



HAL
open science

**Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la
morphologie, la croissance et l'efficacité métabolique des
larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune
*Cyprinus carpio***

Awatef Trabelsi Trabelsi-Zouari

► **To cite this version:**

Awatef Trabelsi Trabelsi-Zouari. Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie, la croissance et l'efficacité métabolique des larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune *Cyprinus carpio*. Sciences agricoles. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2011. Français. NNT : 2011NAN10128 . tel-01746284

HAL Id: tel-01746284

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01746284>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

➤ Contact SCD Nancy 1 : theses.sciences@scd.uhp-nancy.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



THESE

Présentée à la Faculté des Sciences de Sfax
Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE SFAX
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ**

Discipline :
Sciences biologiques (Tunisie)
Sciences Agronomiques (France)

Présentée et soutenue publiquement par

Awatef TRABELSI-ZOUARI

Le 26 Octobre 2011

*Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie, la croissance et l'efficacité métabolique des larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune *Cyprinus carpio*.*

Président : M. Abderrahmen BOUAIN : Pr. Faculté des Sciences de Sfax (Tunisie)
Rapporteurs : M. Othman JARBOUI : Directeur de recherche INSTM Sfax (Tunisie)
: Mme. Ewa KAMLER : Pr. Inland Fisheries Institute (Pologne)
Examineur : M. Jean Noël GARDEUR : MCF. Nancy Université (France)
Directeur de thèse : M. Pascal FONTAINE : Pr. Nancy Université (France)
Co-directeurs de thèse : M. Habib AYADI : Pr. Faculté des Sciences de Sfax (Tunisie)
: M. Jean BRUN-BELLUT : Pr. Nancy Université (France)

Ecole doctorale Sciences Fondamentales (Tunisie)

Ecole doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement (France)

DEDICACE

A la mémoire des martyrs de la révolution tunisienne

A tout le peuple Tunisien

A mes parents

A mon mari

A mes beaux parents

A mon petit cœur : Mahmoud

REMERCIEMENTS

Cette étude a été menée dans le cadre d'une première coopération entre la Faculté des Sciences de Sfax et l'Université Henri Poincaré Nancy-1.

Au terme de ce travail, je tiens à remercier chaleureusement Monsieur Habib AYADI, Professeur à la Faculté des Sciences de Sfax pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse au sein de l'équipe « Domestication et Aquaculture Continentale ». Je lui suis reconnaissante des perspectives qu'il m'a offertes.

J'exprime toute ma gratitude à Monsieur Pascal FONTAINE, Professeur à l'Université Henri Poincaré et responsable de l'équipe DAC, et M. Jean Brun-Bellut, Professeur à l'Université Henri Poincaré pour leur encadrement, la confiance dont ils ont fait preuve à mon égard et les moyens qu'ils ont mis à ma disposition tout au long de cette thèse.

Pour l'honneur qu'ils m'ont fait d'assurer la lecture et l'évaluation de ce travail, je voudrais remercier les rapporteurs de cette thèse M. Othman Jarboui, directeur de recherche à l'INSTM-centre de Sfax et Mme. Ewa Kamler, professeur à l'Institut des Pêches Continentales en Pologne. Merci également aux autres membres du jury qui ont accepté de juger ce travail : M. Abderrahmen Bouain, Professeur à la faculté des sciences de Sfax et M. Jean Noël Gardeur, Maître de Conférences à l'Université Henri Poincaré.

Mes remerciements s'adressent particulièrement à Monsieur Jean Noël GARDEUR, pour son aide dans la mise au point des modèles d'analyse et dans la réalisation des traitements statistiques. Sa compétence, sa rigueur et son perfectionnisme m'ont été d'un grand secours et à Madame Ewa Kamler pour son aide précieuse et ses encouragements.

Je remercie vivement Monsieur Andrzej Jaworski pour son aide à la réalisation des modèles mathématiques pour la partie bio-énergétique.

Je ne saurais oublier tous les collègues de l'équipe DAC : Fabrice TELETCHEA, Bérénice SHERLINGUER, Marielle THOMAS, Sylvain MILA et les techniciens : Alain VIRTIG et Yannick LEDORE.

A nos partenaires pour la fourniture du matériel biologique : le Domaine de Lindre et plus spécialement Messieurs Julien Peiriz et Dominique Bouchet, et le GFA du Kuhweg et plus spécialement Monsieur Dominique Nippert.

Je remercie l'ensemble du personnel de l'Unité de Recherches Animal, Fonctionnalités des Produits Animaux,

J'associe à ces remerciements l'ensemble du personnel du Muséum-Aquarium de Nancy pour leur hospitalité et leur gentillesse lors de ma présence à l'Aquarium.

A tous mes amis et particulièrement Malika GUENDOZ, Marie Dorothée CASTETS et Imen BEN AMMAR, Je ne trouve mieux de décrire ma reconnaissance qu'un mot simple à dire mais dont le sens dépasse tout commentaire : Merci

Awatef

Résumé

Se basant sur l'analyse de 11 et 8 traits morphométriques caractérisant le corps et le sac vitellin respectivement chez le brochet et la carpe commune, on a pu montrer un effet significatif du moment d'éclosion, variable selon l'espèce. Chez le brochet, les larves à éclosion précoce sont de plus petite taille à l'éclosion et possèdent un plus fort taux de croissance par comparaison aux larves qui éclosent plus tardivement. Chez la carpe commune, la morphométrie à l'éclosion est plus homogène mais le taux de croissance était meilleur chez les larves à éclosion tardive par comparaison aux larves qui ont éclos plus tôt. Ces effets diffèrent selon la stratégie de reproduction de l'espèce et pourraient être liés aux conditions environnementales et trophiques rencontrées pendant la saison de ponte.

A l'éclosion, le corps des larves de brochet qui éclosent en premier (ME1) est plus petit (longueur totale: 8,1 mm ME1 vs 9,5mm ME3 ; $p < 0,05$), les tissus sont moins abondants (poids sec 0,25 mg ind⁻¹ ME1 vs 0,32 mg ind⁻¹ ME3 ; $p < 0,05$) moins énergétiques (5,98 J. ind⁻¹ ME1 vs 8,46 J. ind⁻¹ ME3 ; $p < 0,05$) et contiennent moins de protéines (0,17 mg ind⁻¹ ME1 vs 0,22 mg ind⁻¹ ME3; $p < 0,05$) alors que leur sac vitellin est plus important (poids sec 1,44 mg ind⁻¹ ME1 vs 1,33 mg ind⁻¹ ME3 ; $p < 0,05$), plus énergétique (38,55 J. ind⁻¹ ME1 vs 36,29 J. ind⁻¹ ME3 ; $p < 0,05$) et contient plus de protéines (0,98 mg ind⁻¹ ME1 vs 0,90 mg ind⁻¹ ME3; $p < 0,05$) par comparaison aux larves qui éclosent à la fin de la période d'éclosion (ME3).

