



## Les paradoxes et les questionnements soulevés par l'exploitation de la biodiversité (autochtone et introduite) en aquaculture

Jérôme Lazard

Directeur de Recherche, CIRAD, France  
Membre de l'Académie d'agriculture de France

Manuscrit révisé le 19 janvier 2013 - Publié le 28 octobre 2013

**Résumé :** *L'aquaculture a connu un développement sans équivalent dans l'histoire des productions agricoles depuis 30 ans (accroissement de la production mondiale d'environ 10% par an) parvenant à un niveau de production équivalent à celui de la pêche en termes de contribution à l'alimentation humaine. Si le niveau de diversité des espèces d'élevage est relativement élevé, seul un faible nombre d'entre elles contribue à l'essentiel du volume de la production, semblable en cela aux productions terrestres, végétales et animales. Les transferts et introductions d'espèces sont pour une large part dans cette situation, d'autant qu'en effectuant ces introductions, les opérateurs (dans leur grande diversité) s'approprient au moins autant le paquet technologique acquis sur l'élevage de l'espèce que l'espèce elle-même. Si le bilan de ces introductions considéré sous le double éclairage écologique et socio-économique est évalué comme globalement nettement positif, un certain nombre d'impacts sur la biodiversité, les habitats aquatiques, les pathogènes et la diversité génétique ont été évalués comme étant négatifs. Il n'en reste pas moins que ces évaluations demeurent largement approximatives et que des indicateurs plus objectifs et performants restent à inventer. La domestication de "nouvelles" espèces autochtones en vue de leur élevage dans leur aire d'origine a connu des développements importants à partir des années 1980 et des succès spectaculaires ont été enregistrés (saumon, poisson-chat du Mékong), mais cette approche et les pratiques induites ne constituent pas la panacée que les protecteurs de la biodiversité et adversaires des introductions d'espèces exotiques attendaient. L'élevage d'espèces à proximité des populations sauvages d'où elles sont issues n'est pas sans conséquence sur ces dernières et certains scientifiques en viennent aujourd'hui à avancer que les impacts induits pourraient se révéler plus graves qu'avec des espèces exotiques. Là aussi l'invention de nouveaux outils, tant pour rendre plus génériques les approches de domestication que pour évaluer l'impact de la proximité de la même espèce à l'état sauvage et captif devient indispensable. Ces questions vont prendre d'autant plus d'importance à l'avenir que c'est sur l'aquaculture et elle seule (le niveau maximal d'exploitation des ressources aquatiques naturelles par la pêche étant déjà atteint) que repose désormais le surcroît de production pour satisfaire une demande croissante au niveau mondial.*

### Introduction

La production mondiale de l'aquaculture (FAO, 2012) en 2010 s'élevait à 78 Mt (48% de poissons / 29% de mollusques + crustacés / 23% de plantes aquatiques ; 45% en eaux douces + 55% en eaux salées). Pour la première fois dans l'histoire de la production de ressources aquatiques vivantes, la contribution de l'aquaculture à l'alimentation humaine a rejoint celle issue de la pêche. L'Asie est le siège de 90% de la production aquacole mondiale (62% pour la seule Chine).

L'aquaculture repose sur l'élevage de plus de 250 espèces (végétales + animales) (FAO, 2010). Une production annuelle supérieure à 10 000 tonnes concerne environ 115 espèces animales dont 67 sont des poissons<sup>1</sup>. Pour 6 espèces classées parmi les 22 espèces les plus produites (>100 000 t/an) en 2008, 20% ou plus du tonnage produit concernent des espèces élevées en dehors de leur aire d'origine (De Silva *et al.* 2009). Sur un plan régional, ce pourcentage atteint 12,2% en Chine et 35% dans les pays asiatiques (hors Chine). La part des espèces exotiques dans la production aquacole de poissons d'eaux douces n'a fait que croître avec le développement de l'aquaculture depuis une trentaine d'années. Des filières aquacoles entières ont été bâties sur l'élevage d'espèces exotiques, notamment dans des pays venus récemment à l'aquaculture : c'est notamment le cas de l'élevage marin du saumon atlantique au Chili (400 000 t en 2008).

Beaucoup plus paradoxale est la situation de pays riverains de cours d'eau à fort niveau de biodiversité tels que ceux riverains du Mékong (2000 espèces) ou de l'Amazone (4000 espèces) où les espèces exotiques (notamment les tilapias et les carpes chinoises) occupent une place majeure dans la production aquacole. Cette situation trouve, entre autres, son explication dans le fait que l'introduction d'une espèce exotique s'accompagne du transfert de la technologie qui lui est liée (génétique, reproduction, élevage larvaire, systèmes d'élevage... ainsi que le marché).

### L'importance jouée par l'introduction d'espèces exotiques

L'introduction d'espèces étrangères de poissons dans les eaux douces est une pratique courante et ancienne dans la plupart des régions du monde. Il s'agit le plus souvent d'améliorer la production piscicole en introduisant des espèces utiles pour l'homme. Les premières introductions délibérées n'ont la plupart du temps pas été enregistrées mais on peut penser qu'il y a eu des transferts d'espèces européennes et asiatiques d'un bassin hydrographique à un autre depuis l'antiquité. Ainsi, la carpe commune (*Cyprinus carpio*) a été transférée progressivement dès le début de l'ère chrétienne depuis les bassins de la Mer Noire et de la Mer Caspienne qui constituent son aire d'origine, vers la Grèce et l'Italie, puis s'est répandue dans toute l'Europe à l'époque médiévale en raison du développement de la pisciculture dans les monastères. Elle a ensuite, aux 18<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècles, été introduite en Afrique du sud et en Amérique du nord. Nous sommes dans le cas typique d'une espèce qui avait une distribution naturelle modeste à l'origine, mais qui est maintenant naturalisée dans de nombreuses régions du monde (Lazard et Lévêque, 2009).

**Les impacts négatifs** des introductions ont été largement décrits. L'introduction d'espèces exotiques est souvent considérée comme une atteinte majeure à la biodiversité (Moyle et Leidy, 1992, National Research Council, 2001). Le terme "invasif" ne s'applique théoriquement pas à l'introduction d'une espèce de poisson exotique non indigène qui se développe rapidement dans son nouveau milieu, car il n'y a pas de corrélation forte entre l'invasion et son impact (Ricciardi et Cohen, 2007). Les espèces exotiques exercent un impact sur la biodiversité directement ou indirectement et cet impact peut intervenir rapidement ou à long terme. L'impact potentiel des espèces exotiques ne doit pas être négligé car les espèces les plus susceptibles d'avoir un impact élevé sur la biodiversité ont toutes les chances d'appartenir à des genres absents du milieu d'accueil. Les habitats aquatiques, notamment dans les PED, sont soumis à de profondes modifications d'origine anthropique tels que la construction de barrages et autres ouvrages au sein des bassins versants (Sodhi *et al.* 2004). La plupart des espèces introduites (notamment à

---

<sup>1</sup> 32 000 espèces de poissons ont été dénombrées à ce jour : 12 000 espèces continentales et 20 000

des fins aquacoles) sont à spectre large en termes d'exigences écologiques et la dégradation des écosystèmes facilite souvent l'invasion d'espèces exotiques. Un exemple édifiant est fourni par la propagation des tilapias à travers l'Asie (De Siva *et al.* 2004).

