton regroupe aussi de multiples espèces de différents calibres et qui se nourrissent de phytoplancton, de bactérioplancton, de protozoaires et de zooplancton de petite taille pour les plus grandes espèces. La larve de Carpe se nourrit dans les premiers jours des espèces les plus petites fixées sur les végétaux et immobiles. Dès que l'alevin est en mesure de chasser, il s'alimente par prédation aux dépens des formes plus volumineuses.

Les petites espèces (moins de 1,5mm) regroupent certaines espèces de cladocères (*Daphnia longispina* et *Bosmina longirostris*), larves de copépodes « nauplius », rotifères. Quant aux espèces de grandes tailles, ce sont des représentants de la famille des cladocères (*Daphnia magna* et *Daphnia pulex*) et des copépodes adultes.

2. Aliments de la carpe adulte

a) Analyse du contenu intestinal

Après capture, soit au filet, soit à l'électricité, le contenu du tube digestif est récupéré par lavage à l'eau formolée puis siphonage. A partir de l'analyse macroscopique et analytique du contenu, plusieurs paramètres permettent de préciser la nature du régime alimentaire.

- Méthode par occurrence : pour une proie donnée, on recherche le nombre de poissons dans lesquels cette dernière est présente.
- Méthode numérique : pour une proie donnée, on calcule sa proportion numérique par rapport aux autres proies du contenu intestinal.
- Méthode volumétrique ou pondérale : pour une proie donnée, on calcule le rapport entre le volume-ou le poids- de la proie et le volume-ou le poids- de la carpe chez laquelle le prélèvement est réalisé (Allen 1935).
- Méthode par taux de remplissage du tube digestif : cette analyse permet d'établir les variations alimentaires saisonnières, journalières, en fonction du stade physiologique ou du sexe de l'animal.

La méthode la plus fiable et la plus facilement interprétable est la méthode par occurrence. En outre, elle permet de préciser un régime commun aux carpes analysées, sans tenir compte des variations au sein de la population.

b) Aliments recherchés en première intention

Les résultats des analyses pratiquées sur les contenus de tubes digestifs de carpes communes capturées à l'aide de l'électricité ont conduit à la conclusion que *Cyprinus carpio* est un poisson omnivore à tendance carnivore. Le tableau 15 présente les analyses qualitatives des substances trouvées dans le contenu intestinal de poissons suivant deux études réalisées par Paen (1918 et 1922) et Struther (1929 et 1932). La comparaison entre les pourcentages de matières animale et végétale est significative. Le total des pourcentages n'égale pas 100% car certains composés n'ont pu être identifié.

Référence	Nombre de carpes adultes	Proportion de matériel animal (%)	Proportion de matériel végétal (%)
Paen 1918	42	90	6
Paen 1922	1	87	3
Strurher 1929	42	69	31
Struther 1932	167	90,92	4,64

Tableau 15: Comparaison de la proportion animal-végétal dans le régime alimentaire de la carpe selon Paen (1918 et 1922) et Struther (1929 et 1932).

En outre, en 1980, Spataru, Hephher et Halevry ont montré à partir de l'étude sur 408 carpes que l'aliment préférentiel de la carpe est le zoobenthos. Le tableau 16, basé sur la méthode par occurrence, regroupe les aliments préférentiellement ingérés par la carpe selon ces mêmes auteurs.

Aliments répertoriés	Proportion de poissons chez lesquels l'aliment est retrouvé (%)
Larves de chironomidés	95,58
Pupes de chironomidés	57,35
Oligochètes	34,55
Ostracodes	54,41
Cladocères	42,64
Copépodes	58,08

Tableau 16: Aliments préférentiellement consommés chez 408 carpes selon Spataru, Hephher et Halevry (1980).

En outre, Taran (1986) relève, par la même méthode, le contenu intestinal de carpillons de moins d'une année. Les résultats sont représentés dans la figure 14.

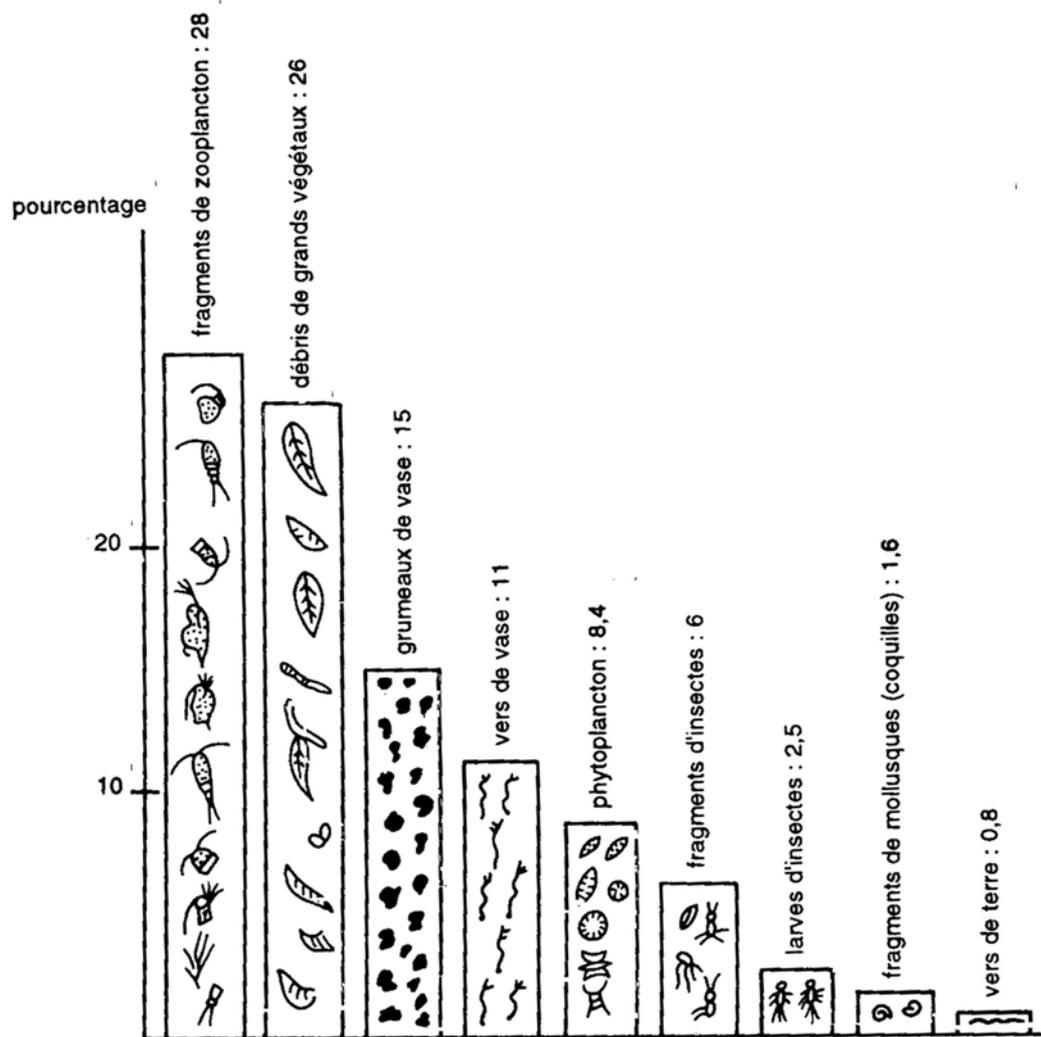
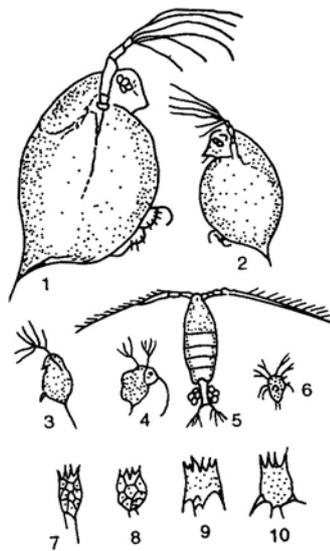


Figure 14: Graphique représentant l'analyse du contenu intestinal de carpillons (Taran 1936)

De manière générale, il est possible de dresser une liste exhaustive des aliments recherchés en première intention par la carpe dans son biotope. Ces aliments sont de diverses natures et la figure 15 représente quelques unes des proies favorites de la carpe.



- 1 – *Daphnia magna* (grande daphnie),
- 2 – *Daphnia pulex*,
- 3 – *Daphnia longispina*,
- 4 – *Bosmina longirostris*,
- 5 – copépode cyclopoïde,
- 6 – larve « nauplius » de copépode,
- 7 à 10 – rotifères.

Figure 15: Silhouettes des quelques unes des proies animales de la carpe. (Billard 1995)

(1) Les aliments vivants mobiles

La capture de ces proies fait appel à la prédation. En effet, les carpes ingèrent ces aliments suite à une traque active, en retournant les pierres, en fouillant le fond. Parmi ces proies, les daphnies sont largement représentées (*Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, *Daphnia cucullata*). Les autres éléments mobiles recherchés par la carpe sont :

- *Simodaphnia*
- *Ceriodaphnia*
- *Moina*
- Bosminidés
- Sididés (*Syda crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*)
- Cyclopidés (*Cyclops viridis*, *Cyclops albidus*)

- Branchiopodidés
- Gammaridés (*Niphargus*, *Carinogammarus*, *Gammarus pulex*, *Gammarus locusta*)

(2) Les aliments vivants immobiles

Les aliments d'origine animale peuvent aussi être démunis de moyens de locomotion adaptés à la nage. Ainsi, des insectes à la surface de l'eau seront des proies facilement gobées. Par ailleurs, des vers pourront aussi être gobés sans trop d'effort. Même si l'aspect des insectes flottants est relativement commun à toutes les espèces, les proies réellement ingérées sont minutieusement sélectionnées au moment de la prise en bouche, au niveau de l'organe palatin et de ses bourgeons gustatifs. La liste suivante énumère les différentes espèces et sous-espèces recherchées par la carpe commune.

(a) Les vers

- *Tubifex rivulorum*, *Tubifex barbatus*
- Lumbriculidés (*Lumbriculus variegatus*)
- Enchytrées (*Enchytraeus albidus*, *Enchytraeus bisetosus*, *Enchytraeus vermicularis*)
- Lombricidés (*Lombricus terrestris*, *Lombricus agricola*, *Allurus tatraedus*, *Allolobophara savigny*).

(b) Les moustiques

- Culicidés (*Culex pipiens*, *Culex hortensis*, *Anopheles maculipennis*, *Anopheles bifurcatus*, *Aedes rusticus*, *Aedes nemorosus*, *Corethra plumicornis*, *Corethra pallida*)
- Chironomidés (*Chironomus plumosus*, *Chironomus nubeculosus*, *Chironomus tendes*)

(c) Les mouches

- *Drosophila melanogaster*, *Drosophila transversa*, *Drosophila funebris*
- *Musca domestica*
- *Lucilia serricata*, *Sarcophaga carnaria*, *Calliphora erythrocephala*

(d) Les fourmis

- *Formica fura*, *Formica fusca*

- *Lasius flavus*

(3) Les aliments végétaux

La carpe présente une forte activité de pâture. En effet, les plantes aquatiques occupent une grande partie du régime alimentaire quotidien. Elles sont ingérées soit volontairement, soit au cours de la consommation d'éléments animaux fixés sur ces dernières. Les aliments végétaux peuvent se diviser en plusieurs catégories : les plantes aquatiques, enracinées au fonds (*Elodea, Callitriche, Myriophyllum, Ceratophyllum, Ludwigia, Hottonia*), les plantes de surface, aux racines libres flottantes (*Lemna, Riccia, Azolla*), les algues filamenteuses (*Cladophora, Vaucheria*).

Parallèlement à ces aliments végétaux d'origine aquatique, la carpe peut être amenée à consommer des fruits tombés d'un arbre surplombant le plan d'eau tels que des abricots, des pommes, des cerises, des prunes. La carpe peut consommer, suite à l'amorçage des pêcheurs, des céréales telles que blé, avoine, riz, maïs, orge, mais aussi soja, pois, chènevis, haricot.

3. Variations des habitudes alimentaires

a) Variations saisonnières du régime alimentaire de la Carpe

Le régime alimentaire de la Carpe varie physiologiquement avec les saisons. Plusieurs études réalisées sur diverses périodes par divers auteurs aboutissent au même résultat : Fanget en 1972, Wunder en 1938 et Lefevre en 1948.