Mots clés: brochet, carpe, moment d'éclosion, morphologie, croissance, efficience métabolique.

Table de matière

Introduction-----	12
Problématique scientifique -----	15
1. Chapitre 1 : Synthèse bibliographique-----	17
1.1. Larve : définitions, caractéristiques et développement-----	18
1.1.1. Définitions-----	18
1.1.1.1. Qu'est ce qu'une larve ?-----	18
1.1.1.2. A quoi correspond l'éclosion ?-----	21
1.1.2. Caractéristiques des larves -----	25
1.1.2.1. Morphologie du corps et du sac vitellin-----	25
1.1.2.2. Ontogenèse, croissance, alimentation, digestion, osmorégulation -----	26
1.1.2.2.1. Ontogenèse-----	27
1.1.2.2.1.1. La théorie de l'ontogenèse graduelle -----	27
1.1.2.2.1.2. La théorie de l'ontogenèse saltatoire -----	27
1.1.2.2.2. Croissance -----	30
1.1.2.2.3. Alimentation -----	32
1.1.2.2.4. Digestion-----	32
1.1.2.2.5. Osmorégulation-----	33
1.1.2.3. Comportement : nage, dispersion, cannibalisme-----	34
1.1.2.3.1. Nage-----	34
1.1.2.3.2. Dispersion -----	34
1.1.2.3.3. Cannibalisme-----	35
1.1.2.4. Métabolisme larvaire : approche énergétique -----	36
1.1.2.4.1. Absorption du vitellus -----	37
1.1.2.4.2. Croissance corporelle-----	39
1.1.2.4.3. Le métabolisme énergétique -----	40
1.1.2.5. Anomalies de développement -----	40

1.1.3. Stratégie de reproduction et développement larvaire-----	42
1.1.3.1. Classification de Pianka (1970) -----	42
1.1.3.2. Classification de Winemiller (1992)-----	42
1.1.3.3. Classification de Teletchea et Fontaine (2010) -----	43
1.1.3.4. Relation larve-environnement -----	44
1.1.4. Indicateurs pour l'évaluation de la qualité d'une larve -----	45
1.1.4.1. Indicateurs morphométriques -----	45
1.1.4.2. Indicateurs biochimiques -----	46
1.1.4.3. Indicateurs comportementaux -----	47
1.1.5. Facteurs influençant les performances larvaires -----	47
1.1.5.1. Facteurs antérieurs à la fécondation -----	49
1.1.5.1.1. Niveau 1 : Les géniteurs-----	49
1.1.5.1.1.1. Effet maternel-----	49
1.1.5.1.1.1.1. Age de la femelle-----	49
1.1.5.1.1.1.2. Taille de la femelle-----	50
1.1.5.1.1.1.3. Fécondité -----	50
1.1.5.1.1.2. Effet paternel-----	51
1.1.5.1.1.3. Nutrition des géniteurs-----	51
1.1.5.1.2. Niveau 2 : les gamètes -----	52
1.1.5.1.2.1. Les hormones -----	55
1.1.5.1.2.2. Les ARN messagers-----	56
1.1.5.1.2.3. Le globule huileux -----	56
1.1.5.1.2.4. Le Vitellus-----	56
1.1.5.2. Facteurs postérieurs à la fécondation : phase embryonnaire -----	57
1.1.5.2.1. L'oxygène -----	57
1.1.5.2.2. La salinité-----	58
1.1.5.2.3. Facteurs d'éclairement-----	59

1.1.5.2.4. La température -----	59
1.1.5.3. Facteurs postérieurs à la fécondation : Au moment de l'éclosion -----	60
1.1.5.4. Facteurs postérieurs à l'éclosion -----	61
1.1.5.4.1. Facteurs abiotiques -----	62
1.1.5.4.1.1. La température -----	62
1.1.5.4.1.2. Facteurs d'éclairement -----	62
1.1.5.4.2. Facteurs nutritionnels -----	63
1.1.5.4.3. Densité d'élevage et hétérogénéité de taille -----	63
1.2. Présentation des espèces étudiées -----	64
1.2.1. Le Brochet <i>Esox lucius</i> -----	64
1.2.2. La carpe commune <i>Cyprinus carpio</i> -----	66
Chapitre 2 : Effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves chez le brochet <i>Esox lucius</i> -----	69
2.1. Objectifs -----	70
2.2 Matériels et méthodes -----	71
2.1.1. Matériel biologique -----	71
2.1.2 Suivi de la qualité de l'eau -----	73
2.1.3. Protocole expérimental -----	73
2.1.5. Analyse statistique -----	75
2.2. Résultats -----	77
2.2.1. Relations entre la morphologie des larves à l'éclosion, leur croissance et leur métabolisme pendant la phase d'alimentation endogène (expérimentation 1) -----	77
2.2.2. Caractérisation de la morphométrie des larves en fonction du moment d'éclosion	80
2.2.3. Cinétique du développement morphologique et de la croissance durant la phase d'alimentation endogène (expérimentation 2) -----	82
2.3. Discussion -----	87
2.3.1. Caractérisation morphologique des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion -----	87
2.3.2. Différences de croissance en fonction du moment d'éclosion -----	89