Des exemples d'impact négatif provoqué par des introductions d'espèces sur la biodiversité ont été relevés dans diverses régions du monde, le plus emblématique d'entre eux étant l'introduction de la perche du Nil dans le Lac Victoria (Barel *et al.* 1985). En Asie, l'un des exemples d'impact négatif le plus remarquable résulte de la translocation de la carpe herbivore dans le lac Donghu en Chine (Wuhan). Cette introduction a résulté dans la destruction des macrophytes submergées et les modifications écologiques conséquentes du milieu ont entraîné un développement élevé de 2 espèces filtreuses (carpe argentée et carpe marbrée) et simultanément la disparition de la plupart des 60 espèces autochtones du lac (Chen, 1989). Autre conséquence des introductions, certaines espèces exotiques ont été responsables de l'introduction de divers pathogènes et maladies à grande échelle à travers le monde (Daszak *et al.* 2004). L'exemple de l'introduction de l'écrevisse nord-américaine (*Pacifastacus leniusculus*) en Europe à des fins aquacoles est sans doute le pire enregistré à ce jour : elle serait à l'origine de la quasi-disparition de l'écrevisse européenne (*Astacus astacus*) (Reynolds, 1988 ; Bäck, 1995). L'explication réside dans le transfert par l'espèce américaine d'un champignon pathogène, *Aphanomyces astaci* (Edgerton *et al.* 2004). À ce jour, aucune éradication à grande échelle de poisson liée à l'introduction de pathogènes associés à une espèce piscicole exotique n'a été enregistrée bien que de nombreux transferts de pathogènes liés à des introductions sont observés. Récemment, l'attention s'est portée sur l'introduction de virus et de bactéries consécutive à des transferts à des fins aquacoles. Le plus édifiant concerne le transfert du « Koi Herpes Virus » (KHV) en Indonésie, probablement à partir de Hong Kong avec d'importants effets destructeurs sur l'aquaculture de carpes en Indonésie (Bondad-Reantaso, 2004).

**Des modifications de la diversité génétique** des populations naturelles lors d'introductions de populations exotiques de la même espèce ou d'espèces voisines interfécondes sont fréquemment observées. Senanan *et al.* (2004) ont démontré, sur la base d'études biochimiques (allozymes) et moléculaires (microsatellites) que l'introgession de gènes du poisson-chat africain *Clarias gariepinus* dans le poisson-chat autochtone *C. macrocephalus* était intervenue au sein de 4 populations naturelles et 2 populations d'élevage en Thaïlande. En outre, l'introgession au sein de 12 populations naturelles de *C. macrocephalus*, 9 du bassin de la Chaophraya, une du bassin du Mékong et 2 du sud de la Thaïlande et d'un stock d'écloserie ont été rapportés par Na-Nakorn *et al.* (2004). Toutes ces observations mettent en évidence le fait que le pool de gènes de l'espèce autochtone *C. macrocephalus* est « dilué » par ceux d'espèces exotiques et que, si aucune mesure n'est prise, celle-ci sera contaminée suite à une succession de backcross avec l'hybride, qui est l'espèce préférée des consommateurs, donc des éleveurs thaïlandais (Na-Nakorn, 2004). Une situation comparable a été observée au Bangladesh avec l'utilisation de l'hybride *C. batrachus* x *C. gariepinus* pour l'aquaculture (Rahman *et al.* 1995).

Les pratiques croissantes de la pisciculture extensive en plans d'eau ("culture-based fisheries") en Asie avec utilisation d'espèces exotiques (tilapias, carpe commune, carpes chinoises et indiennes) induisent une probabilité d'échappement dans le milieu naturel bien supérieure à la pratique de la pisciculture conventionnelle. En Thaïlande, l'utilisation de stocks domestiqués de « silver barb », *Barbodes gonionotus*, bien qu'espèce autochtone, a provoqué une détérioration de la diversité génétique des populations naturelles (Kamonrat, 1996).

Le tableau 1 indique que la plupart des introductions d'espèces était sans effet écologique constaté et que les impacts socio-économiques étaient plus fréquemment bénéfiques. En outre, il y a un nombre nettement supérieur d'effets socio-économiques bénéfiques que d'effets écologiques négatifs.

Impact	Pêche	Aquaculture	Ornemental	Bio-control	Inconnu	Autres*
Négatif	36 (2)	78 (8)	17 (5)	23 (9)	13 (0)	40 (12)
Bénéfique	16 (87)	52 (283)	11 (42)	11 (19)	3 (10)	6 (15)
Inconnu	28 (16)	76 (49)	9 (9)	8 (2)	21 (3)	
Nul	196 (299)	949 (815)	169 (150)	106 (122)	459	283 (328)

**Tableau 1. Impacts des introductions de poissons sur l'environnement écologique (et socioéconomique) par motif d'introduction.** Les chiffres correspondent au nombre d'observations (source : DIAS/FishBase)

\* "Autres" inclut : accidents, appât, poisson-fourrage, recherche, occupation d'une niche

### Espèces exotiques/espèces autochtones : quelle politique conduire en termes de mise en valeur ?

Dans le contexte actuel de préservation de la biodiversité et des écosystèmes, les instituts de recherche et les organisations internationales ont tendance à ériger en dogme l'hypothèse selon laquelle le développement futur de l'aquaculture (en l'occurrence la pisciculture) doit se faire en évitant d'avoir recours à l'introduction et au transfert d'espèces exotiques en privilégiant 1) la domestication d'espèces « nouvelles » d'intérêt aquacole potentiel « autochtones » ; 2) leur élevage au sein de leur aire d'origine. Cette hypothèse de départ paraît devoir être largement relativisée par un certain nombre d'arguments parmi lesquels on peut noter :

- 85% de la production mondiale issue de la pisciculture reposent aujourd'hui sur 15 espèces, largement répandues et élevées hors de leur aire d'origine (situation analogue en agriculture où 90% des calories végétales fournies au niveau mondial proviennent d'une vingtaine d'espèces, et 60% de 4 espèces). Se placer d'entrée dans une optique où l'avenir de l'aquaculture reposera sur la domestication de nouvelles espèces plutôt que sur une meilleure maîtrise de celles faisant déjà l'objet d'élevage, sans la discuter et la replacer dans un contexte global, paraît relever d'un dogmatisme étriqué.
- l'élevage d'espèces autochtones, longtemps considéré comme la « voie royale » de l'aquaculture, est largement remis en cause par les récents travaux conduits sur l'impact des populations d'élevage sur les populations sauvages du milieu naturel (travaux notamment conduits sur les interactions entre ces 2 types de populations pour les saumons atlantiques élevés en mer du Nord qui mettent en évidence des incidences de nature génétique, de comportement reproducteur, de transmissions de vecteurs de pathologies etc.). Cette importante question est discutée plus loin.
- si l'on admet que le marché international des ressources aquatiques doit se développer considérablement ces prochaines années, rien n'indique qu'une diversification des espèces ne soit une option intéressante pour les pays producteurs, en dehors de marchés qualifiés « de niche ».