Le rythme alimentaire réduit en saison hivernale conduit la Carpe à se tourner vers la nourriture la plus accessible. L'eau froide interdit tout développement des planctons. En revanche, la faune benthique est très développée (chironomes et tubifex). Le zooplancton se restreint à des éléments isolés du type *Daphnia*.

Avec le réchauffement progressif des couches supérieures des eaux et l'allongement de la photopériode, l'équilibre de la faune varie. En effet, les phytoplancton et zooplancton se développent massivement. Parallèlement, les éléments benthiques se maintiennent quantitativement. Le régime de la Carpe s'oriente alors vers la planctophagie : consommation de grands crustacés de type *Daphnia* dont la démographie a explosé. Certaines années, lorsque la température reste basse, les modifications de la faune tardent à intervenir et le régime à base d'éléments benthique peut persister jusqu'au mois de mai.

En été, la tendance climatique amorcée au printemps persiste. Les fortes températures modifient la solubilité de l'oxygène dans les différentes couches du plan d'eau. Les carpes présentent plusieurs tropismes qui vont les guider vers les eaux tempérées, riche en oxygène et riche en alimentation (respectivement thermotropisme, branchiotropisme et trophotropisme). A cette saison, les zones de bordures et peuplées d'herbiers correspondent précisément aux exigences des carpes. En effet, la saturation en oxygène dissout est de 3 à 4 mg/L (Juget, Amoros, Rostan, Fangel 1972). La faune subit un bouleversement au profit des organismes associés à la végétation (zoopériphyton) et aux dépens du plancton. Les aliments consommés sont des gastéropodes (*limna*, *physa*), des copépodes (Macrocyclopes), des oligochètes (*Lumbiculus variegatus*). Fisher a constaté que les carpes choisissaient les plantes aquatiques molles aux dépens des plantes dures. Ainsi, leur comportement alimentaire les guidera vers les joncs, Potamot et Glycérine flottante et les éloignera des Carex et Typha.

Lorsque les températures baissent et que la photopériode décroît, le régime est transitionnel. Il passe des habitudes estivales aux habitudes hivernales plus ou moins brutalement suivant la courbe de températures. La carpe subit un pic dans son alimentation afin de constituer des réserves graisseuses en vue de la période froide. C'est pourquoi, toute alimentation est bonne à prendre.

b) Variations journalières du régime alimentaire

Les variations journalières du régime alimentaire de la Carpe sont assimilables à un rythme alimentaire. En effet, d'après Schaperclaus (1962) la carpe se nourrit à l'aube et à la tombée de la nuit. Ces informations sont confirmées par les auteurs halieutiques tels que Duborget et Renault. Ogino (1980 a), lui aussi étudie cette relation en analysant la demande alimentaire d'un lot de carpillons sur une journée, ces informations sont consignées par la figure 16. En étudiant les variations du contenu intestinal sur une journée, Fanget (1972), démontre que la carpe se nourrit d'une part entre 19h et 22h30 et d'autre part entre 4h30 et 7h. Il ne s'agit que de deux périodes principales. En effet, de nombreux pêcheurs capturent des carpes en pleine journée.

Dans des milieux fluviatiles la densité en micro-organismes subit deux pics à l'aube et au crépuscule. En outre, les larves de chironomes présentent un rythme nocturne.

L'activité alimentaire semble synchronisée sur le rythme circadien. Dans la pratique, les carpes deviennent actives quelques heures avant la distribution de l'alimentation. Si cette distribution est décalée de quelques heures, sous lumière artificielle, la période d'activité se décale d'autant sur un délai de 3 jours maximum (Davis-Bardack 1964). L'augmentation de la

fréquence de la prise alimentaire en été peut s'expliquer par l'augmentation de la température et donc de l'efficacité digestive, associée à une raréfaction des proies.

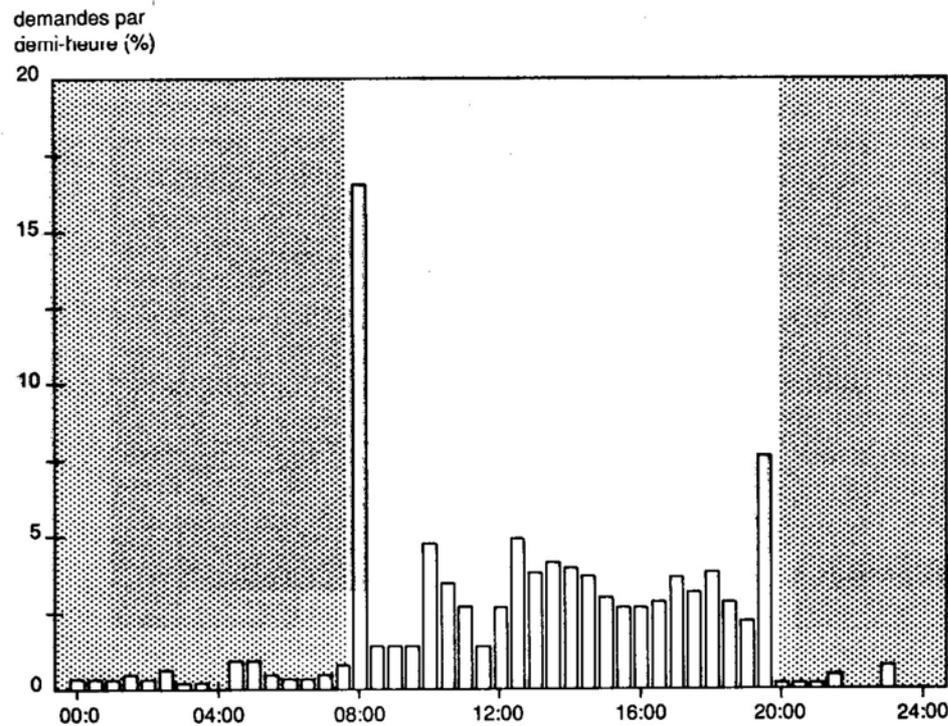


Figure 16: Analyse de la relation entre le rythme nyctéméral et la prise alimentaire chez la carpe selon Ogino (1980a)

c) Variations du régime alimentaire de la Carpe en fonction de l'âge

Entre le stade larvaire et le stade adulte, le régime de la Carpe va évoluer en fonction des besoins du poisson. L'alevin se nourrit exclusivement de plancton de petite taille. Dès que sa taille le permet, la Carpe s'oriente vers des organismes de plus gros calibre qu'elle trouve principalement sur le benthos ou entre deux eaux. Préférentiellement, la faune benthique monopolisera le régime de la Carpe. Pourtant, lorsque ce-dernier n'est plus disponible, le zooplancton de grosse taille sera la nourriture choisie (Marcel 1980). Enfin, plus la Carpe vieillit, plus sa préférence pour les organismes benthiques sera grande. Les très vieilles carpes conserve un régime constant durant une grande partie de l'année : écrevisses, dressènes, anodontes, gastéropodes divers, petits poissons. Ces données sont confirmées par les auteurs halieutiques (Renault, Duborgel) qui rapportent la prise de carpes au vif ou au poisson mort manié. Les idées reçues selon lesquelles la Carpe se nourrirait d'œufs de poissons ont été

contredites par Crivelli (1979) qui, après étude des contenus stomacaux, n'a relevé qu'une présence exceptionnelle d'œufs ou d'alevins.

d) Autres facteurs influençant le régime de la carpe

- Le **sexe** : en été, il est reconnu que les femelles se nourrissent plus que les mâles.
- La **profondeur des fonds de l'habitat** : une faible profondeur modifiera la solubilité de l'oxygène et subira des variations thermiques plus fréquentes et brutales. Les habitudes alimentaires seront instables.
- La **nature des fonds** : dans les gravières, les carpes orientent leur régime vers des organismes benthiques (crustacés et mollusques) alors que dans des étangs vaseux, la consommation de chironomes sera énormes.
- **L'accessibilité de la nourriture** : sur un plan d'eau pêché, l'amorce peut constituer une nourriture facile et modifier temporairement ou à plus long terme le comportement alimentaire.

C. L'alimentation de la carpe commune en élevage

En cypriniculture, la production constante d'une certaine biomasse de poissons a conduit les éleveurs à maîtriser la croissance et donc l'alimentation de *Cyprinus carpio*. Pour cela, des modèles mathématiques complexes ont été établis. En outre, l'utilisation d'aliments industriels adaptés facilite, aujourd'hui, la gestion de l'alimentation du cheptel.

1. Modèles de croissance en cypriniculture

La carpe d'élevage suit une croissance stéréotypée qui est, en permanence, contrôlée par le pisciculteur. Les poissons sont vendus à des poids très variables. Pour parvenir à une taille commerciale de 3 kilogrammes, trois années d'élevage sont nécessaires. L'évolution pondérale idéale est précisément définie et suit un modèle. Les croissances des premières années de la vie du poisson sont respectivement nommées C_{0-1} , C_{1-2} et C_{2-3} . Deux alternatives se présentent aux pisciculteurs : la production d'adultes à partir de juvéniles pré-grossis ou la production d'adultes à partir d'œufs produits sur la ferme.

a) La production de juvéniles

La diversité des tailles commerciales pour la Carpe s'étend de 600 grammes à 3 kilogrammes. Le pisciculteur engraisseur peut empoissonner des juvéniles de différentes tailles qui subiront une croissance propre. Les produits finaux couvriront ainsi une plus grande part de marché. Concrètement, l'objectif d'un producteur de juvéniles est d'obtenir un éventail de poissons dont le poids s'étalera entre 70 et 250 g. Le facteur limitant à maîtriser est la densité de poissons dans les différents étangs de production. Ainsi, pour de faibles densités, la productivité sera meilleure. La figure 17 représente le schéma de production de juvéniles appliqué en Israël d'après Billard (1995). Cette figure montre les croissances pondérales espérées à partir d'alevins de carpes de 4 semaines en faisant varier la densité numérique à l'hectare. Cette phase de grossissement se déroule entre mai et novembre afin de profiter des conditions thermiques optimales de croissance. Ne pouvant pas économiquement multiplier les bassins d'élevage, les pisciculteurs démarrent avec le même empoissonnement sur tous les plans d'eau. Puis, régulièrement, les poissons sont pesés et mesurés. Une réduction de l'effectif est alors réalisée pour abaisser la densité et parvenir à une croissance plus efficace.

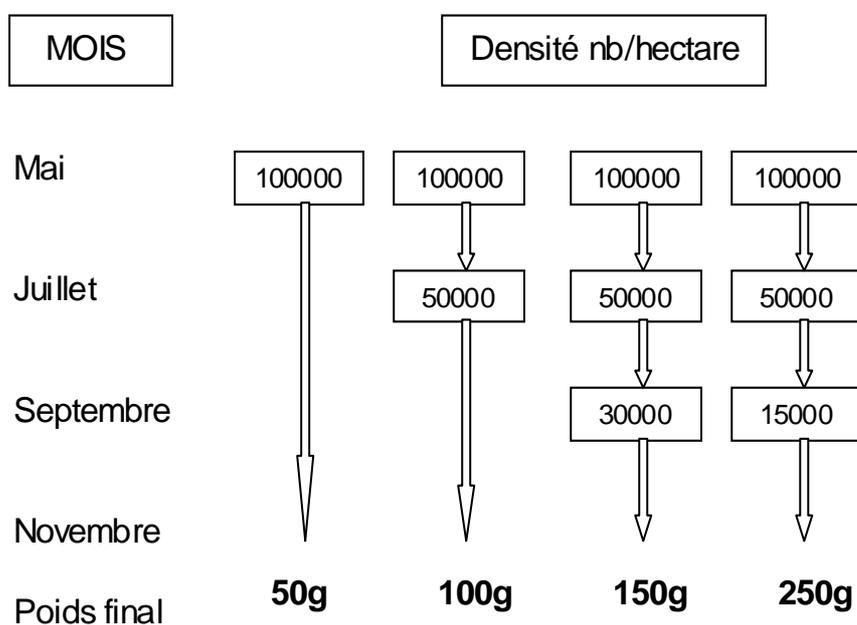


Figure 17: Schéma de production de juvéniles de différentes tailles, appliqué en Israël (Billard, 1995).