Chapitre 3 : Effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves chez la carpe commune <i>Cyprinus carpio</i> -----	92
3.1 Objectifs -----	93
3.2. Matériel et Méthodes-----	94
3.2.1. Matériel biologique-----	94
3.2.2. Protocole expérimental -----	94
3.2.3 Traitement statistique-----	96
3.3. Résultats -----	96
3.3.1. Relations entre la morphologie des larves à l'éclosion, leur croissance et leur métabolisme pendant la phase d'alimentation endogène (expérience 1)-----	96
3.3.3. Cinétique du développement morphologique et de la croissance durant la phase d'alimentation endogène (expérience 2)-----	99
3.4. Discussion -----	102
3.4.1. Caractérisation morphologique des larves de carpe commune en fonction du moment d'éclosion-----	102
3.4.2. Différences de croissance en fonction du moment d'éclosion -----	103
3. 5. Comparaison de l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie et les performances larvaires entre le brochet et la carpe commune-----	104
3.5.1. Objectifs -----	104
3.5.2. Matériels et Méthodes-----	105
3.5.3. Résultats -----	106
3.5.3.1. Analyse en composantes principales -----	106
3.5.4 Discussion -----	108
Chapitre 4 : Réponse bioénergétique des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion -----	110
4.1. Objectifs -----	111
4.2. Matériel et Méthodes-----	111
4.2.1. Préparation des échantillons -----	111
4.2.2. Analyse élémentaire-----	113

4.1.3. Traitement statistique -----	114
4.3. Résultats -----	116
4.3.1. Composition biochimique relative du vitellus, des tissus et de la larve entière de brochet : effets femelle, moment d'éclosion, âge et leurs interactions -----	116
4.3.1.1. Taux de cendres (% PS) -----	117
4.3.1.2 Taux de protéines -----	117
4.3.1.3. Valeur calorique (J mg ⁻¹ PS)-----	117
4.3.2. Composition biochimique en masse du vitellus, des tissus et de la larve entière chez le brochet : effets femelle, moment d'éclosion, âge et leurs interactions-----	118
4.3.2.1. Poids sec -----	119
4.3.2.2. Cendres -----	121
4.3.2.3. Protéines -----	122
4.3.2.4. Valeur énergétique -----	123
4.3.3. Approche analytique du modèle de Gompertz -----	125
4.3.3.1. Effet du moment d'éclosion sur TMT, le poids sec et la valeur énergétique des tissus au TMT chez les larves de brochet -----	126
4.3.3.2. Effet moment d'éclosion sur l'efficacité cumulative de conversion du vitellus en tissus K1 -----	127
4.4. Discussion -----	128
4.4.1. Différence biochimique et énergétique à l'éclosion des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion -----	128
4.4.2. Evolution de la composition biochimique chez les larves de brochet en fonction du moment d'éclosion-----	129
4.4.3. Efficacité d'utilisation du vitellus -----	130
Chapitre 5 : Discussion générale -----	132
5.1. Relations entre les paramètres morphométriques des larves en fonction des espèces	133
5. 2. Eclosion et ontogénie de développement-----	134
5.3. Morphologie initiale des larves en fonction du moment d'éclosion -----	136
5.4. Croissance larvaire et moment d'éclosion -----	138

Bibliographie	143
Liste des figures	164
Liste des tableaux	169

Introduction

Le secteur de l'aquaculture a connu un développement et une expansion sans précédent ces dernières décennies. Les dernières statistiques de la FAO (2010) ont enregistré une production qui a atteint 52,5 millions de tonnes en 2008 soit une augmentation de 25% en 10 ans. La pisciculture constitue 54,7% de cette production dont 60% (28,8 millions de tonnes en 2008) proviennent des poissons d'eau douce. Actuellement, l'aquaculture se généralise sur tous les continents, elle intéresse de nouvelles régions tout en s'intensifiant et en diversifiant l'éventail des espèces proposées. Les carpes prédominent les productions avec une contribution de 71%, viennent ensuite les espèces diadromes comme le saumon atlantique *Salmo salar* (44%), chano *Chanos chanos* (20,4%), le saumon de fontaine [*Salvelinus fontinalis*](#) (17,4%) et l'anguille *Anguilla anguilla* (7,9%) (FAO, 2010).

L'élevage des poissons carnassiers tels que le brochet, la perche et le sandre paraît avoir des perspectives prometteuses du fait de leur haute valeur gastronomique et de la forte demande des marchés. Ces espèces constituent en polyculture d'étangs la principale valeur marchande de la production (consommation et marché de repeuplement pour l'activité de pêche de loisir), d'où l'intérêt de maîtriser leur cycle de production en aquaculture (domestication).

Jusqu'aujourd'hui, la domestication et la mise en place de la production d'une nouvelle espèce sont souvent basées sur des approches empiriques. Un enjeu majeur lors de la domestication d'une nouvelle espèce réside dans le développement d'une approche générique basée sur l'analyse des stratégies de vie des espèces afin de favoriser l'extrapolation des connaissances d'une espèce à une autre. Cette approche doit contribuer à l'optimisation des performances de croissance larvaire (Fontaine et Le Bail, 2004) et cibler les points de blocage rencontrés par les éleveurs. Parmi ceux-ci figure la régulation de la forte hétérogénéité de croissance et du cannibalisme, problèmes récurrents dans les éclosiers-nurseries. Ces problèmes ont des répercussions néfastes sur les performances des systèmes de production notamment une faible survie résultant de l'émergence du cannibalisme, une gestion difficile de l'alimentation et un besoin élevé en main d'œuvre pour réaliser des tris. Cette hétérogénéité découle de facteurs liés aux géniteurs (génétiques et non génétiques), environnementaux (principalement la température et l'oxygène) ou populationnels (moments de ponte et d'éclosion).

Pour une même ponte incubée dans les mêmes conditions, les éclosions peuvent s'étaler sur plusieurs jours et ainsi conduire à l'éclosion de larves présentant des différences de taille (Methven et Brown, 1991 ; Geffen, 2002 ; Porter et Bailey, 2007 ; Steinfeldt *et al.*, 2011). La signification écologique de cette variabilité est supposée être une stratégie de « minimisation du risque » (*Bet hedging strategy*), afin d'assurer qu'au moins certaines larves soient capables de survivre dans des environnements variables. Les géniteurs modulent leur effort de reproduction permettant ainsi de produire aussi bien des larves avancées dans le développement et capables de se nourrir peu après l'éclosion et d'autres moins développées mais possédant beaucoup de réserves endogènes leur permettant de survivre jusqu'à ce que les conditions trophiques deviennent favorables (Ware, 1975 ; Pepin *et al.*, 1997 ; While et Wapstra, 2008).