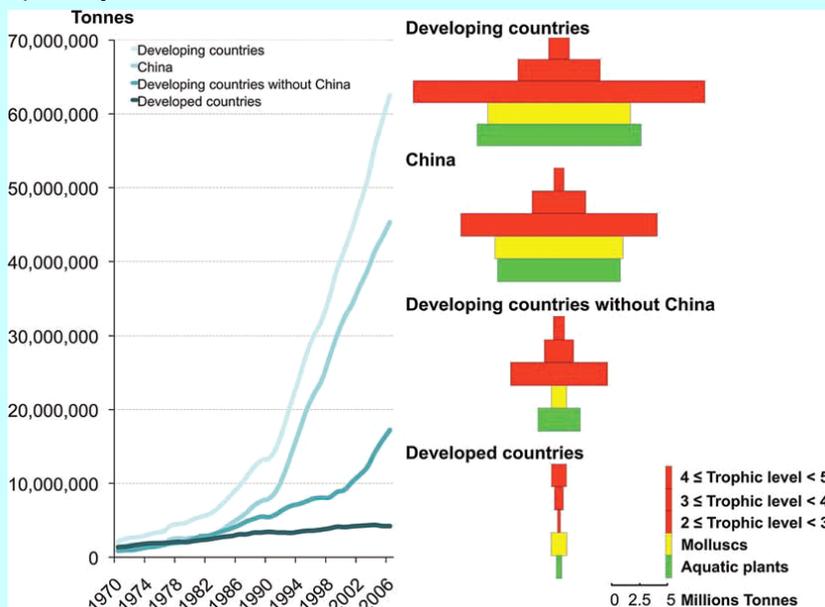
- la domestication « *ex situ* » d'espèces dont l'élevage est non ou mal maîtrisé constitue une pratique qui peut prendre des proportions importantes. Un véritable cas d'école est fourni par les tilapias, originaires du continent africain, dont l'élevage s'est principalement développé en Asie. Les Philippines (premier pays à développer l'aquaculture du tilapia à grande échelle dans les années 1970 et deuxième pays producteur de tilapia d'aquaculture au monde derrière la Chine avec 150 000 tonnes en 2004) sont un pays tout à fait remarquable à cet égard. C'est dans ce pays qu'ont été réalisés, sur cette espèce, les premiers travaux de recherche et leur transfert à grande échelle sur des thématiques telles que le monosexage par voie hormonale et par hybridation intraspécifique (production de géotypes YY), la production massive d'alevins par des techniques « douces » et performantes (reproduction en hapas, collecte multi-journalière d'alevins en étangs), la production de poisson de taille marchande en enclos et en cages flottantes, la production d'hybrides tolérants à la salinité, etc. C'est également - et peut-être surtout - aux Philippines qu'a été réalisé un programme de sélection sur *Oreochromis niloticus* (GIFT, genetically improved farmed tilapia) dont l'impact dépasse aujourd'hui largement le cadre de ce pays et dont les répercussions, notamment dans l'aire d'origine des tilapias, pourraient se révéler, à terme, imprévisibles (Eknath et Acosta, 1998 ; Lazard et Tollens, 2005 ; Lazard, 2007).

La question cruciale : “*introduction d'espèces exotiques avec leur paquet technologique versus domestication d'espèces autochtones en vue de leur élevage in situ*” constitue aujourd'hui la toile de fond en termes de valorisation de la biodiversité dans la perspective d'accroître la production aquacole mondiale.

Une autre question agite fortement le milieu de l'aquaculture, directement liée à l'exploitation de la biodiversité : celle relative au choix des espèces à domestiquer ou à introduire hors de leur aire d'origine en vue d'en développer l'aquaculture. Les déterminants du choix d'une « nouvelle » espèce sont nombreux (voir plus loin l'exemple du Laos) mais une caractéristique apparaît essentielle : son niveau trophique. En effet, le poids du poste

budgétaire « alimentation » dans les exploitations aquacoles (50-75%) amène à s'intéresser à des nouvelles espèces à chaîne alimentaire courte (2 < niveau trophique < 3). La figure 1 illustre la part des espèces de différents niveaux trophiques contribuant à la production aquacole dans les pays développés et les pays en développement avec ou sans la Chine : prédominantes dans les seconds, les espèces à faible niveau trophique sont minoritaires dans les premiers où dominant des espèces carnassières, à forte valeur ajoutée.

**Figure 1. EVOLUTION DE LA PRODUCTION AQUACOLE TOTALE EXPRIMÉE EN FONCTION DU NIVEAU TROPHIQUE MOYEN PAR ZONE ÉCONOMIQUE (TACON ET AL., 2010)**



## La domestication

Essentiellement conduite sur des bases empiriques, la domestication de nouvelles espèces aquatiques a connu un développement accéléré ces 3 dernières décennies et a largement contribué à l'accroissement des volumes produits par l'aquaculture. Sous le vocable « domestication » on entend également la maîtrise des fonctions physiologiques d'espèces dont l'élevage reposait essentiellement sur la capture dans le milieu naturel d'alevins, de juvéniles ou de géniteurs matures.

Un exemple récent de ce type de domestication est offert par le travail réalisé au Laos et plus largement dans les pays constituant son bassin versant : aujourd'hui 32 espèces indigènes du Mékong y sont élevées en pisciculture. Le choix de ces espèces s'articule autour de 5 critères principaux : la reproduction, la tolérance vis-à-vis de la qualité de l'eau (rusticité), la croissance, le régime alimentaire et la valeur marchande. Le tableau 2 récapitule les performances relatives de ces espèces ainsi que l'ordre de grandeur de leur production ; les performances sont illustrées dans la figure 2 pour les 4 principales espèces produites. Les ordres

**Tableau 2: Liste des espèces de poissons indigènes produites en aquaculture dans le bassin inférieur du Mékong** (avec des alevins stockés et hors poissons d'ornement).