Les alevins de différentes tailles sont ensuite placés dans d'autres plans d'eau pour subir un engraissement plus intense jusqu'à obtention de la taille commerciale.

b) L'engraissement des juvéniles

Deux méthodes sont rencontrées : l'élevage semi-intensif ou traditionnel et l'élevage intensif ou professionnel. Dans le premier système d'exploitation, pour obtenir la croissance importante nécessaire à un engraissement efficace, les poissons juvéniles sont nourris avec des céréales complémentées de farine de soja. Les céréales économiquement rentables sont l'orge et le blé. Cette alimentation est distribuée pendant 4 à 5 semaines. Puis, dès la remontée des températures, le pisciculteur supprime la farine de soja. Le tableau 17 donne le taux de nourrissage en fonction de la température. Le taux de nourrissage fait référence à une ration alimentaire de base, distribuée au début de l'engraissement. Avec l'augmentation de taille des poissons, la ration distribuée s'exprime par rapport à cette dernière, en pourcentage.

Température (en °C)	Niveau de consommation (en g/100g PV/j)	Croissance (en g/100g PV/mois)
10-12	1	14,6
14	1,5	22,6
16	2	30,9
18	2,5	39,8
20	3	49,0
22	3,25	53,8
24	3,5	58,6

Tableau 17: Taux journalier de distribution de céréales et pourcentage moyen de croissance mensuelle en fonction de la température (Carpes de 400g à 1200g).

Dans des conditions d'élevage intensives, professionnelles, les poissons sont répartis sur plusieurs plans d'eau, à différents poids. La densité est la même quel que soit le poids de départ. L'objectif du pisciculteur est la production, en continu, de carpes d'un poids fixe et tout au long de l'année. Dans les différents plans d'eau, des pêches partielles sont réalisées afin d'une part de contrôler la taille des individus et d'autre part de prélever les poissons de taille commerciale. L'alimentation distribuée est basé sur un mélange de tourteaux de soja et de farines de poisson pour obtenir un taux protéique de 20-25%. Il semble que cet apport de

protéines suffise à assurer une croissance stable et optimale. La nourriture est distribuée sur une grande partie de la journée à l'aide d'un distributeur disposé sur une berge. Le modèle israélien exposé ci-dessus semble applicable dans nos régions françaises même si les températures sont moins élevées. La figure 18 représente le schéma de production piscicole en continu appliqué en Israël dans l'objectif de poissons de 1,2 kg.

MOIS	Mise en charge 10000 ind./ha			
	Etang 1	Etang 2	Etang 3	Etang 4
Février	250g	150g	100g	50g
Mars				
Avril				
Mai				
Juin	*			
Juillet	*	*		
Août	*	*		
Septembre		*	*	
Octobre			*	*
Novembre			*	*
Décembre				*
Janvier			■	■

* Pêches partielles

■ Pêche par vidange

Etang 1 : Empoissonnement avec des carpes juvéniles pesant 250g

Etang 2 : Empoissonnement avec des carpes juvéniles pesant 150g

Etang 3 : Empoissonnement avec des carpes juvéniles pesant 100g

Etang 4 : Empoissonnement avec des carpes juvéniles pesant 50g

Figure 18: Schéma de production piscicole en continu en Israël avec un objectif de 1,2kg comme poids commercial.(Billard 1995)

c) Les modèles mathématiques de croissance

(1) *Le modèle Augustyn-Szumiec*

La construction d'un modèle mathématique a été possible grâce aux travaux de Augustyn et Szumiec en 1985 et aux données empiriques de Szumiec en 1985 et 1990. Ce modèle est effectif sur les trois années de croissance nécessaire à l'obtention de la taille commerciale. Les différents facteurs intervenant dans ce modèle sont les suivants : la masse initiale du poisson G_0 , la masse corporelle finale G en g (inconnue), la somme des températures $\Sigma\gamma_e$ ($>14^\circ\text{C}$), la densité finale d et la valeur alimentaire v des aliments naturels ou complémentaires. Ces derniers répondent à l'équation suivante :

$$G = f(G_0) \times f(\Sigma\gamma_e) \times f(d) \times f(v)$$

La seule variable non maîtrisable est la température de l'eau. Lors de la construction de ce modèle, $\Sigma\gamma_e$ est calculé à partir de la moyenne des températures journalières (à hauteur de trois mesures par jour). Par ailleurs, un coefficient, variant entre 10 et 40, est appliquée pour aboutir à l'expression finale de la valeur alimentaire v . Lors de fumure des étangs, les coefficients s'appliquent de façon suivante :

- Coefficient 10 : sans fertilisation.
- Coefficient 20 : fertilisation organique.
- Coefficient 30 : fertilisation minérale (N, P).
- Coefficient 40 : fertilisation organique et minérale.

(a) Croissance durant $C_{0,1}$

En partant de l'équation de base établie par Augustyn et Szumiec, le type d'alimentation intervient énormément dans les prévisions de croissance. En effet, avec une alimentation complémentaire les coefficients sont différents du cas d'une fertilisation organique ou minérale.

- Dans le cas d'un étang fertilisé, le gain pondéral quotidien prévisionnel s'exprime ainsi :

$$G_{0-1} = 7,054 \times 10^{-9} \times (\ln \Sigma \gamma e)^{11,7145} \times \exp^{0,000010d} \times V^{0,2330}$$

- Dans le cas d'une alimentation complémentaire distribuée quotidiennement, le gain pondéral prévisionnel s'exprime ainsi :

$$G_{0-1} = 3,723 \times 10^{-9} \times (\ln \Sigma \gamma e)^{12,3488} \times \exp^{0,000010d} \times \ln(v)^{0,5695}$$

Dans le cas de cette seconde équation, la valeur v représente la teneur protéique (en G/100g de MS) de l'alimentation complémentaire. Dans le cadre de la fertilisation, les coefficients précédemment cités sont affectés à v . Il est clair que la somme des températures (°C) est l'un des facteurs primordiaux : les saisons froides, la croissance de la biomasse est faible. A titre d'exemple, un été froid correspond à $\Sigma \gamma e = 500^\circ\text{C}$ et un été chaud correspond à $\Sigma \gamma e = 1000^\circ\text{C}$. La figure 21 représente l'évolution du poids corporel individuel de la carpe calculé pour 3 $\Sigma \gamma e$ différents, pour 4 valeurs v différentes (v affectée des 4 coefficients cités) et pour des densités de population allant de 20000 à 100000 individus/hectare.

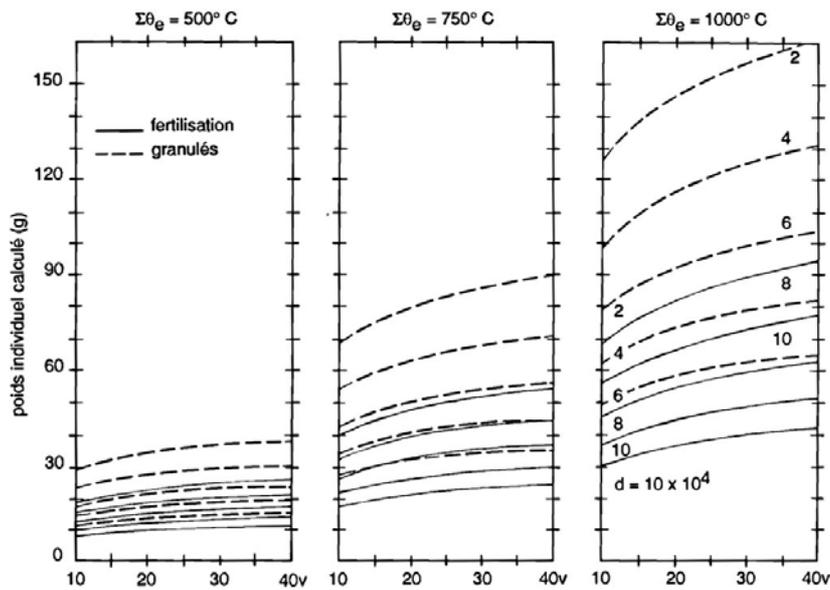


Figure 19: Evolution du poids corporel individuel de la carpe, calculée pour trois $\Sigma\gamma e$ différents, pour quatre valeurs v différentes et pour des densités de poissons allant de 2.10^4 à 10^5 individus/ha. (Szumiec 1990).

Ces deux expressions mathématiques complexes peuvent être simplifiées au niveau des coefficients exposants. Il est clair que les quatre décimales des exposants de $\ln(\Sigma\gamma e)$ sont superflues.

(b) Croissance durant $C_{1.2}$

Pour la seconde année, on peut obtenir une approximation relativement fidèle avec l'équation suivante :

$$G_2 = G_0 + 1,53810 \times (\Sigma\gamma e)^{1,14239} \times d^{-0,55190} \times v^{0,27330} \times G_0^{0,51793}$$

Bien sûr, comme précédemment, d représente les densités finales de poissons, v représente la valeur alimentaire affectée du coefficient relatif à la fertilisation, $\Sigma\gamma e$ représente la somme des températures. L'équation fait intervenir une nouvelle variable G_0 qui représente la taille initiale. Cette formule met en évidence l'importance de la taille initiale sur le poids final. Le pisciculteur doit sélectionner des alevins de grosse taille pour espérer une biomasse intéressante au final. Logiquement, la densité de poisson a une corrélation négative, alors que la somme des températures, une éventuelle fertilisation, et un poids initial élevé ont un coefficient positif. L'éleveur ne peut interférer sur les températures. En revanche, la taille

initiale et l'enrichissement des eaux sont des facteurs contrôlables et maîtrisables. Il est important de savoir que le modèle Augustyn-Szumiec est validé pour des normes thermiques de Pologne.

(c) Croissance durant C_{2,3}

Une équation permet d'estimer le poids au terme de la troisième année :

$$G_3 = G_0 + 0,018258 \times (\sum \gamma e)^{1,16864} \times 1,00798^v \times \ln (G_0)^{1,67437}$$

Nous pouvons observer que, cette fois, la densité d n'intervient pas. En effet, compte tenu de la faible variation de ce paramètre, son influence n'est que mineure. En revanche, la taille initiale des individus et la somme des températures sont encore les facteurs primordiaux.

(d) Conclusion

Augustyn et Szumiec ont réussi à construire un modèle précis qui permet aux pisciculteurs de prévoir l'évolution de la biomasse dans leur étang. En outre, les éleveurs pourront maîtriser certains paramètres physico-chimiques (tailles des alevins, fumure des eaux, densité de poissons) afin de minimiser les risques. Cependant, il persiste une variable aléatoire : les températures annuelles. Précisons, encore une fois, que le modèle est établi pour des températures polonaises. Ces équations sont modifiables suite à des échantillonnages réguliers qui permettent de contrôler la densité et le poids individuel moyen. Un pisciculteur peut, avec les moyens informatiques actuels, enregistrer ses données et en extraire un modèle de croissance dans ses eaux et avec l'échelle de températures locales.

(2) *Le modèle Priede et Secombes*

Le modèle que nous allons exposer est plus simple. La complexité des autres modèles fait intervenir trop de paramètres non contrôlables et les variations individuelles ne sont pas prises en compte. La formule calculée par Priede et Secombes (1988) fait intervenir les logarithmes dans l'expression du « taux de croissance spécifique ». Ce taux se définit comme le gain pondéral au jour $J+1$ exprimé en pourcentage du poids au jour J . C'est pourquoi ce rapport est aussi nommé pourcentage journalier de d'accroissement pondéral. En désignant G le taux de croissance spécifique (en % par jour), P_0 le poids initial du poisson, P_t le poids du poisson après t jours, la formule s'écrit ainsi :

$$G = \frac{\ln(Pt) - \ln(Po)}{t} \times 100$$

Billard (1995) analyse qu'il est nécessaire que sur la période t le taux de croissance spécifique soit constant. Pour cela, la période considérée ne doit pas être trop longue. Pourtant, pour que la formule soit la plus synthétique possible, cette période doit être longue. On arrive donc à un paradoxe statistique qui doit conduire le pisciculteur à relativiser les données mathématiques. En outre, quelque soit le modèle utilisé, la croissance d'un lot d'individus ne s'y conformera pas obligatoirement. Les facteurs influençant la croissance d'un poisson sont, en effet, trop divers et les individualités génétiques interviennent également. On distinguera trois lots : le lot de tête qui aura présenté une croissance optimale, le lot moyen et un lot de queue, composé des plus petits individus.