Cette hétérogénéité initiale de taille est selon Geffen (2002) due aux différents stades de développement auxquels l'éclosion a eu lieu. En effet, l'état actuel des connaissances confirme qu'entre espèces et au sein d'une même espèce, l'éclosion ne constitue pas un moment clé dans l'ontogénie des poissons parce qu'elle n'est pas définie à un stade de développement fixe (Hamor et Garside, 1979 ; Heming, 1982 ; Peñáz, 1983 ; Eckmann, 1987) et n'est pas associée à des changements morphologiques et physiologiques quantitativement importants (Peñáz, 1983). Au niveau intraspécifique, le processus d'éclosion est influencé par beaucoup de facteurs environnementaux, en particulier la température et la teneur en oxygène dissous (Silver *et al.*, 1963 ; Shumway *et al.*, 1964 ; Laurel *et al.*, 2008) qui peuvent avancer, retarder ou prolonger la période des éclosions (Kamler, 2002).

Dans cette optique, cette étude a porté sur la caractérisation de l'hétérogénéité initiale de la qualité des larves, en considérant d'une part la variabilité au niveau intra-ponte et d'autre part en comparant les données de deux espèces ayant, a priori, des stratégies de reproduction différentes et relevant de deux groupes fonctionnels bien distincts, le brochet *Esox lucius* et la carpe commune *Cyprinus carpio* (Teletchea *et al.*, 2009). Les questions posées étaient les suivantes : Est-ce qu'au sein d'une même espèce ou d'une même ponte les larves présentent les mêmes caractéristiques et les mêmes aptitudes à la croissance ? Si des différences sont observées dans la qualité initiale des larves à l'éclosion, sont-elles conservées et de même nature chez des espèces ayant des stratégies de reproduction différentes ?

Dans le premier chapitre de ce travail, une synthèse bibliographique décrit l'ontogénèse du développement larvaire en lien avec les différentes fonctions biologiques (croissance, nutrition, comportement ...) et les stratégies de reproduction des poissons. A ce niveau, une

partie importante s'intéresse aux indicateurs de qualité des larves et aux facteurs influençant cette qualité.

Le deuxième et le troisième chapitres présentent les résultats des deux expérimentations similaires conduites sur le brochet et la carpe respectivement où l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves provenant d'une même ponte a été étudié. Les cinétiques de croissance des larves écloses à différents moments ont été suivies durant la phase d'alimentation endogène.

Dans le quatrième chapitre, une étude comparative des données obtenues lors des deux premières parties expérimentales a été développée et l'effet des stratégies de reproduction sur l'organisation de la qualité des larves est discuté.

En utilisant uniquement le brochet comme modèle expérimental, le cinquième chapitre présente une étude bioénergétique de la réponse des larves au moment d'éclosion. Dans ce cadre, deux approches complémentaires ont été utilisées afin de décrire la taille et la composition biochimique des tissus et du vitellus chez les larves écloses à différents moments et leur évolution en fonction du temps durant la phase d'alimentation endogène. L'efficacité cumulative de conversion ($K1$) a été calculée à partir des paramètres du modèle de Gompertz utilisé pour décrire les changements ontogéniques

Enfin, un dernier chapitre (chapitre 6) est consacré à la discussion générale et aux principales conclusions de ma recherche doctorale. Les limites du travail réalisé et un élargissement des perspectives fondamentales et appliquées sont aussi présentés.

Problématique scientifique

Les divergences relevées quant à l'appellation de l'individu qui sort de l'œuf découlent des différences de perception des auteurs quant au degré d'importance accordé à l'évènement « éclosion » dans la vie des poissons. Selon Fuiman et Werner (2002), l'éclosion constitue la plus grande transition ontogénique au cours de laquelle l'individu subit le changement environnemental le plus important. Cette transition expose l'organisme à un environnement totalement nouveau avec le développement d'une activité locomotrice et l'augmentation de son activité métabolique (Kamler et Kato, 1983 ; Kamler, 1992 ; Kamler *et al.*, 1995). Cependant, Penaz (1983) considère l'éclosion comme un processus insignifiant car elle ne se produit pas à un stade de développement fixe. En effet, Yamagami (1988) évoque l'absence de corrélation entre l'éclosion et le stade de développement et reporte que les différences de taille observées entre les larves au moment de l'éclosion sont dues aux différents stades de développement auxquels l'éclosion a eu lieu.

Au sein d'une même ponte incubée dans les mêmes conditions, l'éclosion peut durer plusieurs jours et les larves éclosent à différentes tailles. La variabilité de la taille initiale des larves en fonction du moment d'éclosion est peu étudiée. Jusqu'à ce jour, les études qui se sont penchées sur ce sujet ont montré l'existence d'une corrélation positive (cas du hareng par Geffen, 2002 ; du sandre par Steinfeldt *et al.*, 2010 et du colin d'Alaska par Porter et Bailey, 2007) ou négative (cas de la capucette par Bengtson *et al.*, 1987) entre la taille initiale des larves et le moment d'éclosion. Toutefois, aucune corrélation entre le moment d'éclosion et la taille initiale des larves n'a été montrée chez certaines pontes de capucette de l'Atlantique Bengtson *et al.*, 1987, chez l'esturgeon du Danube par Nathanailides *et al.*, 2002 et le brochet (Ivanova et Svirskaya, 2009). A ce jour, les données existantes sur le sujet montrent une grande diversité des réponses biologiques. Ecologiquement, l'éclosion asynchrone constitue une stratégie évolutive chez les poissons comme un moyen de « minimisation du risque » contre les variations dynamiques de l'environnement (Pépin *et al.*, 1997 ; While et Wapstra, 2008).

Bien que bénéfique d'un point de vue écologique, l'hétérogénéité de taille et de croissance constitue actuellement un problème majeur en larviculture à cause des pertes considérables qu'elle engendre en écloserie-nurserie, notamment lors de la domestication de nouvelles espèces (Campéas, 2008). Une meilleure connaissance du déterminisme de cette hétérogénéité et l'identification d'éventuels liens avec les stratégies de reproduction des

espèces devraient permettre d'apporter des réponses plus génériques pour la régulation de ce phénomène biologique. Cette vision entre pleinement dans la perspective du développement d'une approche générique de la domestication de nouvelles espèces en pisciculture basée sur l'analyse des traits de vie des espèces et la définition de groupes fonctionnels, notamment pour la fonction de reproduction (Fontaine, 2006).

Dans ce cadre global, ma recherche doctorale s'intéressera plus particulièrement à l'hétérogénéité initiale de la qualité des larves en fonction du moment d'éclosion et en considérant deux espèces d'intérêt aquacole ayant des stratégies de reproduction différentes : le brochet du groupe fonctionnel des pondeurs printaniers précoces et la carpe commune du groupe des pondeurs estivaux (Teletchea et *al.*, 2010). La qualité des larves sera appréhendée au travers de critères morphologiques et métaboliques.