Category	Species	Production aquacole, ordre de grandeur (tonnes / an)	Valeur marchande (a)	Alimentation (b)	Croissance (c)	Reproduction (d)	Rusticité (e)	Potentiel aquacole (f)
Carpe (Cypriniformes)	<i>Barbodes altus</i>	10,0	1	4	1	2	2	2,8
	<i>Barbodes gonionotus</i>	10 000,0	1	4	2	3	2	3,6
	<i>Catlocarpio siamensis</i>	1,0	2	5	4	1	2	1,5
	<i>Cirrhinus microlepis</i>	1,0	2	5	3	2	2	2,6
	<i>Cyclocheilichthys enoplos</i>	0,1	2	4	3	1	2	1,9
	<i>Leptobarbus hoevenii</i>	10,0	1	4	2	2	2	2,7
	<i>Morulus krysopehekadion</i>	1,0	1	4	2	1	2	1,8
	<i>Probarbus julieni</i>	1,0	2	4	4	1	2	1,8
Poisson-chat Pangasiidae	<i>Pangasianodon gigas</i>	10,0	4	3	4	1	2	2,5
	<i>Pangasianodon hypophthalmus</i>	100 000,0	2	3	3	3	3	4,4
	hybrides avec <i>P. hypophthalmus</i>	1 000,0	3	3	3	-	2	-
	<i>Pangasius krempf i</i>	1,0	3	3	3	0	1	1,1
	<i>Pangasius mekongensis</i>	1,0	3	3	3	0	1	1,1
	<i>Pangasius bocourti</i>	1 000,0	3	3	3	1	1	2,0
	<i>Pangasius conchophilus</i>	1 000,0	3	3	2	2	1	3,0
	<i>Pangasius larnaudii</i>	1 000,0	3	3	3	1	3	2,8
Autres poissons-chats	<i>Clarias batrachus</i>	1 000,0	3	2	1	1	4	3,6
	<i>Clarias macrocephalus</i>	1 000,0	3	2	1	1	4	3,6
	<i>C. macrocephalus x C. gariepinus</i>	10 000,0	3	2	3	-	4	-
	<i>Hemibagrus nemurus</i>	10,0	4	2	2	2	1	3,5
	<i>Hemibagrus wyckioides</i>	1,0	4	2	4	1	1	2,3
	<i>Micronema sp.</i>	1,0	4	1	2	0	1	1,9
	<i>Wallago attu</i>	1,0	4	1	4	0	2	2,0
Climbing perche et gouramis (Anabantoidei)	<i>Anabas testudineus</i>	10 000,0	3	2	1	2	4	4,5
	<i>Helostoma temmincki</i>	10,0	3	5	1	1	3	2,5
	<i>Osphronemus exodon</i>	0,1	3	4	3	0	3	1,6
	<i>Osphronemus gouramy</i>	1 000,0	3	4	3	2	3	3,5
	<i>Trichogaster pectoralis</i>	1 000,0	3	2	1	2	3	4,1
Featherback fish	<i>Chitala blanci</i>	1,0	3	1	3	1	2	2,8
	<i>Notopterus notopterus</i>	100,0	3	2	1	1	3	3,2
Anguilles et assimilés	<i>Anguilla marmorata</i>	10,0	5	1	3	0	2	2,4
	<i>Monopterus albus</i>	100,0	5	1	2	0	4	3,3
Autres carnassiers	<i>Chana micropeltes</i>	10 000,0	3	1	4	2	4	4,4
	<i>Oxyeleotris marmorata</i>	1 000,0	5	1	2	1	2	3,4

(a): Prix par kilogramme de ≤ 1 \$ (1) à > 6 \$ (5),

(b): inverse des besoins en protéines, du régime alimentaire strictement carnassier (1) au régime omnivore à tendance végétarienne (4), ou bien espèce planctophage (5),

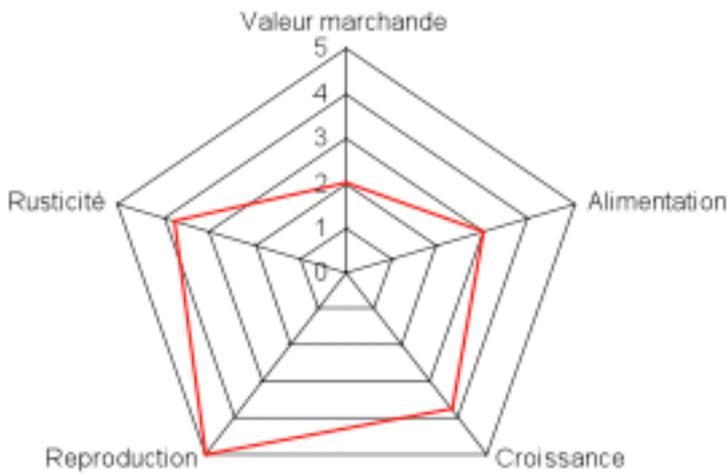
(c): lié en particulier à la taille maximale : de l'espèce naine 50-200 g (1) à l'espèce géante à la croissance très rapide (4),

(d): disponibilité en fingerlings liée surtout à la reproduction avec des stocks de géniteurs en captivité (de 0 à 3),

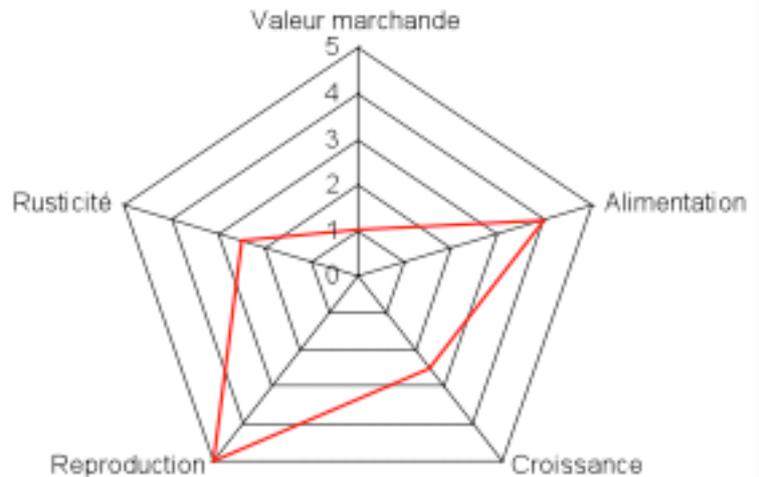
(e): inverse du besoin en oxygène dissous : élevé pour les espèces rhéophiles (1) et très faible pour les espèces à la respiration aérienne complémentaire bien développée (4),

(f) : potentiel = 0,736 reproduction + 0,317 rusticité + 0,251 valeur marchande - 0,091 croissance - 0,226 alimentation (avec la valeur des 5 paramètres ajustés entre 1 et 5).