2. Aliments utilisés en cypriniculture

a) Alimentation de la larve de carpe

L'alimentation en milieu naturel est à base de zooplancton. En pratique, la récolte de zooplancton ne peut pas suivre le rythme d'éclosion des œufs de carpe dont la production s'étale sur l'année entière. En outre, l'introduction dans un milieu contrôlé sanitaire d'organismes extérieurs peut causer des désastres au niveau parasitisme et pathologies. Les pisciculteurs ont développé des méthodes d'alimentation à base d'aliments artificiels, peu coûteux. En pratique, la recette suivante donne des résultats satisfaisants pour un coût raisonnable : mélanger 1kg de foie de bœuf broyé, 500g de levure industrielle, 70g de mélange vitaminique et 50g de mélange minéral jusqu'à obtention d'une pâte épaisse et homogène. Afin de réduire l'ensemble en granulés la pâte doit être hachée à un diamètre de 2 à 3mm. Ces « pellets » sont déshydratés en étuve à 40°C pendant 24-48h (Billard, 1995).

En tenant compte du fait que les particules trop grosses ne seront pas consommées, il est impératif que l'alimentation soit adaptée à la taille des larves. En outre le résidu d'aliment peut souiller les eaux et influencer la courbe de croissance des juvéniles. La référence du calibrage de l'aliment doit être statistique et s'adapter à la majorité de la population et non aux individus les plus corpulents. L'opération de tamisage est indispensable pour séparer les particules et éviter les agglomérats qui seront, aussi, délaissés.

Compte tenu du délai variable de jeûne initial, le pisciculteur distribue dès le deuxième jour post-éclosion de la nourriture. Les individus qui s'alimentent sont reconnaissable macroscopiquement par leur comportement de nage exploratoire et anatomiquement par l'existence d'une vessie natatoire gonflée. Les autres larves sont collées aux parois et ne se déplacent que très peu.

Dès le quinzième jour, les juvéniles peuvent être nourris avec un aliment du commerce adapté à la salmoniculture, de diamètre adapté et tamisé.

La distribution automatique est de règle car la nourriture doit être mise à disposition plusieurs fois par heure et pendant environ 16 heures par jour. Il faut adapter le rythme circadien à la nutrition : un éclairage expérimental de 6h à 22h donne de bons résultats. Au delà de cette durée, il semble que le manque de repos nuise à la croissance. La rigueur des quantités distribuées passe par le calcul de l'indice de distribution (poids d'aliments sec distribué / gain de poids frais de larve). Techniquement, les particules se retrouvent concentrées, sous l'influence des courants, aux mêmes endroits où se positionnent les légers alevins.

b) Alimentation de la carpe commune adulte

En élevage, l'alimentation de la carpe est basée sur le principe que la filtration branchiale apporte des aliments microscopiques présents dans l'eau. Le pisciculteur peut intervenir sur la richesse de l'eau du bassin par épandage de matière minérale ou organique. Ce procédé se nomme fumure. Par ailleurs, l'éleveur doit fournir aux poissons une ration équilibrée qui permettra, au moins de couvrir tous les besoins quotidiens pour une croissance optimale.

(1) Fumure minérale

La fumure d'un étang consiste en l'épandage de matières diverses dans l'eau tel un engrais. Le principe en cypriniculture est de contribuer indirectement à la croissance des carpes en favorisant le développement des étages trophiques inférieurs. Cette manipulation ne doit se faire que lorsqu'elle est nécessaire. Pour cela, le pisciculteur doit estimer la qualité de l'eau et sa richesse.

(a) Estimation qualitative de l'eau

Dans la production des chlorophycées, divers facteurs interviennent et il est reconnu aujourd'hui que l'azote (N) est un élément indispensable et limitant. Sevrin-Reyssac et Pletikotic (1990) considèrent que des valeurs $N/P > 4$ voire 5 doivent être respectées pour obtenir une production primaire satisfaisante. D'autres auteurs citent des valeurs allant jusqu'à 8 et même 11 pour ce rapport (Opuszunski in Michael 1987). Les chlorophycées servent de base alimentaire aux daphnies, aliments très convoités par les carpes. En se basant sur les effectifs de poissons et les poids de ces derniers, on arrive à montrer que la teneur en N influence la production de poissons. Par conséquent, la connaissance de la qualité de l'eau et sa richesse est indispensable pour la complémentation en engrais azoté et phosphaté. Il faut toutefois noter que des variations ponctuelles et transitoires de la teneur en ces deux éléments peuvent se produire et fausser les mesures.

En règle générale, il est admis que, pour un élevage extensif, les concentrations en phosphates inférieures à 0,2-0,3 mg/L et des concentrations en azote inorganique inférieures à 1,5-2 mg/L nécessiteront une fertilisation minérale (Billard 1995). Pourtant, l'estimation de la qualité de l'eau passe par l'analyse d'autres facteurs plus globaux. L'un des moyens de contrôle facilement réalisable est l'utilisation du disque de Secchi.

(b) Estimation de la richesse de l'eau

Le principe du disque de Secchi est illustré par la figure 20.

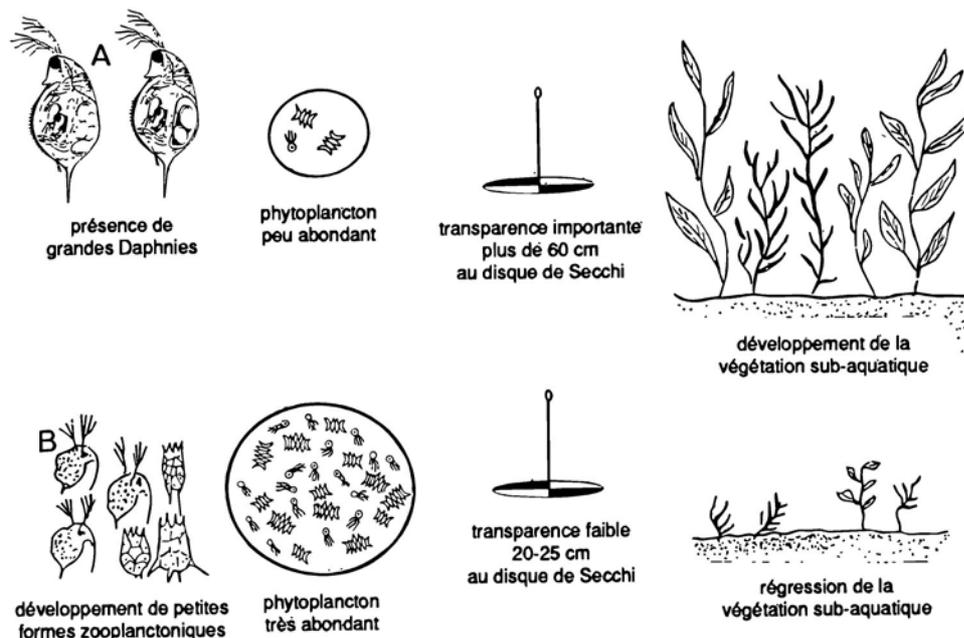


Figure 20: Principe du disque de Secchi (Billard 1995)

Le disque de Secchi est plongé dans l'eau calme en l'absence de suspension minérale ou organique morte. Une transparence au disque inférieure à 25 cm signifie que les algues sont trop abondantes soit par sur-développement soit par non-consommation par les prédateurs. Dans ce dernier cas, cela signifierait que les cladocères de type *Daphnia* sont absents et que la prédation effectuée par les carpes est trop importante. Si les algues sont trop présentes, il ne faut pas fertiliser. Une surpopulation d'algues conduit au phénomène d'eutrophisation et à la mort des organismes les plus sensibles de la chaîne trophique. Le développement des poissons est alors fortement modifié.

Une transparence supérieure à 35 cm signifie une population d'algues trop peu importante. L'étang nécessite alors une fertilisation pour stimuler la production du phytoplancton et pour maintenir une saturation en oxygène suffisante.

Pour des transparences comprises entre 25 et 35 cm, la fertilisation est alors facultative. Les algues sont en quantité suffisante pour permettre le développement des étages supérieurs de la chaîne alimentaire.

(c) **Autres facteurs physico-chimiques**

Parmi les caractères physiques de l'eau, la température est un facteur important dans la fertilisation d'un étang. La fourchette de températures préférentielles est de 15 à 25°C, température de l'eau prise en milieu de journée. On comprend alors facilement qu'en hiver, toute fertilisation est inutile. Au delà d'une eau à 25°C, il est impératif de fractionner les apports et de fertiliser en fonction de la réaction du biotope.

Le type de sol sur lequel est implanté l'étang intervient sur les caractères physico-chimiques de l'eau. Le tableau 18 regroupe les quantités d'engrais azoté et de superphosphates distribuées en fonction de la nature du sol.

Le pH est un caractère chimique qui peut aussi conduire à l'échec de la fertilisation. Sur une eau dont le pH est supérieur ou égal à 9, la fumure est déconseillée.

Type de sol	Engrais azotés (kg/ha)		Superphosphates (kg/ha)
	Ammonitrates (25% N)	Urée (Carbamide ; 46% N)	
Marécageux	150	70	200
Sablonneux	150	70	150
Sodique	152	100-200	300
Compact, pauvre	300	150	400
Compact, fertile	350	180	500

Tableau 18: Doses annuelles de fertilisants appliquées en Hongrie pour des étangs implantés sur différents types de sols (Horvath *et al*, 1984).

(d) Réalisation raisonnée de la fumure

Le pisciculteur doit prendre en compte le maximum de facteurs afin de raisonner sa fumure. Pourtant, l'historique de l'étang sera plus fiable et plus proche de la réalité des résultats.

Les engrais utilisés pour la fumure minérale des étangs se présentent sous deux formes : solide ou liquide. Lors d'utilisation de formes liquides, la distribution peut être continue par mise en place de réservoirs disposés en périphérie ou au dessus de l'étang. Les moments des distributions devront s'adapter aux conditions climatiques. En effet, les courants superficiels provoqués par le vent favorisent la répartition des engrais dans l'ensemble du biotope.

Dans le cas d'administration de forme solide, deux distributions mensuelles sont le plus souvent pratiquées. Les engrais les plus communément utilisés sont des ammonitrates à 30 ou 33% d'azote, de l'urée et des superphosphates à 16% de P₂O₅.

Dans la cadre de la production extensive, température, pH et richesse de l'eau dictent les quantités d'épandage. En production intensive, la fumure minérale est contre-indiquée et n'est employée que pour réduire les teneurs en NH₄⁺ en développant les organismes phytoplanctoniques. Dans ce cas, le pisciculteur doit procéder à des contrôles réguliers de la réponse du biotope aux divers épandages.

La fumure favorise le développement des divers étages trophiques. Les épandages de N et de P améliorent considérablement la production de phytoplancton. Le zooplancton peut alors s'en nourrir et subir un « boom » démographique à son tour. Enfin, l'ichtyofaune

consomme les gros individus de zooplancton dont la population chute brutalement. Rapidement, un déséquilibre entre les niveaux trophiques s'installe. Il faut alors maintenir des apports exogènes de céréales et granulés afin d'assurer une croissance harmonieuse et continue des poissons.

(2) *Fumure organique*

On distingue la fumure organique de la fumure minérale par l'origine des éléments qui la compose. En outre, le coût est plus élevé mais conduit à des résultats de production souvent meilleurs. D'autre part, le pisciculteur développe de la sorte tous les niveaux trophiques sous réserve d'intégrer à la gestion de son étang des prédateurs spécifiques des divers planctons. En Chine, les pisciculteurs tentent de valoriser au maximum ce système et s'orientent naturellement vers la polyculture. La production se diversifie alors mais les progrès de production sont considérables. La polyculture est un mode de production qui se rapproche le plus des conditions naturelles de gestion d'un plan d'eau, par exemple à visée halieutique. Le tableau 19 compare les productivités dans des étangs fertilisés et non fertilisés (conditions climatiques Taïwan). Les résultats sont évidents : la fumure organique contribue à élever considérablement la productivité des diverses espèces, y compris *Cyprinus carpio*. Les pays asiatiques ont mis au point des techniques précises et le plus souvent empiriques dans le domaine de la fumure organique. Aujourd'hui, dans les pays occidentaux industrialisés, ces secrets semblent une alternative très prometteuse dans le recyclage des sous-productions des élevages et de l'agriculture intensive. Pourtant, les piscicultures chinoises sont adaptées à ce système : petits étangs avec aérateurs.