Dans cette étude, on essayera de répondre aux questions suivantes

- 1- Est-ce qu'au sein d'une même espèce et d'une même ponte, les larves nouvellement écloses présentent-elles le même stade de développement et les mêmes caractéristiques morphologiques en fonction du moment d'éclosion ?
- 2- Les larves ont-elles des aptitudes à la croissance ou des performances métaboliques différentes en fonction de leur moment d'éclosion ?
- 3- Les différences observées de la qualité initiale des larves à l'éclosion sont-elles conservées et de même nature chez 2 espèces ayant des stratégies de reproduction différentes : le brochet (groupe des pondeurs printaniers précoces) et la carpe (groupe des pondeurs estivaux) ?

1. Chapitre 1 : Synthèse bibliographique

1.1. Larve : définitions, caractéristiques et développement

1.1.1. Définitions

1.1.1.1. Qu'est ce qu'une larve ?

Une larve est définie selon le dictionnaire anglais Collins comme « une forme libre et immature de vie de plusieurs animaux qui se développent vers une forme adulte différente via la métamorphose » (Urho, 2002).

Le début de la période larvaire est depuis longtemps discuté. Une première école considère que la phase larvaire commence à l'éclosion (Korwin-Kossakowski, 2008) alors que l'autre considère qu'elle débute avec la première prise alimentaire exogène (Peñáz, 1983). La principale différence concerne l'individu qui sort de l'œuf, est-ce un embryon ou déjà une larve ? Aucun consensus entre les deux écoles n'a été atteint à ce jour (Rass, 1946 *In Korwin-Kossakowski, 2008* ; Kingsford, 1988 ; Balon, 1999 ; Peñáz, 2001 ; Kamler, 2002 ; Urho, 2002). Ainsi, le nom de l'individu qui sort de l'œuf varie selon les auteurs (Tableau I).

Kingsford (1988) a tenté de standardiser la terminologie utilisée pour les larves de poisson. En se basant sur les travaux de plusieurs auteurs, il a compilé une liste de termes appliqués aux poissons entre l'éclosion et le stade juvénile (Tableau II).

Tableau I. Différentes appellations de l'individu qui sort de l'œuf (modifié d'après Korwin-Kossakowski, 2008).

Appellations	Auteurs
Embryon	Kryzhanovski (1949 <i>In : Korwin-Kossakowski, 2008</i>) ; Vasnečov <i>et al</i> (1957) ; Peñáz (1973) ; Krupka (1988).
Eleutheroembryon	Balon (1975a, b), Luczynski <i>et al.</i> (1988), Kucharczyk <i>et al.</i> (1997), Kujawa <i>et al.</i> (1997).
Embryon libre	Vasnečov (1948), Balon (1990, 1995a, b, 1999, 2002), Gozlan <i>et al.</i> (1999a, b), Pavlov (1999), Mercy <i>et al.</i> (2000), Peñáz (2001), Pinder <i>et al.</i> (2005).
Prélarve	Rass (1946), Vasnečov (1948), Diaz <i>et al.</i> (2002a, b)
Prolarve	Hubbs et Kampa (1946 <i>In : Korwin-Kossakowski, 2008</i>), Neudecker (1976)
Protolarve	Snyder (1976, 1981), Potter et Potter, (1981), Shireman et Smith (1983).
Larve	Witkowski et Kokurewicz (1978), Araujo-Lima (1994), Marty <i>et al.</i> (1995), Kamler <i>et al.</i> (1998), Sanches <i>et al.</i> (1999), Kamiński <i>et al.</i> (2006).
« Fry »	Iwamatsu (2004).

Tableau II. Termes appliqués aux poissons entre l'éclosion et le stade juvénile

Nomination	Auteur
Eleutheroembryon	Balon 1975b

Larve	Mansueti et Hardy 1967, Russel 1976
Larve en préflexion	Ahlstrom <i>et al.</i> , 1976 (<i>In: Korwin-Kossakowski, 2008</i>)
Pré-juvénile	Mansueti et Hardy 1967
Larve post flexion	Ahlstrom <i>et al.</i> 1976 (<i>In: Korwin-Kossakowski, 2008</i>)
Métalarve	Snyder 1981

Par ailleurs, trois types de définitions des larves ont été proposés : une caractérisée par des attributs morphologiques, une deuxième par des aspects écologiques et une troisième combinant les deux premières (Wake et Hall, 1999).

Morphologiquement, la larve est caractérisée par la persistance de certains organes embryonnaires et par le développement d'organes larvaires spécialisés comme la nageoire primitive avec des vaisseaux respiratoires, des branchies externes, des épines et des appendices filamenteux, qui seront remplacés plus tard dans le développement par des organes définitifs ayant la même fonction ou qui disparaissent en perdant leur besoin fonctionnel (Balon, 1971, 1975b). Toutefois, les larves ne présentent pas les organes qui caractérisent l'adulte, incluant les nageoires ventrales, les écailles, les cæca pyloriques (Balon, 1971).

Écologiquement, la larve constitue une forme transitoire qui peuple une niche écologique complètement différente de celle occupée par la forme définitive. Cette forme larvaire possède des organes temporaires et présente une forme de corps différente de celle de l'adulte (Balon, 1984b).

Selon Balon (1986, 1989), les larves représentent des intervalles temporaires insérés dans la séquence de développement dont l'objectif principal est de compléter l'apport nutritionnel nécessaire pour la formation du phénotype définitif. Selon Urho (2002), la principale caractéristique des larves est qu'elles sont adaptées pour l'utilisation de ressources qui ne sont pas normalement utilisées par les adultes.

Dans la suite de la thèse, j'utiliserai le terme embryon pour désigner l'individu se développant dans l'œuf, de la fécondation à l'éclosion et le terme de larve pour désigner l'individu sorti de l'œuf, de l'éclosion jusqu'à la résorption complète du sac vitellin.

1.1.1.2. A quoi correspond l'éclosion ?

Selon plusieurs auteurs, l'éclosion est le changement environnemental le plus important que supporte un poisson durant l'ontogénèse. C'est aussi la plus grande transition ontogénique (Fuiman et Werner, 2002) : elle expose l'organisme à un environnement totalement nouveau avec une activité locomotrice et une augmentation de l'activité métabolique (Kamler et Kato, 1983 ; Kamler, 1992 ; Kamler *et al.*, 1995).