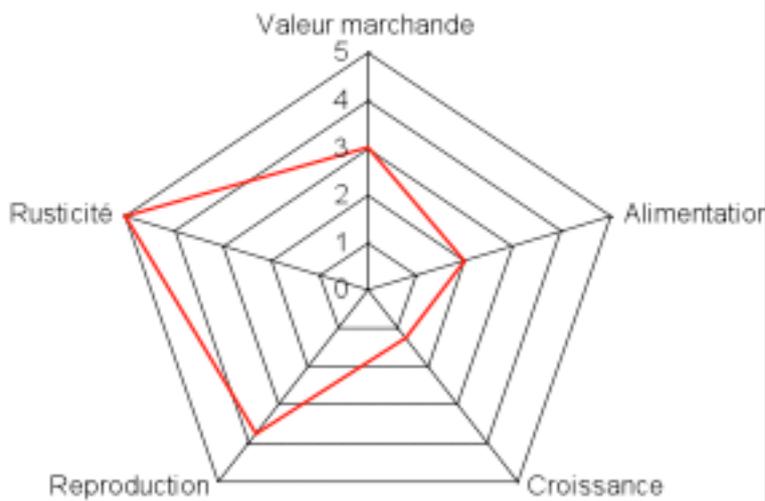
### *Pangasianodon hypophthalmus*



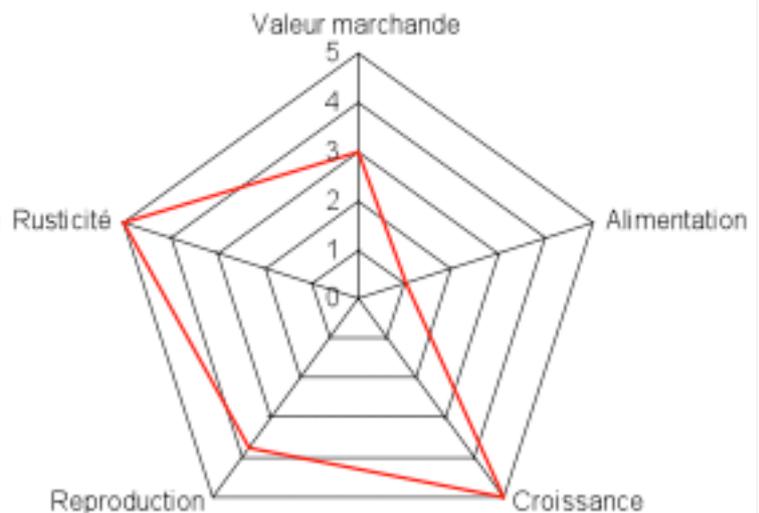
### *Barbodes gonionotus*



### *Anabas testudineus*



### *Channa micropeltes*



**Figure 2. Le potentiel aquacole comparé des quatre espèces de poissons indigènes les plus produites dans le bassin du Mékong.**

de grande de production sont issus de la seule connaissance personnelle des auteurs (Cacot et Lazard, 2009), la production exacte de chaque espèce n'étant pas connue. Les dernières statistiques globales font état de 260 000 tonnes de production aquacole d'espèces indigènes pour l'ensemble de la région du bas Mékong (Phillips, 2002<sup>2</sup>). On peut cependant remarquer que le niveau de production est très variable selon ces espèces : *P. hypophthalmus* est l'espèce largement dominante avec ~ 100 000 tonnes par an, suivie de 3 autres espèces (~ 10 000 tonnes) et de 8 autres de moindre importance (~ 1000 tonnes) ; les 20 autres espèces sont produites à des niveaux relativement faibles. À ces espèces indigènes pures s'ajoutent des hybrides produits avec *C. macrocephalus* (~ 10 000 tonnes) et *P. hypophthalmus* (x 1000 tonnes).

Enfin, il y a une certaine interdépendance entre le choix des espèces d'une part, et le type de système de production et son niveau d'intensification, d'autre part. Ainsi le type d'alimentation et le niveau de rusticité des espèces constituent deux éléments déterminants majeurs comme illustré dans la figure 3 avec un panel d'espèces représentatif. La plupart des espèces convient généralement à deux, voire trois, systèmes de production différents.

<sup>2</sup> La production de cette espèce était évaluée à 1 300 000 t en 2011 !