Prédateurs	Régime alimentaire dominant	Production (kg/ha/an)	
		Etang fertilisé	Etang non fertilisé
Carpe commune et noire	Benthos, mollusques	910	34
Carpe amour	Macrophytes	263	73
Carpe marbrée	Zooplancton	736	25
Carpe argentée	Zoo et Phytoplancton	2706	262

Tableau 19: Comparaison des performances de la polyculture pratiquée dans des étangs soumis à fertilisation organique (technique chinoise) ou non fertilisé (conditions climatiques Taïwan) (Billard 1995)

L'inconvénient majeur de la fumure organique est la maîtrise du milieu. En effet, le développement des divers étages alimentaires est fonction des facteurs physico-chimiques indépendants de l'homme. En outre, la prévision de la réaction du biotope à l'épandage de telle ou telle matière est difficile. Même si les quantités épandues sont minimales, la modification du milieu doit être régulièrement évaluée, en particulier par la méthode du disque de Secchi. Les mesures doivent être effectuées dans plusieurs endroits de l'étang et seront renouvelées tous les mois. Parallèlement, un contrôle du taux de saturation en oxygène permet de prévoir une aération de l'eau.

Les différentes matières disponibles pour une fumure organique sont distribuées de façon la plus homogène. Une dispersion depuis les berges est la technique la plus simple : soit par dépôt d'un tas de matière en bordure dans l'eau, soit par dispersion au jet dans le cas de matières liquides. On pourra utiliser un bateau pour des étangs de plus grande taille ou pour une meilleure répartition de substances solides. Les produits utilisés proviennent de l'élevage intensif des diverses espèces animales : volailles, porc, bovins, ... Les lisiers, les fumiers, les fientes sont des engrais excellents pour la fumure organique. Afin de calculer les doses précises de chaque substance, il faut une base commune de quantification. Comme dans tout rationnement, on utilise le taux de matière sèche. Ce chiffrage permet de définir des lisiers, fumiers ou fientes. En pratique, les épandages ont lieu en été, lors de l'amorce de la croissance des poissons. Pourtant, les pisciculteurs peuvent distribuer des engrais en période hivernale afin de maintenir une production basale de plancton. La quantité de matière sèche dispersée dans les étangs varie entre 10 et 30 kg de MS/ha/j. Néanmoins, en polyculture asiatique, des valeurs de 50 kg de MS/ha/j sont distribuées avec augmentation mensuelle en fonction de la réponse du biotope. L'intérêt de la fumure organique est néanmoins discutable.

La qualité des déjections d'animaux de rente est dégradée par l'éventuelle présence de substance utilisées en élevage telles que les résidus d'antibiotiques, les additifs divers, ... Une altération des qualités du bassin d'élevage est alors inévitable.

(3) Alimentation complémentaire

Les procédés de fumures minérale et organique ont pour but de valoriser les micro-organismes du phytoplancton et du zooplancton. Les poissons profitent alors directement de cette potentialisation du milieu. Pourtant, dans certains cas, il est nécessaire de compléter l'alimentation naturelle par l'apport de céréales ou granulés. Les situations justifiant une telle démarche sont une exigence commerciale du pisciculteur (atteinte rapide de la taille commerciale), compensation d'un excès en protéines de la nourriture naturelle de la carpe, insuffisance de disponibilité alimentaire dans le biotope.

Les quantités à distribuer sont fonction du milieu et de la biomasse des poissons dans l'étang. Pour obtenir cette donnée, il faut procéder à des échantillonnages réguliers par prélèvement aléatoires de poissons et les comparer aux données de départ des alevinages. Traditionnellement, une méthode empirique consiste à déverser des quantités de céréales quotidiennement et à surveiller leur consommation totale. La mise en place de filets sur les sites d'alimentation des poissons permet, au terme de 15 minutes, d'évaluer très précisément les besoins de la biomasse en présence (Cole 1991, Hay 1991, Kamihata 1989). Si des restes persistent, il faut diminuer cette ration. En revanche, si la totalité des grains est consommée, on peut l'augmenter progressivement de 10-20%.

Dans le souci de rester le plus fidèle au comportement alimentaire naturel de la carpe, les périodes de distribution des aliments complémentaires ne sont pas laissées au hasard. Elles dépendent de la température extérieure. En effet, le nourrissage de la carpe se fait entre 12°C et 24°C. Hors de cet intervalle, les poissons deviennent plus capricieux. Dans des conditions économiques d'élevage, un tel comportement est fortement préjudiciable. Parallèlement, le transit digestif à 15°C dure 48h alors qu'il chute à 12h à la température de 20°C (Axelrod, 1988). En outre, les distributions auront lieu plutôt le matin tôt ou le soir tard, mais toujours de jour.

La carpe doit recevoir une ration équilibrée pour parvenir à un gain pondéral quotidien optimal. Un mélange de produits d'origine animale et végétale est idéal. Dans son étude sur les Nishighikoïs, Hay (1991) propose la composition de ration suivante :

- 70% d'une source de protéines,
- 20% d'une source de glucides,

- 9% de végétaux,
- 1% de minéraux.

Les granulés du commerce, dont la teneur en protéines est voisine de 40%, conviennent à la cypriniculture.

Economiquement, la nature des aliments complémentaires à distribuer s'oriente vers des céréales aux dépens des granulés du commerce, beaucoup plus onéreux. En pratique, les pisciculteurs utilisent l'avoine, le blé, le maïs, l'orge ou le seigle. Les mélanges de céréales sont aussi excellents et peuvent, en outre, améliorer l'appétence et limiter les restes. Leur rythme de distribution est calqué sur les périodes de croissance des poissons afin de permettre une meilleure rentabilité pondérale. En effet, une expérience a été réalisée sur deux lots en saison hivernale. L'un des groupes est nourri avec des granulés à 41% de protéines, l'autre avec des céréales à 10% de protéines. La comparaison des prises de poids à la sortie de l'hiver ne montre pas de différence significative entre les deux lots. D'autre part, les taux de mortalité respectifs ne diffèrent pas. Par conséquent, l'intérêt des céréales semble évident. Les tables de l'INRA permettent de calculer les apports précis. Le tableau 20 regroupe les compositions centésimales des différentes céréales citées précédemment.

	Avoine	Blé	Maïs	Orge	Seigle
Matière sèche (%)	88,1	87,6	86,4	86,7	87,3
Protéines	9,8	14,5	8,1	10,1	9
Lipides	4,8	1,8	3,7	1,8	1,2
Amidon	36	55,5	64 ,1	52,2	53,8
Cellulose	12,4	2,7	2,2	4,6	1,9
Phosphore	3,2	3,4	2,6	2,5	3

Tableau 20: Composition centésimale (%) des principales céréales (Sauvant et coll 2002).

La possibilité de compléter les céréales en acides aminés permet d'accentuer le gain pondéral des poissons. Des expériences sur la L-méthionine ont conduit à des résultats similaires. Les acides aminés intervenant dans l'alimentation de la carpe sont la méthionine, la cystéine, l'arginine et la caséine.

c) Les aliments industriels disponibles sur le marché

(1) Types d'aliments disponibles sur le marché

Les différents aliments sont séparés en plusieurs catégories suivant leur teneur en eau.

Les aliments **humides** sont ceux qui contiennent entre 45% et 80% d'eau. Ils sont composés de sous-produits de poissons de faible valeur marchande, de déchets de cantines, d'herbes,... Lorsque les poissons utilisés ne présentent pas un taux de graisses suffisant (2 à 3% de lipides), il est nécessaire d'ajouter des poissons gras (8 à 20% de lipides).

Les aliments **semi-humides** sont composés de la même base alimentaire. Cependant, des éléments secs sont ajoutés pour obtenir une teneur en eau comprise entre 18 et 45%. Peu utilisés en Europe, les trutticultures nord-américaines basent l'alimentation de leurs alevins sur ce type d'aliments. Le mode de fabrication consiste en un broyage des différents ingrédients en une pâte épaisse. Placés dans un malaxeur, la pâte est mélangée et homogénéisée. La conservation à moyen terme de ce type de produit final est difficile. C'est pourquoi, les piscicultures n'en utilisent qu'en de rares occasions.

Les aliments **granulés** utilisés pour les poissons sont très proches de ceux utilisés dans l'agriculture terrestre, pour l'élevage des bovins par exemple. Les ingrédients de base sont des

farines ou des poudres dont le taux de matière sèche oscille entre 87 et 93%. L'ajout d'huile dans les granulés ne doit pas dépasser les 12% : dans le cas contraire, les granulés fins s'effriteraient. Lors de la presse, il se crée un échauffement qui a tendance à dégrader les vitamines et les oxydes gras insaturés. Cette opération est pourtant indispensable afin d'obtenir des granulés secs et compacts. Les conditions de stockage sont faciles et une conservation au sec permet d'éviter la dégradation des produits. Des études récentes montrent que ces aliments ne sont pas forcément les plus valables pour la croissance des poissons. Les études de Deplano et coll. (1989) chez le Loup ont permis d'arriver à la conclusion que la texture même des granulés était inappropriée : elle provoquait une excoriation de la muqueuse intestinale néfaste à l'absorption.

Les **aliments secs extrudés et expansés** sont une alternative aux aliments secs pressés. Leur mode de fabrication est différent : la cuisson-extrusion a pour effet de cuire les différents composants. Par exemple, l'amidon, peu digestible à l'état brut est réduit en chaînes courtes, plus profitables à la croissance des poissons. Le concept de fabrication permet de sélectionner, dans les derniers stades, des produits flottants ou plus lourds. La destruction des vitamines et des oxydes gras insaturés est toujours effective. En outre, le coût de fabrication est 10-15% plus onéreux que celui des aliments granulés. Par conséquent les inconvénients à leur utilisation sont nombreux et anti-économiques.

(2) Propriétés qualitatives des aliments industriels

Les aliments utilisés en cypriniculture doivent varier au cours de la vie du poisson : depuis la naissance jusqu'à la sortie de l'élevage. La composition des aliments change avec les différents stades physiologiques de la carpe. Les données évoquées ci-après ont été communiquées par les industries agro-alimentaires. Par ailleurs, les fiches techniques de divers aliments sont disponibles en annexe.

Il est important de souligner que dans les divers élevages produisant de la Carpe, certains sont mixtes et produisent d'autres espèces de poissons dont les besoins sont différents. Les pisciculteurs ne pouvant pas privilégier une espèce distribuent, le plus souvent, des aliments standards. Ces derniers permettent de satisfaire la croissance de la majorité des poissons, autorisant ainsi une production linéaire et diversifiée. La production intensive et ciblée de *Cyprinus carpio* doit passer par une supplémentation spécifique de cette espèce. C'est pourquoi, les industries agro-alimentaires fabriquent tous les types d'aliments : les variations se déclinent au niveau de l'analyse qualitative, du type d'aliments et même de la taille des particules (fonction du poids des poissons à nourrir). En revanche, la composition de

ces aliments est concrètement basée sur des aliments le plus souvent commun aux différentes industries : des farines de poissons, des céréales, des produits et sous-produits des graines oléagineuses, huiles de poissons (hareng, morue,...), levures, compléments minéraux et vitaminiques.

Les aliments « starter » s'adressent aux alevins qui sont en phase de départ : c'est-à-dire à partir du sevrage jusqu'au stade jeune alevin inclus. L'analyse quantitative de ces aliments est relativement constante et est résumée dans le tableau 21.

Aliments starter utilisés en cypriniculture	
Protéine brutes	52 à 58 %
Matières grasses	7 à 17 %
Extrait Non Azoté	13 à 17 %
Cellulose brute	0,4 à 1,5 %
Cendes brutes	9,5 à 12 %
Phosphore total	1,2 à 1,7 %
Vitamine A	10000 à 22000 UI/kg
Vitamine D3	1750 à 2500 UI/kg
Vitamine E	200 à 400 mg/kg
Vitamine C	100 à 2000 mg/kg

Tableau 21: Analyse qualitative des aliments starter

L'analyse énergétique moyenne de ces gammes d'aliment est de 19-21 MJ EB/kg (soit environ 4500-5000 kcal EB/kg, de 17-19MJ ED /kg (soit 4100-4500 kcal ED/kg) ou de 14-16,5 MJ EM/kg (soit 3500-3950 kcal EM/kg). Certaines industries attachent une grande importance aux différents coefficients de digestibilité des composants et de l'aliment final. Concernant les protéines et les matières grasses utilisées, les taux de digestibilité avoisinent les 90%. Au final, un aliment de bonne qualité atteint une digestibilité de 90%. Le diamètre

des particules est, nécessairement, faible : il varie de 100µm pour les plus jeunes individus jusqu'à 2,2 mm.