Physiologiquement, la sortie de l'œuf se produit par une rupture des enveloppes avec libération d'une larve (Tableau I) ou d'un alevin (Bruslé et Quignard, 2001). Cette sortie suppose une destruction des enveloppes de l'œuf par la lyse de la *zona radiata* interne (Fig 1) due à une sécrétion d'une enzyme protéolytique : la chorionase qui est produite par des cellules glandulaires appelées glandes de l'éclosion de l'embryon (Fig 2). Celles-ci apparaissent peu de temps avant l'éclosion et disparaissent rapidement d'après Kunz (2004). Elles sont situées dans la région céphalique de l'embryon mais aussi sur d'autres parties du corps, l'épiderme du sac vitellin et le tégument de la région branchiale. La rupture mécanique de la « *zona radiata* » externe est due aux mouvements très actifs de l'embryon en fin de période d'incubation.

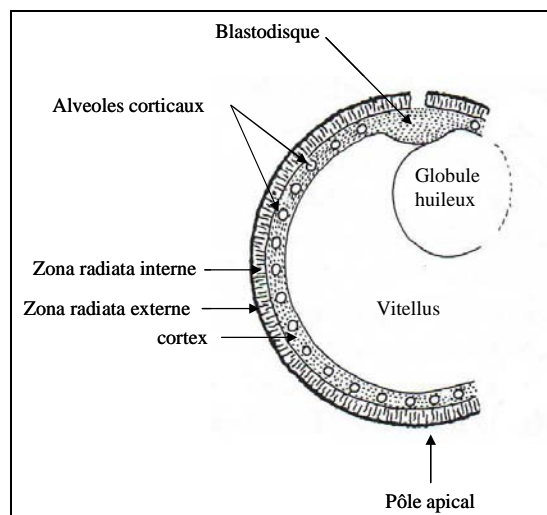


Figure 1 : Schéma de la structure d'un ovocyte de poisson (Kunz, 2004).

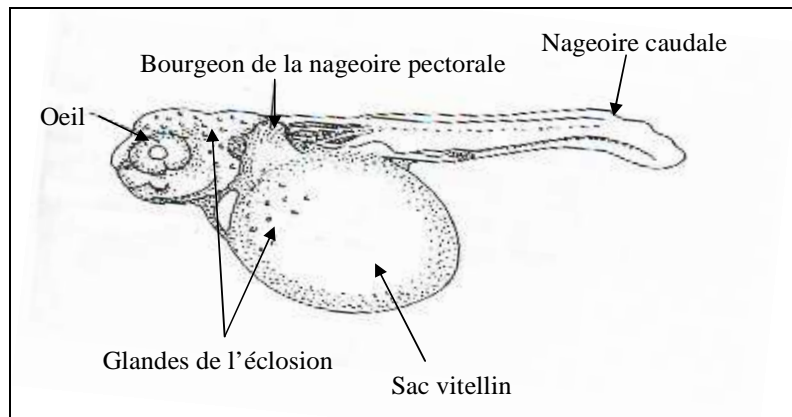


Figure 2 : Distribution des glandes de l'éclosion chez les larves de tilapia du Mozambique *Oreochromis mossambicus* (Kunz, 2004).

L'éclosion peut avoir lieu à des stades embryonnaires très différents en fonction des conditions abiotiques auxquelles sont soumis les œufs, comme la température, la concentration en oxygène dissous ou la composition physico-chimique de l'eau (Cerny, 1977 ; Hamor et Garside, 1979 ; Heming, 1982 ; Peñáz, 1983 ; Eckmann, 1987). Ces constats ont été réalisés en conditions contrôlées et en milieux naturels où des larves « prématurées » éclosent à des stades de développement précoces et sont plus vulnérables aux prédateurs comparées aux autres larves écloses à un stade de développement plus avancé. Ainsi, sous des conditions naturelles de température, de photopériode ... propres à chaque espèce, l'éclosion se produit lorsque l'embryon atteint une taille à laquelle sa demande en oxygène ne peut plus être assurée par la simple diffusion trans-membranaire ou le fluide péri-vitellin (Fuiman et Werner, 2002). Un faible taux d'oxygène dissous dans l'eau et dans l'espace péri-vitellin entraîne l'augmentation de la sécrétion de chorionase qui, elle, accélère l'éclosion (Rothbard, 1981 ; Shireman et Smith, 1983). Le déficit en oxygène est en effet le principal facteur qui stimule la sécrétion de la chorionase, comme si l'embryon voulait échapper aux limitations des échanges gazeux imposées par les enveloppes de l'œuf. Par exemple, une hypoxie (3 ppm O₂ chez le corégone lavaret *Coregonus lavaretus* et 2.1 ppm chez le corégone blanc *C. albula*) induit une éclosion précoce. La sensibilité des embryons à un déficit d'oxygène est accentuée par des températures croissantes qui diminuent la solubilité de l'oxygène (Czerkies et al., 2001). Griem et Martin (2000) ont décrit le cas original d'un Athérinopsidé (*Leuresthes tenuis*) qui dépose ses œufs dans le sable des plages pendant la marée haute ; c'est l'agitation mécanique de l'eau créée par les vagues lors des grandes marées qui provoque leur éclosion rapide en quelques minutes. Ainsi, l'éclosion de ces œufs « terrestres » n'est pas liée à un

stade final du développement embryonnaire, mais est dépendante des rythmes lunaires (nouvelle lune et pleine lune).

Etant donné que l'éclosion dépend de facteurs externes et qu'elle n'est pas associée à des changements qualitatifs morphologiques ou physiologiques importants, Peñáz (1983) considère qu'elle est un événement insignifiant dans la définition des périodes du développement précoce. Par contre, l'éclosion marque des changements métaboliques importants comme l'augmentation de la consommation d'oxygène ($\times 2,5$ à 10) reportée chez plusieurs espèces par Kamler (1992).

En conclusion, bien que l'éclosion ne soit possible qu'à certains stades de développement, morphologiquement elle reste un processus peu important. Par contre, écologiquement, elle est décisive. Le phénotype se forme à travers des interactions avec l'environnement ambiant (Balon, 1984a), et après l'éclosion ces interactions sont plus directes et plus importantes qu'avant. Pour les poissons eux-mêmes, l'éclosion est un événement très important.