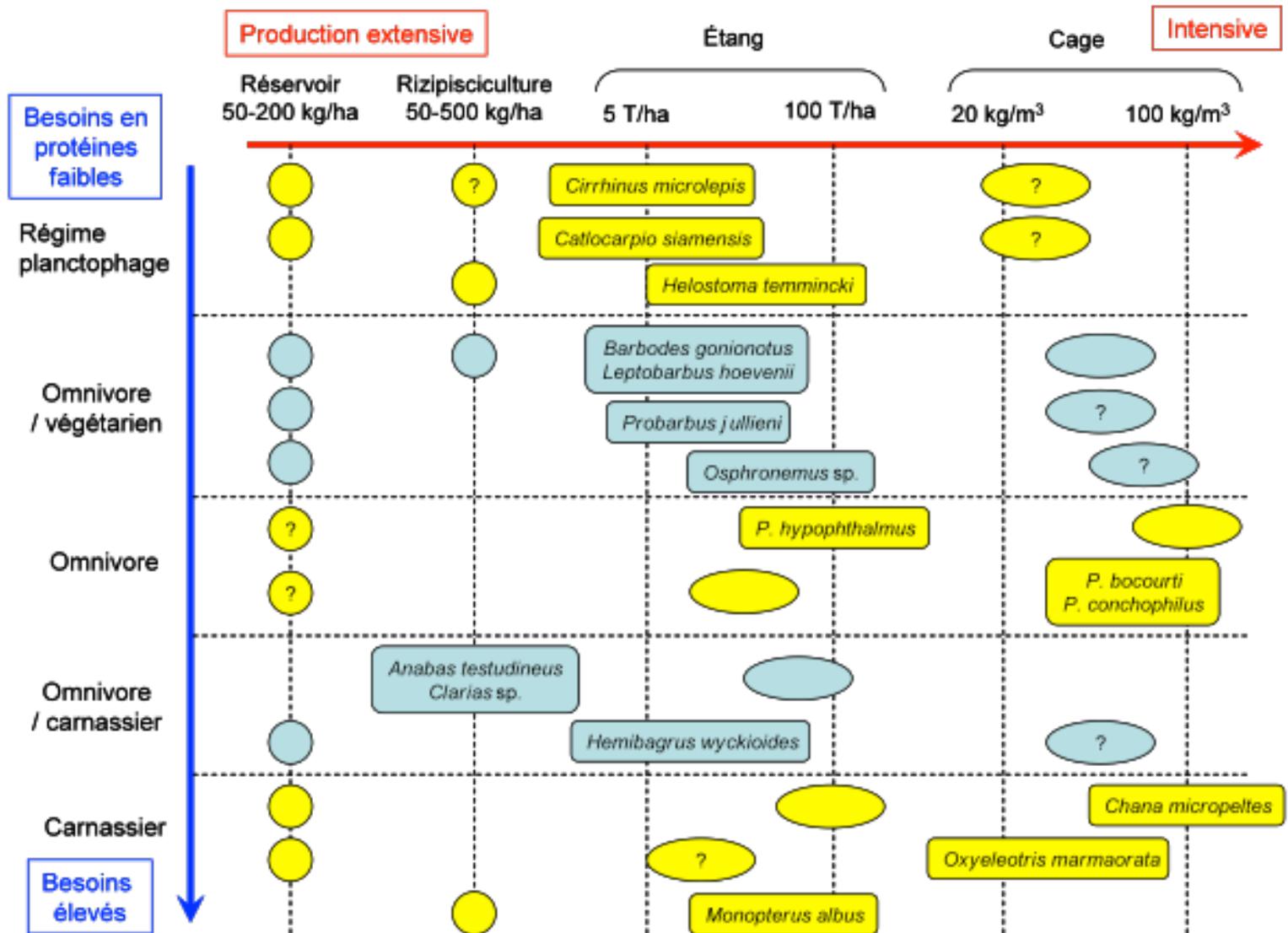


Figure 3. Répartition d'espèces indigènes dans les systèmes de production en fonction du niveau d'intensification et du régime alimentaire.

Un critère synthétique définit le « potentiel aquacole » qui a été calculé en combinant les 5 critères de performance dans l'équation linéaire suivante :  $\text{potentiel} = 0,736 \text{ reproduction} + 0,317 \text{ rusticité} + 0,251 \text{ valeur marchande} - 0,091 \text{ croissance} - 0,226 \text{ alimentation}$  ; la valeur de chacun des cinq paramètres est ajustée entre 1 et 5 (Cacot et Lazard, 2009). Ce modèle s'avère pertinent car il rend compte de 71% de la variabilité des niveaux de production. La valeur des coefficients affectée à chaque paramètre indique que la reproduction est le principal élément déterminant (+100%), suivi de la rusticité (+43%) et de la valeur marchande (+34%). De façon surprenante le paramètre « alimentation des poissons » (inverse des besoins en protéines) conditionne négativement le potentiel aquacole (-31%). Enfin, la croissance a une faible incidence et elle est même négative (-12%).

Cette modélisation reflète la production importante de l'espèce carnassière *Channa micropeltes* et de trois espèces de petite taille au régime alimentaire omnivore à tendance carnassière (*Anabas testudineus*, *Clarias sp.*, *Trichogaster pectoralis*). Ces quatre espèces sont à la fois très rustiques et appréciées des consommateurs locaux. Elles sont bien adaptées à l'environnement de la plaine d'inondation ; leur respiration aérienne complémentaire leur permet en effet de survivre dans des eaux faiblement oxygénées durant la saison sèche. L'alimentation de *C. micropeltes* repose beaucoup sur la valorisation du « poisson fourrage ». Les trois espèces de plus petite taille sont quant à elles très répandues pour la rizipisciculture ; elles se nourrissent en particulier des insectes ravageurs du riz.

## Vers des approches plus « scientifiques »

### • *sur la domestication*

Il existe, de fait, un continuum de domestication (à partir de l'espèce sauvage), sachant qu'aucune espèce animale ne peut être considérée comme définitivement domestiquée. Une dichotomie trop stricte entre sauvage et domestiqué conduit à négliger une phase de transition entre ces 2 états, dont la connaissance est pourtant indispensable à la compréhension du processus de domestication. Cette phase intermédiaire est d'autant plus intéressante qu'on remarque souvent une différenciation rapide des caractéristiques de populations mises en élevage par rapport à des congénères sauvages, et que justement beaucoup d'espèces de poissons n'en sont qu'aux premières générations de domestication, et donc au cœur de cette phase de transition. Dépasser une approche empirique de cette première phase (essais et erreurs après mise en élevage) pour développer des approches génériques représente un défi majeur pour réussir et optimiser la domestication de nouvelles espèces.

Ces méthodes peuvent s'appuyer, entre autres, sur les apports récents de la génétique moléculaire, de la génomique ainsi que de la bio-informatique.

La domestication d'une espèce nouvelle, qui plus est choisie sur d'autres critères que sa facilité d'élevage (marché, valeur patrimoniale, etc.), se révèle être une opération très coûteuse et chronophage (10 à 20 ans). Le nombre d'espèces domesticables étant très élevé, notamment en zone tropicale, il est nécessaire de développer des approches génériques. Parmi celles-ci, de nouvelles classifications phylogénomiques associées à des distances génétiques peuvent aider à prévoir des similarités biologiques entre espèces et donc à extrapoler les connaissances de l'une à l'autre. Parallèlement, l'établissement de classifications reposant sur des traits d'histoire de vie peut permettre d'appréhender les interactions génotype-environnement et les spécialisations écologiques, en fixant les limites d'extrapolations réalisées sur des bases uniquement génétiques. Une telle démarche (parmi d'autres à imaginer) basée sur l'identification des convergences (regroupements fonctionnels) pourrait permettre un accès plus rapide à des espèces d'intérêt aquacole potentiel (Teletchea et al. 2007).

### • *sur l'approche théorique de l'impact des populations domestiquées sur les populations sauvages*

La plupart des populations d'aquaculture continuent à avoir des liens étroits avec les populations naturelles. Il peut s'agir de prélèvement de juvéniles ou de reproducteurs dans le milieu naturel pour alimenter les élevages où, à l'inverse, d'introductions volontaires (repeuplements) ou fortuits (échappement des enceintes d'élevage). Un cas intermédiaire est le relâcher délibéré d'animaux que les aquaculteurs jugent « peu performants » et ne souhaitent pas conserver en élevage. Pour ne donner qu'un exemple, le gouvernement norvégien publie dans ses statistiques officielles le nombre de saumons échappés chaque année des élevages (voir [www.ssb.no/en/fiskeoppdrett](http://www.ssb.no/en/fiskeoppdrett)). En 2004, ce nombre s'est élevé à 348 600, alors que la biomasse en cage était de 356 000 tonnes, soit environ 200 millions d'individus. Le taux d'échappement serait donc très inférieur à 1%, mais l'effectif de cette population échappée serait supérieur à celui du total des adultes sauvages rentrant dans les rivières de ce pays, estimé à environ 200 000 individus, d'où de forts impacts possibles sur ces populations naturelles.