La distribution des gammes « starter » peut de faire soit à volonté, jusqu'à satiété des poissons, soit suivant des plans établis en fonction des espèces concernées. Ainsi, concernant l'aliment Ecoweener, le laboratoire Biomar conseille les plages d'utilisation référencées dans le tableau 22.

	<i>Poids moyen des larves (en mg)</i>	<i>Durée (en jour)</i>	<i>Niveau de consommation g/100g PV/jour</i>	<i>Quantités indicatives en kg/semaine</i>
Ecoweener 001	< 10mg	0-7 jours	15-20 %	7,5
Ecoweener 002	10-100 mg	8-14 jours	13-15 %	60
Ecoweener 003	100-400 mg	14-21 jours	10 %	180

Tableau 22: Programmes d'alimentation à base d'Ecoweener® (Biomar) sur la carpe (1000000 vésicules résorbées en étang)

L'objectif du rationnement raisonné est d'éviter les refus permettant, non seulement l'économie financière, mais aussi un maintien de la qualité de l'eau d'élevage. Les laboratoires conseillent jusqu'à la quantité distribuée en fonction de la température de l'eau. Le tableau 23 regroupe les données concernant deux aliments du groupe Biomar.

Poids des poissons (en g)	Aliment	Température de l'eau								
		14°C	16°C	18°C	20°C	22°C	24°C	26°C	28°C	30°C
3 à 10	Ecostart 15 N° 04	1,2	3,5	4,8	5,8	6,4	6,8	7,1	6,4	6,0
10 à 20	Ecostart 15 N° 05	0,9	2,8	3,8	4,6	5,1	5,4	5,7	5,1	4,8
> 50	Aqua 13 N°4.5	0,5	0,9	1,1	1,2	1,4	1,5	1,5	1,4	1,1

Tableau 23: Programmes d'alimentation pour différents aliments Biomar, exprimée en kg d'aliment/100kg de poisson/jour.

Les aliments de croissance se partagent en petits alevins et juvéniles, en fonction du poids des poissons (en général à partir de 5g). Les compositions varient en fonction de l'âge des poissons. En effet, en vieillissant, les alevins nécessitent moins d'énergie, de protéines.

Les différentes gammes de croissance présentent donc des fourchettes importantes en ce qui concerne leur composition centésimale. De même, certains produits seront enrichis en acides aminés essentiels tels que la cystéine et la méthionine. La composition de ces gammes correspond à la description résumée dans le tableau 24.

Aliments grossissement utilisés en cypriniculture	
Protéines brutes (PB)	32 à 47 %
Matières grasses (MG)	9 à 16 %
Extrait Non Azoté (ENA)	~ 35 %
Cellulose brute	2 à 3,5 %
Cendres brutes	9 à 11 %
Phosphore total	1 à 1,5 %
Vitamine A	8000 à 10000 UI/kg
Vitamine D3	1400 à 1750 UI/kg
Vitamine E	160 à 200 mg/kg
Vitamine C	100 mg/kg

Tableau 24: Composition moyenne d'un aliment destiné au grossissement des carpes.

L'énergie brute de ces aliments complémentaires varient entre 15,5MJ/kg (soit 3700 kcal/kg) et 19,5 MJ/kg (soit 4660 kcal/kg). Les aliments plus particulièrement destinés à la production de carpes sont, le plus souvent, voisins de l'Aqualife 13[®] (Biomar). Les composants de base sont identiques à ceux utilisés pour les gammes larves et juvéniles.

La taille des granulés augmente avec la taille des poissons : les particules sont calibrées au dessus de 1,5mm. Le tableau 25 représente la variation du diamètre des particules en fonction du poids des carpes (basées sur Carp Extrude Natura[®], Le Gouessant).

Carpe extrude Natura	4	5	7	9
<i>Diamètre (en mm)</i>	4	5,5	7,5	9,5
Poids du poisson (en g)	40-150g	100-500g	500-1000g	>1000g

Tableau 25: Variation de la taille des particules distribuées aux carpes en fonction de leur poids (basée sur un aliment extrudé: Carpe Extrude Natura[®], Le Gouessant).

3. Modalités de distribution

L'alimentation est distribuée dans les étang de la manière la plus homogène possible de manière à ne pas créer d'inégalité de répartition et donc de consommation au niveau des poissons.

a) Epannage des fertilisants

Les fertilisants organiques sont distribués de plusieurs façons :

- Epannage sur le fond de l'étang avant la mise en eau. Cette technique permet une dispersion uniforme sur l'ensemble de la surface à mettre en eau.
- Décharge des fumiers ou des fientes de volailles depuis le bord, ou depuis une plaque immergée de laquelle ils se dissolvent régulièrement. Cette technique permet une dispersion au gré des variations climatiques. En effet, lorsque le vent agite la surface de l'eau, les matières dissoutes en suspension se répartissent dans les zones d'alimentation des poissons.
- Dispersion depuis un bateau de fumier ou de fientes de volailles soit manuellement soit en faisant appel à la mécanisation. La contrainte de cette technique est principalement une disponibilité importante du pisciculteur. En revanche, l'homogénéité de la répartition est respectée et, en surveillant la réaction du milieu, la fumure est alors optimisée. En Hongrie, des bateaux ont été spécialement conçus pour un épannage facilité. La figure 21

représente un bateau de type Keszec. Ce dernier présente un fond en forme de V muni d'une fente qui, sous l'action d'un levier, peut s'ouvrir pour permettre l'évacuation des fertilisants dans l'eau.

- Pour le cas particulier des lisiers, le pisciculteur peut avoir la possibilité d'apposer sur les rives de l'étang un tonne à lisier qui se déverse directement dans l'eau. Dans l'hypothèse d'une aspersion, celle-ci doit se faire de préférence au ras de la surface afin de limiter les aérosols.

La figure 22 résume les différents mode d'épandage.

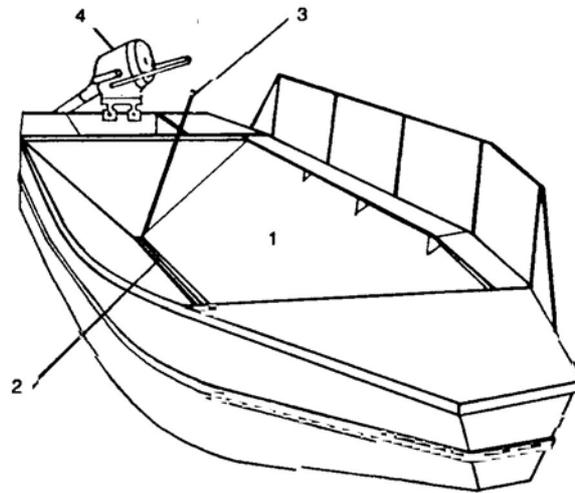


Figure 21: Représentation d'un bateau de type Keszec. (1 : Fond incliné, 2 : ouverture du fond, 3 : levier actionnant l'ouverture, 4 : moteur) (Billard, 1995)

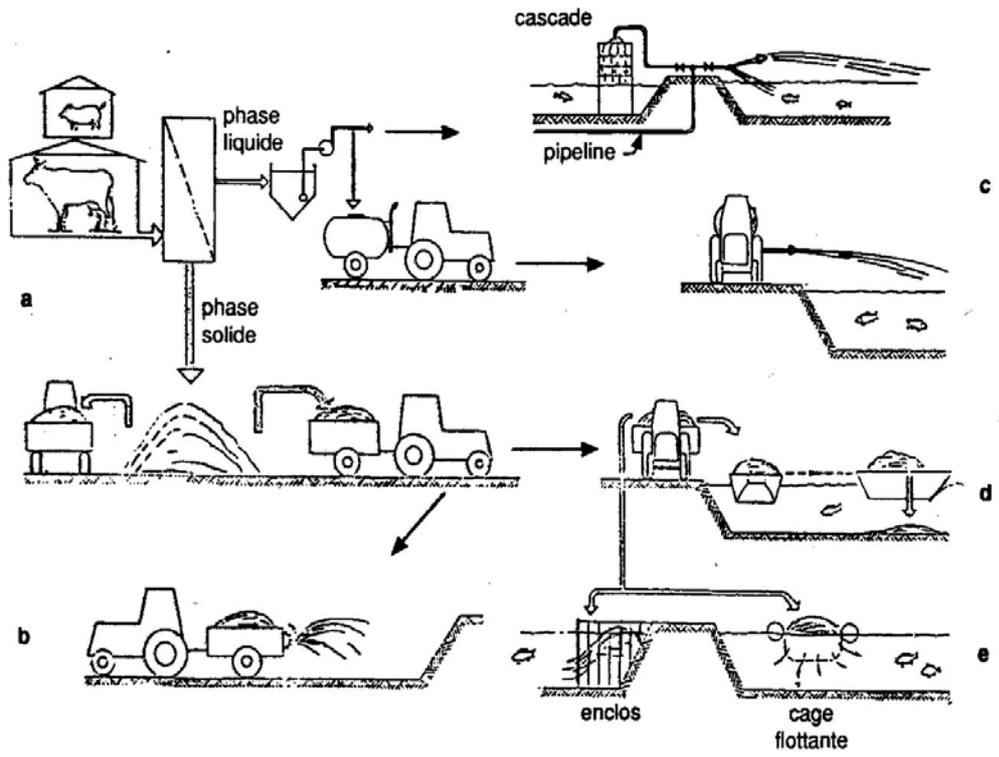


Figure 22: Représentation schématique des différents modes d'épandage dans un étang. (Billard, 1995)

Les fertilisants minéraux existent sous deux formes : liquide et solide. Les premiers seront dispersés par l'intermédiaire de lances depuis le bord ou depuis le bateau dans son sillon. Les formes solides seront épandues soit manuellement soit par des moyens mécanisés. La technique de la plaque immergée permet aussi une bonne dispersion. On pourra aussi faire appel aux distributeurs automatiques d'aliments.

b) Les distributeurs d'aliments

L'intensification de la cypriniculture a abouti à la multiplication des étangs au sein d'une même exploitation. En outre, la course à la meilleure rentabilité pousse les pisciculteurs à limiter au maximum les frais de main d'œuvre. Ces derniers ont recours naturellement à une mécanisation de plus en plus pointue. La distribution des aliments, qui représentait autrefois la majeure partie du temps de travail, cède sa place, aujourd'hui, à l'implantation de distributeurs automatiques d'aliments.

La gestion du biotope doit être minutieuse. Les distributeurs pourront être équipés de minuteurs permettant la distribution de nourriture à heure fixe. Cette technique décharge l'exploitant évitant ainsi des dérangements dans la croissance des poissons. La physiologie de la digestion des poissons et l'éthologie alimentaire pouvaient conduire le pisciculteur à pratiquer la nuit. L'alternative consiste à déclencher manuellement les distributeurs. D'autre part, certaines machines épandent de la nourriture régulièrement au cours de la journée, permettant aux poissons de bénéficier d'une alimentation à volonté. La diversité des bassins d'exploitation explique le nombre de machines présentes sur le marché.

Le déversement d'aliments artificiels par un tapis automatique est utilisable sur des plans d'eau de taille limitée (inférieure à 5 ha). Muni de petits récipients d'une contenance variable, le déplacement du tapis en circuit fermé permet le remplissage de ces derniers puis le déversement des aliments dans l'eau. Ces dispositifs sont placés en bordure des étangs et fonctionnent avec des granulés de faible granulométrie. Le tapis, mû par un moteur, s'actionne automatiquement sur des périodes programmables.

Des machines permettant la dispersion des granulés existent. Elles se disposent soit sur les bords des étangs, soit à la surface de l'eau, pour celles équipées de flotteurs. Stockés dans un réservoir de la forme d'un silo, les granulés tombent sous l'action de la gravité et se retrouvent sur un mécanisme d'hélices mues par un moteur qui les projettent dans un rayon variable autour de la machine. Ces zones d'alimentation s'adaptent au nombre de poissons et plus précisément à la biomasse présente. Ainsi, deux dispositifs satisfont aux besoins

alimentaires d'une biomasse de 20t de poissons dans un étang de 4ha (Billard, 1995). La photo 4 représente un système de dispersion placé sur l'eau et projetant des aliments dans un rayon constant.