1.1.1.3. Quand prend fin la phase larvaire ?

La métamorphose est définie comme un événement de la vie larvaire (Yousson, 1988) marquant la limite entre les périodes larvaire et juvénile (Balon, 1985). Selon ce dernier auteur, la larve a besoin de subir des changements majeurs (métamorphose) afin de permettre aux structures définitives de remplacer les organes temporaires. Ahlström (1968) définit la métamorphose comme un intervalle de temps durant lequel des changements marqués se produisent dans les proportions du corps et les structures sans pour autant marquer un changement important de la taille de l'individu. Selon Lindstrom (1989), l'objectif de la métamorphose est d'adapter le petit individu à une nouvelle écologie au cours de son ontogénie.

Les changements accompagnant la métamorphose tels que listés par Kendall *et al.* (1984) incluent le patron de pigmentation, l'aspect du corps, la migration des nageoires, la formation du photophore (organe électroluminescent servant à attirer les proies ou à effrayer les prédateurs), ce qui signifie un passage de la forme et des caractéristiques larvaires du corps vers une forme et des caractéristiques de juvénile-adulte. Ce stade de transformation peut être abrupt ou prolongé, il est accompagné par un changement d'habitat.

Selon Balon (1984b, 1990), les embryons ayant d'importantes réserves vitellines endogènes et étant capables de produire les organes permanents directement n'auront pas besoin d'apporter de grandes modifications aux structures larvaires et passeront directement au stade juvénile sans métamorphose comme certains cichlidés (Balon, 1999).

La fin de la période larvaire est aussi depuis longtemps discutée. En fonction des auteurs, la période larvaire dure (i) jusqu'à la formation ou l'ossification du squelette axial, (ii) jusqu'à la différenciation ou la disparition de la nageoire primitive (Balon, 1971, 1975b), (iii) jusqu'à la disparition de toutes les caractéristiques larvaires et au début de développement du tégument écailleux (Lange *et al.*, 1972), (iv) jusqu'à l'apparition des premières écailles et la disparition complète de la nageoire embryonnaire primitive (Peñáz, 1975), (v) jusqu'à la métamorphose (Balon, 1984a) ou (vi) jusqu'à ce que la croissance de la plupart des caractères morphologiques soit stabilisée, ce qui coïncide avec un recouvrement complet d'écailles et le développement des caractères sensoriels (exemple septa nasal) accompagné par le changement d'habitat (Kovac et Copp, 1999). Selon Balon (1990), la métamorphose prend fin lorsque les larves acquièrent une apparence d'adulte. Les principaux changements qui accompagnent la métamorphose sont listés dans le tableau III.

Tableau III. Principaux changements accompagnant le passage du stade larvaire au stade juvénile (D'après Bruslé et Quignard, 2004).

Changements morphologiques	Changements anatomiques	Changements physiologiques	Changements éco-éthologiques
- proportions corporelles	- tractus digestif	- activité neuro-musculaire	- changement d'habitat ou de milieu
- type de nageoires	- glandes endocrines	- maturation enzymatique des glandes digestives	- développement de rapports sociaux (grégarisme, défense du territoire...)
- squamation		- sécrétion d'hormones	
- pigmentation des téguments			

1.1.2. Caractéristiques des larves

1.1.2.1. Morphologie du corps et du sac vitellin

Les caractéristiques morphologiques les plus évidentes de la vie larvaire sont la présence d'organes spéciaux temporaires comme l'armature des os de la tête, les épines allongées ou dentelées des nageoires et le patron de pigmentation (Moser, 1984 ; Kendall *et al.*, 1984). L'apparition d'une structure de nageoire spéciale chez les larves de cardeau hirame *Paralichthys olivaceus* (Fukuhara, 1986) à une taille de 5,5-5,7 mm de longueur standard (LS) et sa disparition à 10-12 mm LS est un bon exemple d'organe larvaire temporaire.

Les nageoires primitives qui se trouvent chez les larves de toutes les espèces de poisson sont d'origine embryonnaire. Elles jouent un rôle dans la respiration et surtout aident à la locomotion (Osse et van den Boogaart, 1995). Selon Moser (1984), une grande nageoire améliore la flottabilité et la locomotion et aide à la dispersion des larves comme chez l'éperlan *Osmerus eperlanus* et le hareng *Clupea harengus* (Urho, 1992). Au fur et à mesure du développement, la nageoire primitive se réduit mais ne disparaît que tardivement, vers 30-40 mm de longueur totale (Lt) chez le hareng et l'éperlan (Urho, 1992) et 31 à 32 mm chez le saumon atlantique *Salmo salar* (Gorodilov, 1996 *In : Kamler, 2002*). Cette nageoire se différencie progressivement au même moment que les rayons épineux commencent à se former.

Des dents temporaires ont été aussi observées chez les anguilles et des dents pré-maxillaires et mandibulaires ont été reportées chez le corégone *Coregonus lavaretus* peu après l'éclosion. Elles sont utilisées durant la période larvaire (Nagiec et Nagiec, 1995).

Chez la plupart des espèces, le patron de pigmentation des larves est différent de celui des adultes (Kendall *et al.*, 1984). Ce modèle n'est pas fixe mais se développe durant l'ontogénie larvaire et disparaît peu après l'apparition des écailles. De plus, les larves sont sujettes à des changements de proportions des différentes parties du corps. Ces changements sont mesurés au niveau du rapport longueur pré/post-anale, de la profondeur du corps et de la distance prédorsale, tous rapportés à la longueur standard ou totale. A quelques exceptions près, les parties antérieures et postérieures du corps croissent plus rapidement que la section intermédiaire de la larve (Fuiman, 1983). Les changements des proportions corporelles sont généralement reliés à des changements des fonctions et des habitats.

Chez plusieurs espèces, la position des nageoires différenciées change durant la période larvaire. Le changement ontogénique dans la position des nageoires affecte la mobilité du poisson (Aleyev, 1963 *In : Urho, 2002*). La position de l'œil change aussi comme pour le flet (Aleyev, 1963 *In : Urho, 2002*) ou la grémille *Gymnocephalus cernuus* (Urho, 1996). Chez le brochet *Esox lucius*, le diamètre de l'œil augmente d'abord puis diminue progressivement (Shamardina, 1957).