Cette situation, assez originale par rapport à la plupart des élevages terrestres, oblige donc à s'interroger sur les conséquences éventuelles de ces introductions. Plusieurs types d'impacts peuvent être envisagés (Chevassus-au-Louis et Lazard, 2009) :

1. démographiques, lorsque ces échanges peuvent avoir des conséquences notables sur l'abondance des populations naturelles. Outre le cas évident des prélèvements, il peut s'agir, pour des individus échappés ou relâchés, de compétition - favorable aux animaux d'aquaculture, par exemple du fait d'une taille plus élevée - pour une ressource limitante (territoire, alimentation, accès aux femelles pour la reproduction...), aboutissant à un « déplacement » des populations naturelles. Ce phénomène peut d'ailleurs advenir, lorsque les relâchers sont importants, sans que ceux-ci aient un avantage particulier, par simple effet de « dilution » ;
2. sanitaires, lorsque les animaux d'aquaculture sont porteurs d'agents pathogènes s'étant multipliés en élevage et transmissibles aux populations naturelles ;
3. génétiques, lorsque les animaux introduits sont porteurs d'un patrimoine génétique dont l'introgession totale ou partielle dans les populations naturelles peut affecter, à plus ou moins long terme, leur valeur sélective. On peut considérer qu'il s'agit dans ce cas d'un impact démographique « différé ».

Cette typologie des impacts est à croiser avec une autre, basée sur le degré de similitude génétique entre les populations d'élevage et les populations naturelles et sur les possibilités de reproduction croisée entre ces deux ensembles. On peut là aussi distinguer trois niveaux dans ce continuum :

- des populations fertiles et génétiquement peu différenciées par rapport aux populations naturelles (y compris des populations sexuellement inversées par voie hormonale) ;
- des populations ayant un génotype nettement différent des populations naturelles, mais dont les individus peuvent néanmoins s'intégrer dans le pool de reproducteurs de ces populations. Cette catégorie regroupe à la fois des populations d'aquaculture issues d'autres populations naturelles, des populations dont la différenciation est due à un programme d'amélioration génétique ou à diverses modifications du système de reproduction (hybrides interspécifiques fertiles, polyploïdes, animaux transgéniques...) ou des espèces proches et interfécondes. Il convient de distinguer dans ce vaste ensemble deux extrêmes : le cas de croisements avec les populations naturelles donnant des individus parfaitement viables et fertiles et, à l'inverse, le cas de croisements aboutissant à des produits inviablés ou viables et stériles, avec tous les intermédiaires possibles en termes de réduction de viabilité ou de fertilité.
- des populations non susceptibles de participer à la reproduction des populations naturelles : espèces éloignées, animaux totalement stériles.

Le croisement de ces deux typologies permet de préciser les différents risques à considérer (cf. tableau 3) : les impacts possibles de populations peu différenciées sont principalement sanitaires, ceux de populations sexuellement incompatibles démographiques et sanitaires, ceux enfin de populations différenciées mais sexuellement compatibles pouvant être multiples. La littérature sur les espèces aquatiques est riche de considérations théoriques ou d'observations empiriques permettant d'illustrer ces différentes situations qu'il serait trop long de présenter ici. Nous soulignerons par contre que, une fois admise l'éventualité de tels impacts, la capacité de les évaluer et surtout de les quantifier a priori dans une situation concrète donnée nous semble limitée, alors que cette expertise deviendra de plus en plus nécessaire pour le développement de l'aquaculture. Le protocole de Carthagène (2000) sur les mouvements transfrontières d'OGM illustre bien cet impératif et de récents débats autour des impacts

éventuels d'huîtres tétraploïdes ou de la réintroduction en Afrique de tilapias sélectionnés en Asie pour la croissance soulignent également la nécessité de renforcer les recherches et la capacité d'expertise dans ce domaine.

<b>Différenciation</b>	<b>Génétiquement proches et inter fertiles</b>	<b>Génétiquement différenciées mais sexuellement « compatibles »</b>	<b>Non inter fertiles</b>
<b>Impacts</b>			
<b>Démographiques</b>	<i>Faibles sauf si flux importants et récurrents</i>		<i>Potentiellement forts si espèce invasive</i>
<b>Sanitaires</b>	<i>Potentiellement importants</i>		
<b>Génétiques</b>	<i>Néant sauf animaux sexuellement inversés avec flux importants (perturbation du sexe ratio de la population)</i>	<i>Variables et mal documentés ; en théorie, potentiellement forts dans certains cas</i>	<i>Néant</i>

**Tableau 3. Typologie des différents impacts possibles des populations d'aquaculture sur les populations naturelles** (Chevassus-au-Louis et Lazard, 2009)

• **sur l'évaluation des impacts des introductions d'espèces exotiques**

Les études (il n'y a pas véritablement de recherche menée dans ce domaine, sauf ponctuellement) réalisées sur les impacts liés aux introductions d'espèces aquatiques (principalement poissons) sont aussi nombreuses qu'imprécises et souvent très subjectives. Elles abordent en général les impacts environnementaux (écologiques, biodiversité), sanitaires, génétiques, socio-économiques et commerciaux, etc. sur la base d'une estimation « coût-bénéfice » partiellement argumentée, plus qualitative que quantitative.

Le tableau 1 est à cette image. Il indique que la plupart des introductions d'espèces était sans effet écologique constaté et que les impacts socio-économiques étaient plus fréquemment bénéfiques. En outre, on a vu qu'il y avait un nombre nettement supérieur d'effets socio-économiques bénéfiques que d'effets écologiques négatifs.

Une réflexion globale sur la façon d'améliorer ces diagnostics mériterait d'être conduite de façon à pouvoir guider les responsables nationaux et internationaux de la gouvernance dans le domaine de la gestion de la biodiversité des organismes aquatiques. Ils ne disposent aujourd'hui que des codes de conduite pour une aquaculture responsable de la FAO, documents qui demeurent très généraux. Les pays du nord adoptent en général, quant à eux, le principe de précaution.

**Conclusion**

La valorisation de la biodiversité des organismes aquatiques en vue d'augmenter la productivité du milieu naturel (pêche) ou d'élevage (aquaculture) prend diverses formes et se traduit par des impacts variés. L'introduction d'espèces exotiques a joué un rôle très important dans ces processus au sein des milieux lacustres notamment pour ce qui concerne la pêche et dans les eaux continentales (douces et saumâtres) pour ce qui concerne l'aquaculture. Si, globalement, on considère que l'impact des introductions d'espèces allochtones réalisées pour la plupart d'entre elles durant la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle (Welcomme, 1988), particulièrement à des fins aquacoles, s'est révélé nettement bénéfique, le contexte social, sociétal et politique actuel se révèle profondément réticent à la poursuite de telles pratiques.

C'est ainsi que, parallèlement à ces introductions, se sont mis en place des programmes de recherche visant à domestiquer des espèces autochtones pour servir de base à l'émergence de nouvelles filières d'élevage et que l'on dénombre aujourd'hui 250 espèces aquatiques, végétales et animales, faisant l'objet d'activités aquacoles. La domestication de nouvelles espèces s'opère encore très largement en utilisant des approches empiriques tant au niveau du criblage et de la sélection des espèces cibles que dans les diverses étapes devant conduire à la maîtrise de leur élevage. De nouvelles approches basées sur l'identification des convergences (regroupements fonctionnels) pourraient permettre un accès plus rapide à des espèces d'intérêt aquacole potentiel. Ces méthodes peuvent s'appuyer, entre autres, sur les apports récents de la génétique moléculaire, de la génomique ainsi que de la bio-informatique. La domestication et l'élevage dans leur aire d'origine d'espèces d'intérêt aquacole a démontré récemment qu'elle ne constituait pas la panacée. Les individus mis en élevage ont montré qu'ils pouvaient avoir sur ceux constituant les populations sauvages des impacts d'ordre démographique, sanitaire, génétique.