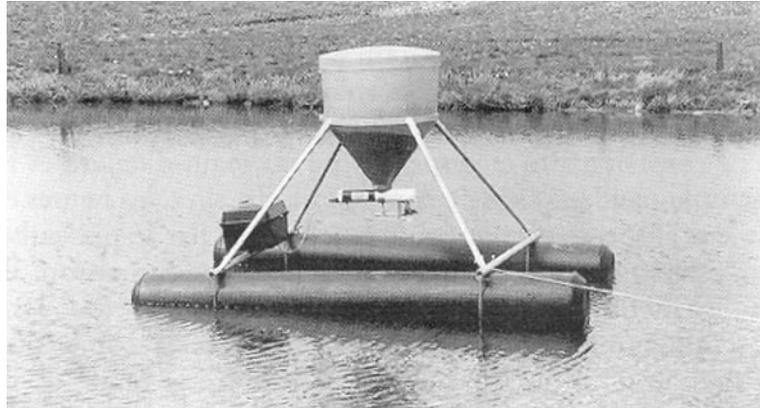


Photo 3: Distributeur automatique d'aliments pour la cypriniculture. (Billard, 1995)

Des systèmes de distributions voisins ont vu le jour en Israël. Les granulés sont entreposés dans un silo. Un tuyau percé efférent plonge sous l'eau, au niveau du sol de l'étang. Les granulés sont amenés le long du tube par un mécanisme hydraulique, électrique ou pneumatique. Les poissons s'alimentent d'eux-mêmes au gré des distributions programmés. Un plan d'eau de 10ha peut accueillir un système de la sorte. La photo 5 représente ce type de système tubulaire.

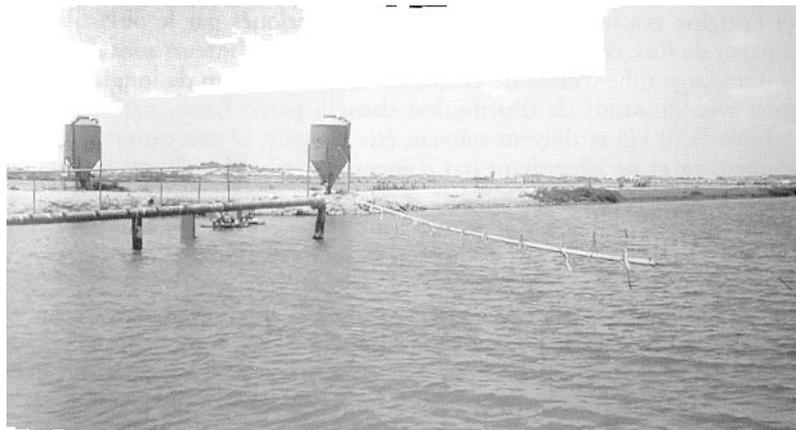


Photo 4: Système tubulaire de distribution alimentaire automatique pour la carpe, en Israël. (Billard, 1995)

c) Alimentation en « self-service »

Le principe de cette alimentation artificielle en « self-service » est basé sur ce qui existe en élevage bovin. On peut assimiler ces distributeurs à des distributeurs automatiques : les poissons, lorsqu'ils en expriment le besoin, peuvent aller roder sur le site de nutrition. Ce sont les passages répétés et les chocs qui déclenchent l'écoulement de nourriture dans l'eau. Le réservoir est constitué d'un silo de forme cylindrique ou sub-cylindrique placé au dessus de l'eau et dont l'ouverture est fermée par un clapet articulé. L'inconvénient principal est l'hypersensibilité de déclenchement : en effet, les vaguelettes de surface provoquent l'écoulement de nourriture sans que les poissons soient disposés à la consommer. En réponse à ces problèmes, des dispositifs électroniques ont été développés. Des détecteurs de vibrations ou photosensibles permettent de limiter les pertes et la non-consommation. Un ordinateur peut également gérer l'ensemble de la distribution : on peut programmer un nombre de stimulation nécessaires au déclenchement d'une distribution. En revanche, ces systèmes de distribution permettent de correspondre au mieux aux besoins des poissons. Les variations du comportement alimentaire seront auto-contrôlées par les poissons et indépendamment du pisciculteur.

IV. CONCLUSION

Les salmonidés représentent le groupe de poissons le plus étudié, de part leur intérêt culinaire et la pêche de loisir. La Carpe arrive au second plan : sa chair est peu appréciée. Pourtant, son élevage a progressé, ses dernières années, suite aux travaux de nombreux chercheurs. Le mode de vie, la physiologie, la maîtrise de la reproduction, l'alimentation sont les clefs d'une croissance maîtrisée.

Les facteurs influençant l'alimentation de la carpe sont multiples. Les éleveurs ont, aujourd'hui, à leur disposition plusieurs modèles de croissance complexes, incluant ces divers événements. La gestion informatisée des effectifs de poissons est désormais possible.

Dans son biotope, la carpe ingère des aliments très variés. Le régime omnivore à tendance carnivore de ce poisson implique la consommation d'organismes vivant sur le fond, le zoobenthos, et de particules végétales, le phytoplancton. Ce n'est que par l'analyse de contenus intestinaux qu'une liste exhaustive des aliments a pu être dressée.

L'approche en cypriniculture est totalement différente. Des recommandations alimentaires ont été établies. La nourriture naturelle a été intégrée dans le calcul des rations. Puis, une extrapolation aux gros effectifs permet de calculer la quantité d'aliments complémentaires à épandre dans le plan d'eau. Certains éleveurs mettent à profit un enrichissement de leur plan d'eau par un épandage raisonné de fumure organique ou minérale. Enfin, l'ultime progrès consiste en la création d'aliments industriels, équilibrés et adaptés aux stades physiologiques des poissons. Leur utilisation facilite grandement l'approche de l'alimentation de la carpe en élevage.

Aujourd'hui, la gestion de l'alimentation en cypriniculture est un domaine spécialisé, basé d'une part sur les informations relatives aux salmonidés et d'autre part sur la connaissance spécifique de la Carpe. Ce travail regroupe les diverses données bibliographiques publiées dans l'objectif de créer un recueil de référence dans ce secteur. La multiplication des recherches sur les cyprinidés conduira certainement à un perfectionnement et une maîtrise accrue de l'élevage de *Cyprinus carpio*.

V. BIBLIOGRAPHIE

1. AL-HUSSAINI A.H. 1946 – The feedings habits and the morphology of the alimentary tract of some Teleosts. Pub. Mar. Biol. St. Ghardaga, Le Caire, n°5, 61p.
2. ALLEN K.R. 1935 – The food and migration of the perch in Windermere. - J. anim. Ecol. , 4, 264-273
3. ATACK T.H., JAUCY K., MATTY A. 1979 – The utilization of some single cell proteins by fingerling mirror carp. Aquaculture, 18, 337-348.
4. AUGUSTYN D., SZUMIEC M.A.1985 – Studies on intensification of carp farming 3. Meteorological conditions, solar radiation and water temperature in pond. Acta Hydrobiol. 27: 159-272.
5. AXELROD H.R. 1988 – Koï varieties, Japanese colored carp nishikigoï show, Don't be coy about koï! Trop. Fish Hobb., 36, 53-62.
6. BALLON E.K. 1969 – Studies on the wild carp *Cyprinus Carpio* L. 1758. - Prace. Labo. Rybarrtra, 2, 99-120.
7. BERG L.S. 1964 – Freshwater fishes of the user and adjacent countries... - Israel Program, vol 2, 390-403.
8. BERGOT et CHARLON 1984 – Rearing system for feedingfish larvae on dry diets, trial with carp (*Cyprinus carpio*) larvae. – Aquaculture, 41, 136-145.
9. BILLARD R. 1995 – Les carpes: biologie et élevage. INRA Ed., 387p.
10. BIMES C. 1947 – L'hépatopancreas des Poissons. – Arch. Anat. Hist. Embry., Paris, vol. 30, 53-67.
11. CAMERON J.N., HEISLER N. 1983 – Studies on ammonia on rainbow trout: physico-chemical parameters, acid-basic behaviour and respiratory clearance. J. Exp. Biol. 105, 107-125.
12. CAMERON J. N., KORMANIK G. A. 1981 – Ammonia ecretion in animals that breathe water: A review. Mar. Biol. Lett. 2, 11-23.
13. CARRIE M. 1937 – Note sur l'appareil digestif et la digestion de la tanche – Bull. Soc. Zool. France, Paris, vol 62, 270-280.
14. CHARLES P. M., SEBASTIAN S. M., RAJ M. C. V., MARIAN M. P. 1984 – Effect of feeding frequency on growth and food conversion of *Cyprinus carpio* fry. Aquaculture 40, 293-300.
15. CHO C.Y. 1986 – Effects of water temperature on requirement and digestibilities of proteins and energy in rainbow trout. In: Environment and nutrition; Determining

- factors in intensive fish farming. Proceedings of international Symposium. Aquacultura 86 (Ed.) Verona :25-38.
16. COLE P. 1991 – L'art de la carpe Koï, le guide complet. Editions du point Vétérinaire, Maisons Alfort, 124p.
 17. COWEY C. B. 1975 – Aspect of protein utilization by fish. Proc. Nutr. Soc., 34, 57-63.
 18. CRIVELLI A. 1979 – Contribution à l'écologie de la carpe dans les étangs de Camargue dans le Sud de la France... - Thèse Doct. 3^o cycle Paris VI.
 19. DABROWSKI K., WOJNO T. 1978 – Use of non-protein nitrogen compounds for feeding carp. I. Feed characteristics, fish growth and feed utilization. Zesz. Nauk. ART Olszt., 7, 83-100.
 20. DAVIS RE, BARDACH J.E. 1964 – Time coordinated prefeeding activity in fish – Animal behaviour, 13 (1), 154-162.
 21. DEPLANO M., CONNES R., DIAZ J.P., PARIS J. 1989 – Intestinal steatosis in the farm reared sea bass *Dicentrarchus labrax*. Dis. Aquat. Org. 6, 121-130.
 22. DUBORGEL M. 1980 – Les postes à carpes ... - La pêche et les poissons, 422, 27-31.
 23. EASTMAN J.I. 1967 – The pharyngeal bone musculature of the carp *Cyprinus Carpio* L.- J. Morph U.S.A., 134, 2, 131-146.
 24. ELLIOTT J. M. 1975a – Weight of food and time required to satiate brown trout *Salmo trutta* L. Freshwater Biol., 5, 51-64.
 25. ELLIOTT J. M. 1975b – Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout *Salmo salar* L. Freshwater Biol., 5, 287-303.
 26. FANGET R. 1972 – Contribution à l'étude des étangs piscicoles de la Dombes: sur le regime alimentaire de la carpe à miroirs (*Cyprinus Carpio* L.). - Thèse doct 3^o cycle Lyon.
 27. FILHO M. P., CASTAGNOLLI N., FILHO A. R. T. 1978 – Ideal protein content for feeding carp. Scientifica, 6, 313-319.
 28. FISCHER Z. 1977 – Some remarks on nitrogen excretion by fish. Pol. Arch. Hydrobiol. 24, 354-360.
 29. GAS N. 1976 – Cytophysiologie de l'appareil digestif et du tissu musculaire de la Carpe : modifications structurales et fonctionnelles induites par le jeûne et la réalimentation. Ed. Univ. Paul Sabatier de Toulouse, 170-225.
 30. GRASSE P.P. 1958 – Traité de zoologie : agnathes et poissons – Tome XII, Fas. 2, 1248-1302.

31. GROVE D. J., LOIZIDES L. G., NOTT J. 1978 – Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish Biol., 12, 507-516.
32. HAY J.E. 1991 – Nishikigoï: lumière sur l'Empire du soleil levant. Aquarama, n°120, 10-17.
33. HAEMPEL O. 1909 – Die schlundknochenmuskulatur der Cyprinoiden und ihre Funktion. – Zool; Jaahrb. , Jena, vol. 27, 95-101.
34. HORVATH L., TAMAS G., TOLG I. 1984 – Special methods in pond fish husbandry. Budapest, Akademia Kiado; Seattle, Havler Corporation , 147p.
35. HUISMAN E. A. 1976 – Food conversion efficiencies at maintenance and production levels for carp, *Cyprinus carpio L.*, and rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. Aquaculture 9, 259-273.
36. JACOBESHAGEN E. 1915 – Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Jen. Zeits. Med. Naturw., Jéna, vol 47, 529-568.
37. JANCARIC A. 1956 – Uber die verdaung des karpfens. - Arch. Tierernähaung, 6, 129.
38. JAUNCEY K. 1981 – The effect of dietary composition in the river carp (*Cyprinus carpio*) maintained in thermal effluents and laboratory recycling system. Proc. World Symp. Aquacult. Heated Effluents Recirc. Syst., 1980. 2, 247-261.
39. JUGET J., AMOROS C., FANGET R., ROSTAN J.C. 1972 – Les communautés d'invertébrés des étangs piscicoles des Dombes – Données préliminaires sur leur répartition leur évolution et leur importance dans l'alimentation de la carpe. - Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain, 86, 11-41.
40. KAMIHATA S. 1989 – A primer on keeping nishikigoï and goldfish. Trop. Fish Hobb., 36, 70-75.
41. KAUSHIK S. 1990 – Importance des lipides dans l'alimentation des poissons. Aqua Revue, 29 :9-16.
42. KAUSHIK S. 2002 – Les besoins de la carpe, données récentes. [courrier électronique à Sylvain RANSON][en-ligne]sylvain.ranson@free.fr
43. KIRPICNIKOV V.S. 1981 – Genetic bases of fish selection. Springer Verlag, Berlin 410p.
44. KLUST G. 1940 – Uber entwicklung, bau und funktion des darmes beim karpfen. - Int. Rev. Hydr. , 39, (498-40), 88.
45. KUROGI A. 1977 – Studies on glutamate dehydrogenase in fish. Properties and distribution of glutamate dehydrogenase of carp (*Cyprinus carpio*). Bull. Fac. Agricul. Univ. Miyazaki, 23, 17-24.