Les diverses perspectives disponibles sur la production et la consommation de ressources aquatiques vivantes font état, à l'horizon 2050, d'un déficit de production de 150 millions de tonnes qui devra être couvert par l'aquaculture si l'on admet une stagnation irréversible des captures issues de la pêche. Un tel défi imposera d'avoir recours à toutes les approches disponibles (et qui seront développées à l'avenir) soucieuses de l'intégrité de la biodiversité et des écosystèmes aquatiques ainsi qu'à tous les systèmes d'élevage répondant aux exigences de la durabilité.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Bäck, S.B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshw. Biol.* 33, 291-298.
- Barel, C.D.N., Dorit, R., Greenwood, P.H., Fryer, G., Hughes, N., Jackson, P.B.N., Kawanabe, H., Lowe-McConnell, R.H. *et al.* 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature* 315, 19-20.
- Bondad-Reantaso, M.G. 2004. Trans-boundary aquatic animal diseases: focus on Koi herpes virus (KHV). *Aquaculture Asia*, IX, 24-28.
- Cacot, P., Lazard, J. 2009. La domestication des poissons du Mékong : les enjeux et le potentiel aquacole. *Cahiers Agricultures* 18(2-3), 125-135
- Chen, H.D. 1989. Impact of aquaculture on the ecosystem of Donghu Lake, Wuhan. *Acta Hydrobiol. Sin.* 13, 359-368. (In Chinese).
- Chevassus-au-Louis, B., Lazard, J. 2009. Perspectives pour la recherche biotechnique en pisciculture. *Cahiers Agricultures*, 18(2-3), 91-96.
- Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D. 2001. Anthropogenic environmental change and emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Trop.* 78, 103-116.
- De Silva, S.S., Subasinghe, R.P., Bartley, D.M., Lowther, A. 2004. Tilapias as Alien Aquatics in the Asia-Pacific: A Review. *FAO Fisheries Technical Paper* 453. FAO, Rome, 65 pp.
- De Silva, S.S., Nguyen T.T.T., Turchini, G.M., Amarasinghe, U.S., Abery, N.W. 2009. Alien Species in Aquaculture and Biodiversity: A Paradox in Food Production. *Ambio* 38(1), 24-28.
- Edgerton, B.E., Henttonen, P., Jussila, J., Mannonen, A., Paasonen, P., Taugbøl, T., Edsman, L., Souty-Grosset, C. 2004. Understanding the cause of disease in European freshwater crayfish. *Conserv. Biol.* 18, 1466-1474.
- Eknath, A.E., Acosta, B.O. 1998. Genetic Improvement of Farmed Tilapias (GIFT). Project Final Report. ICLARM, Makati (Philippines).

- Kamonrat, W. 1996. Spatial genetic structure of Thai Silver Barb *Puntius gonionotus* (Bleeker) population in Thailand. PhD thesis. Halifax (Canada) : Dalhousie University.
- FAO. 2010. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome : FAO.
- FAO. 2012. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome : FAO.
- FAO/DIAS (Database on Introductions of Aquatic Species) : <http://www.fao.org/fishery/topic/14786>
- FishBase (10/2007). Froese, R., Pauly, D. (eds). World wide web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)
- Lazard, J. 2007. Aquaculture et espèces introduites : exemple de la domestication *ex situ* des tilapias. Cahiers Agricultures 16(2), 123-124
- Lazard, J., Tollens, E. 2005. Monitoring mission of CGIAR projects co-funded by the European Commission in 2003. Asia and Mediterranean Region. WorldFish Center, Penang, Malaysia. Genetic enhancement and breeding (tilapia and carp). Bruxelles (Belgique) : Commission Européenne.
- Lazard, J., Lévêque, C. 2009. Introductions et transferts d'espèces de poissons d'eau douce. Cahiers Agricultures 18(2-3), 157-163.
- Moyle, P.B., Leidy, R.A. 1992. Loss of biodiversity in aquatic ecosystems; evidence from fish faunas. In: Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation. Fielder P.L., Jain S.K. (eds). Chapman and Hall, London, pp. 129-161.
- Na-Nakorn, U. 2004. A perspective of breeding and genetics of walking catfish in Thailand. Aquaculture Asia IX, 23-28.
- Na-Nakorn, U., Kamonrat, W., Ngamsiri, T. 2004. Genetic diversity of walking catfish, *Clarias macrocephalus*, in Thailand and evidence of genetic introgression from introduced farmed *C. gariepinus*. Aquaculture 240, 145-163.
- National Research Council. 2001. Understanding Marine Biodiversity: A Research Agenda for the Nation. National Academy Press, Washington, DC, 121 pp.
- Phillips, M.J. 2002. Fresh water aquaculture in the Lower Mekong Basin. Phnom Penh (Cambodge) : Mekong River Commission, MRC Technical Paper 7.
- Rahman, M.A., Bhadra, A., Begum, N., Islam, M.S., Hussain, M.F. 1995. Production of hybrid vigour cross breeding between *Clarias batrachus* Lin. & *Clarias gariepinus* Bur. Aquaculture 138, 125-130.
- Reynolds, J.D. 1988. Crayfish extinction and crayfish plague in Central Ireland. Biol. Conserv. 45, 279-285.
- Ricciardi, A., Cohen, J. 2007. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. Biol. Invasions 9, 309-315.
- Senanan, W., Kapuscinski, A.R., Na-Nakorn, U., Miller, L. 2004. Genetic impacts of hybrid catfish farming (*Clarias macrocephalus* x *C. gariepinus*) on native catfish populations in central Thailand. Aquaculture 235, 167-184.
- Sodhi, N.S., Koh, L.P., Brook, B.W., Ng, P.K.L. 2004. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster. Trends Ecol. Environ. 19, 654-660.
- Teletchea, F., Fostier, A., Kamler, E., et al. 2007. Comparative analysis of reproductive strategies of European freshwater fishes: applications to the domestication of new species in aquaculture. 8th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, June 3-8, Saint-Malo, France.
- Tacon, A.G.J., Metian, M., Turchini, G.M., De Silva, S.S. 2010. Responsible Aquaculture and Trophic Level Implications to Global Fish Supply. Reviews in Fisheries Science 18(1), 94-105. DOI: 10.1080/10641260903325680
- Welcomme, R. 1988. International introductions of inland aquatic species. Rome (Italie) : FAO (Fish Tech Pap 294).