46. LOWEL T. 1988 – Nutrition and feeding of fish. AVI Book, Van Nostrand Reinhold Publ., New York: 260p.
47. LEFEBVRE M. 1948 – Contribution à la connaissance de la biologie de la carpe en étang clos. - Ann. Sta. Cent. Hydrobiol. 2, 52-63.
48. LEGOUIS 1873 – Recherches sur les tubes de Weber et sur le pancréas des Poissons osseux. – Ann. Sc. Nat. Zool. , Paris, vol.17, 1-107 et vol.18, 1-184.
49. LIM C., SUKHAWONGS S. PASCAUL F. P. 1979 – A preliminary study on the protein requirement of *Chanos chanos* fry in a controlled environment. Aquaculture 17, 195-201.
50. LUQUET P., KAUSHIK S. 1986 – Effets de facteurs environnementaux sur le métabolisme et les besoins alimentaires chez les Poissons. In : Environment and nutrition ; Determining factors in intensive fish farming. Proceedings of international Symposium. Aquacultura 86 (Ed.), Verona 9-24.
51. MARCEL J. 1980 – Pisciculture d'étang en Pologne. - Pisciculture française - 58, 42-64.
52. MESKE CH., PFEFFER E. 1978 – Growth experiments with carp and grass carp. Arch. Htdrobiol. Beih. Ergeb. Limnol., 11, 98-107.
53. MURAT J. C. 1976 – Studies on glycogenolysis in carp liver : evidence for an amylase pathway for glycogen breakdown. Comp. Biochem. Physiol., 55B, 461-465.
54. NAGAI M., IKEDA S. 1971 – Carbohydrate metabolism in fish. II. Effect of dietary composition on metabolism of glucose-6 in carp. Bull. Jap. Soc. Scien. Fish., 37, 410-414.
55. NAGAI M., IKEDA S. 1972 – Carbohydrate metabolism in fish. III. Effect of dietary composition on metabolism of glucose-U in carp. Bull. Jap. Soc. Scien. Fish., 38, 137-143.
56. NAGAI M., IKEDA S. 1973 – Carbohydrate metabolism in fish. IV. Effect of dietary composition on metabolism of acetate-U and L-alanine-U in carp. Bull. Jap. Soc. Scien. Fish., 39, 633-643.
57. NEW M. B. 1987 – Feed and feeding of shrimp and fish. Aquac. Develop. And Coord. Prog., UNEP-FAO, ADCP/REP/87/26, FAO, Rome :274p.
58. NICOLAS A. 1904 – Recherche sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet. – Arch. Biol., Liège-Paris, vol.20, 425-456.
59. NOAILLAC-DEPEYRE J., GAS N. 1975 – Etude morpho-fonctionnelle de l'épithélium intestinal de la Tanche (*Tinca tinca*). J. Physiol., 71, 303 A.

60. NOSE T. 1979 – Summary report of the requirement of essential amino acids for carp. *Finfish Nutrition and Fishfeed Technology*. Heenemann, Berlin, 145-156.
61. NOSE T., ARAI D. 1972 – Optimum level of protein requirement in purified diet for eel *Anquilla japonica*. *Tansuiku Suisan Kenkyusho Kenkyu Hokoku*, 22, 145-155.
62. NOSE T., LEE D.L., ARAI S. 1978 – The effect of withdrawal of single amino acid from an amino acid diet on the free amino acid composition of skeletal muscle in young carp. *Bull. Freshwater Res. Lab*, 28, 255-263.
63. OGINO C. 1980a – Requirements of carp and rainbow trout for essential amino acids. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 46, 171-174.
64. OGINO C. 1980b – Requirements of carp and rainbow trout. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 46, 385-389.
65. OGINO C., CHIOU J.Y. 1976 – Mineral requirement on fish. Magnesium requirement of carp. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fisch.* 42, 71-75.
66. OGINO C., YANG G.Y. 1979 – Requirement of carp for dietary zinc. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.* 45, 967-969.
67. OGINO C., CHIOU J.Y., TAKEUCHI T. 1976 – Protein nutrition in fish. VI. Effect of dietary energy sources on the utilization of protein by rainbow trout and carp. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.*, 42, 213-218.
68. PANDIAN T. J., MATHAVAN S., JEYAGOPAI C. P. 1979 – Influence of temperature and body weight on mosquito predation by dragonfly nymph *Mesogamphus lineatus*. *Hydrobiologia*, 62, 99-104.
69. PICUKANS I., UMMINGER B. L. 1979 – Comparative activity of glycogen phosphorylase and α -amylase in livers of carp (*Cyprinus carpio*) and goldfish (*Carassinus auratus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 62B, 455-457.
70. PRIEDE I. G., SECOMBES C. J. 1988 – The biology of fish production. In: *Salmon and trout farming*, LAIRD L. and NEEDHAM T. (Ed.), Horwood H. Publ., New York : 32-68.
71. RENAULT R. 1978 – *La carpe*. - Ed. Bornemann – Paris.
72. SAKAMOTO S., YONE Y. 1978 – Iron deficiency symptoms of carp. *Bull Jap. Soc. Scien. Fish.* 44, 1157-1160.
73. SATIA B. P. 1974 – Protein requirement of rainbow trout. *Prog. Fish Cult*, 36, 80-86.
74. SATO M., YOSHINAKA R., YAMAMOTO Y., IKEDA S. 1978 – Nonessentiality of ascorbic acid in the diet of carp. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.* 44, 1151-1156.

75. SATOH S. 1991 – Common carp, *Cyprinus carpio*- Wilson, Handbook of Nutrient Requirement of Finfish. Boca Raton, 55-67.
76. SAUVANT D., PEREZ J.-M., TRAN G. – Tables de composition et de valeurs nutritive des matières premières destinées au animaux d'élevage. INRA Ed., 74-90.
77. SEVRIN-REYSSAC J., PLETIKOSIC M. 1990 – Cyanobacteria in fish ponds. *Aquaculture*, 88:1-20.
78. SCHAPERCLAUS W. 1962 – Traité de pisciculture en étang – Vigot – Paris 620p.
79. SCHLOTTKE E. 1943 – Eigenschaften der Verdauungsfermente bei Tieren mit verschiedener Ernährung und Umwelt. *Fermentforschung*, Berlin, vol 17, 258-278.
80. SCHLUMBERGER O. 1993 – Mémento de pisciculture d'étang. CEMAGREF, 166p.
81. STOSZ H. 1921 – Die Schlundzähne des Karpfens. – *Zool. Jahrb.*, Jéna, vol.42, 411-434.
82. SVOBODOVO Z. 1976 – The effect of the feed type on glycogen content in hepatopancreas and muscle of carp C (*Cyprinus carpio L.*). *Zivocisna Vyroba*, 21, 891-900.
83. SZUMIEC J. 1985 – Studies on intensification on carp farming. 1. Introduction and general program. *Acta Hydrobiol.* 2:131-145.
84. SZUMIEC M. 1990 – Stochastic model of carp fingerling growth. *Aquaculture*, 91: 87-99.
85. TAKEUCHI T., WATANABE T., OGINO C. 1979a – Availability of carbohydrate and lipid as dietary energy sources for carp. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.* 45, 977-982.
86. TAKEUCHI T., WATANABE T., OGINO C. 1979b – Optimum ratio of dietary energy to protein for carp. *Bull. Jap. Soc. Scien. Fish.* 45, 983-988.
87. TANAKA Y., HOKAZONO J., KATAYAMA ., SIMPSON K. L., CHICHESTER C. O. 1977a – Metabolism of amino acids in aquatic animal. The effect of the addition of phosphat salt, indigestible material and algae to the diets of carp and relationship of intestinal retention time to their growth rate. *Mem. Fac. Fish., Kagoshima Univ.*, 26, 39-43.
88. TANAKA Y., HOKAZONO J., KATAYAMA ., SIMPSON K. L., CHICHESTER C. O. 1977b - Metabolism of amino acids in aquatic animal. The effect of an amino acid supplemented casein diet on the growth rate of carp. *Mem. Fac. Fish., Kagoshima Univ.*, 26, 45-48.
89. TARAN W. K. 1936 – L'alimentation des carpillons d'un été pendant l'hiver. *Bull Fr. Pisc.* 8, 1-72

90. TIMMERMANS J.A. 1989 – Données sur la croissance de quelques espèces de poissons dans les étangs de Campine. Travaux de la station de recherche forestière et hydrobiologiques. B-190 Groenendaal-Hoeliart (Belgique). Série D. 56, 3-34.
91. VALLET F., BERTHAUT J., LERAY C., BONNET B., PIC C. 1970 – Preliminary experiments on the artificial feeding of Mugilidae. Helgol. Wiss. Meeresunters, 20, 610-619.
92. VIOLA S., AREILI Y. 1989 – Changes in the lysine requirement of carp (*Cyprinus carpio*) as a function of growth and rate temperature. Isr. J. Aquacult. Bamidgeh, 41:147-158.
93. VONK H.J. 1927 – Die Verdauung bei den Fischen. Zeits. Vergl. Physiol., Berlin, vol 5, 445-546.
94. WATANABE T., TAKEUCHI T., OGINO C. 1979 – Studies on the sparing effect of lipids on dietary protein in rainbow trout (*Salmo gairdenri*). Proc. World Symp. Finfish Nutr. Fishfeed Technol., 1, 113-125.
95. WUNDEK W. 1938 – La nourriture naturelle de la carpe dans les étangs et les moyens d'en développer la production – Bull. Fr. Pesci. – 112 , 121-129.
96. YAMAMOTO Y., SATO M., IKEDA S. 1977 – Biochemical studies on L-ascorbic acid in aquatic animals VII. Reduction of dehydro-L-ascorbic acid in fishes. Bull Jap. Soc. Scien. Fish. 43, 59-68.
97. YAMAMOTO Y., SATO M., IKEDA S. 1978. Existence of L-gluconolactone oxidase in some teleosts . Bull Jap. Soc. Scien. Fish. 44, 775-779.
98. YUNG E. 1899 – Recherches sur la digestion des Poissons (histologie et physiologie de l'intestin). Arch. Zool. Exp. Gén., Paris, vol 7, 121-201.
99. YUNG E. et FURHMANN O. 1900 – Recherches sur la digestion des Poissons. – Arch. Zool. Exp. Gén., Paris, vol 8, 333-351.
100. ZANDER E. 1903 – Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. – Zeits. Wiss. Zool. Leipzy, vol.75, 233-257.
101. ZANDER E. 1906 – Das Kiemenfilter der Teleosteer. Eine morphophysiologische Studies. Ibidem vol.84, 619-713.
102. ZANDER E. 1907 – Das Kiemenfilter bei Tiefseefischen. – Ibidem, vol.85, 157-182.
103. ZEBIAN M. F. 1977 – Fraction aminée libre et dégradation oxydative de quelques acides aminés chez la carpe (*Cyprinus carpio L.*). Importance des facteurs nutritionnels. Thèse de Docteur de Spécialité, Toulouse.

104. ZEITOUN M., ULLREY D. E., HALVER J. E., TACK P. I., MAGEE W. T. 1974 –
Influence of salinity on protein requirement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). J.
Fish. Res. Board Can., 31, 1145-1148.

VI. ANNEXE : FICHES TECHNIQUES DES ALIMENTS
INDUSTRIELS