Les larves possèdent un sac vitellin plus ou moins volumineux servant de réserve nutritionnelle durant la période qui précède le développement de l'appareil digestif larvaire. Le vitellus, d'origine ovocytaire, contient tous les nutriments nécessaires pour l'embryon en développement : des glucides, des lipides et des protéines. Les lipoprotéines conjuguées sont prédominantes, elles peuvent représenter plus de 80% du poids sec de l'œuf (Callen *et al.*, 1980). L'alimentation maternelle influence la quantité et surtout la qualité des réserves vitellines des œufs (en particulier les acides gras), puis des larves (Izquierdo *et al.*, 2001). L'utilisation des réserves vitellines par l'embryon repose sur l'hydrolyse puis le transport des nutriments (protéines, phospholipides, vitamines...) du vitellus vers l'embryon en développement qui seront absorbés grâce à un système de micro-villosités (Fishelson, 1995). L'hydrolyse du matériel vitellin fait appel à une activité enzymatique lysosomale et concerne en particulier une protéolyse par la cathepsine D qui stimule une pro-enzyme, la cathepsine L. Cette enzyme produite par le sac vitellin est localisée dans des corps multi-vésiculaires vitellins qui contiennent aussi une phosphatase acide PA et qui deviennent des corps vitellins. Cette cathepsine est responsable d'une dégradation rapide des protéines, d'abord dans la couche syncytiale de contact entre le corps et l'embryon et la masse du vitellus, puis elle intéresse l'ensemble du vitellus. Les acides aminés qui en résultent, ainsi que les lipoprotéines vitellines, sont transportés à l'embryon par le réseau vasculaire (Sire *et al.*, 1994). Par conséquent, parallèlement à des changements morpho-anatomiques précoces, des changements métaboliques se produisent et conditionnent les ressources énergétiques dont pourra disposer la larve. D'autres fonctions, en relation avec la respiration, l'équilibre hydrostatique et la protection contre les fortes illuminations ont été attribuées au sac vitellin (Kryzhanovski, 1949).

1.1.2.2. Ontogenèse, croissance, alimentation, digestion, osmorégulation

1.1.2.2.1. Ontogenèse

L'ontogenèse est un processus commun à tous les organismes multicellulaires qui débute lors de l'activation d'une cellule unique et se termine au moment de la mort de l'organisme, souvent longtemps après l'accomplissement de son dernier acte reproducteur (Balon, 1990). Deux grandes théories opposées ont été développées : l'ontogenèse graduelle et l'ontogenèse saltatoire (Balon, 1984b).

1.1.2.2.1.1. La théorie de l'ontogenèse graduelle

Dans ce modèle, le développement des poissons est compris comme un processus continu. Cependant ce dernier ne se déroule pas nécessairement à une vitesse constante (Fuiman et Higgs, 1997). Le taux de changement serait décroissant tout au long de la vie de l'organisme et aurait tendance à devenir nul à l'âge adulte.

1.1.2.2.1.2. La théorie de l'ontogenèse saltatoire

Dans ce modèle, l'ontogenèse du poisson est constituée d'une séquence de plusieurs étapes de croissance (Balon, 1984b) et de morphogenèse quantitative séparées par des sauts rapides et peut, de ce fait, être divisée en une série d'intervalles successifs entrecoupés de seuils (sauts rapides) (Balon, 1984b). Les structures rassemblées forment un organe et alignent leur taux de développement pour être fonctionnelles en même temps, et pour initier une nouvelle fonction vitale à un taux accéléré. D'un autre côté, les seuils constituent des sauts qui se déroulent aussi bien au niveau physiologique qu'au niveau écologique (Balon, 1984b). Entre les seuils, par contre, les structures sont caractérisées par une certaine stabilité. En d'autres termes, le modèle de l'ontogenèse saltatoire est un système d'intervalles hiérarchisés où les périodes sont subdivisées en phases, elles mêmes divisées en stades (Balon, 1984b). Au sein de l'ontogenèse saltatoire, deux types de développement sont décrits. Le développement direct (Precocial) et le développement indirect (Altricial) (Tableau IV).

L'ontogenèse indirecte est constituée de cinq périodes alors que l'ontogenèse directe n'en comporte que quatre, en l'absence de période larvaire. En effet, les embryons, dont la vésicule vitelline est très développée, passent directement à la période juvénile.

Chez les poissons à ontogenèse indirecte, la métamorphose larve-juvénile est progressive, ce qui rend la transition entre la période larvaire et la période juvénile mal définie

Les cinq périodes de la vie d'un poisson distinguées par Balon (1984a) sont les périodes embryonnaire, larvaire, juvénile, adulte et sénescence (Fig 3).

1. *Période embryonnaire*. Elle débute dès la fertilisation du gamète femelle et est caractérisée par la nutrition endogène. La fin de cette étape est définie par le passage à une nutrition exogène. Elle est subdivisée en trois phases :

- la phase de clivage (qui se termine au début de l'organogenèse),
- la phase embryonnaire (qui inclut l'organogenèse et se termine à l'éclosion),
- la phase eleuthéroembryonnaire (correspondant à l'embryon libre).

2. *Période larvaire*. Elle débute par la phase protoptérygiolarvaire qui comporte le développement allant de la transition à une nourriture exogène jusqu'au début de la différenciation des bourgeons cutanés embryonnaires des nageoires. Elle se termine par la phase ptérygiolarvaire qui comprend la différenciation des nageoires impaires et la disparition totale du voile natatoire (Balon, 1984b). Cette phase représente 75% de la période larvaire.

3. *Période juvénile*. Elle commence lorsque le poisson est morphologiquement identique à l'adulte, et se termine lors de la première maturation des gamètes, qui fait de l'individu un être capable de se reproduire.

4. *Période adulte*. Elle débute au moment où le poisson est capable de se reproduire et se déroule jusqu'à la période de sénescence. C'est la période active du poisson. Il est physiologiquement apte à se reproduire. Elle s'étend de quelques mois (certaines espèces de la famille des Gobiidae, des Scopelidae) à plusieurs dizaines d'années.

5. *Période sénescente*. Elle est caractérisée par une croissance faible à nulle et par la production de gamètes de mauvaise qualité, voire par l'absence de production de gamètes. Le processus de vieillissement se produit à tous les niveaux de fonctionnement : cellulaire, tissulaire, organique et systémique. Les poissons atteignant cette phase en milieu naturel sont peu nombreux. Le saumon (*Oncorhynchus nerka*) connaît une brève phase de sénescence puisqu'il meurt peu de temps après la fraie (Pivnicka, 1987).

Tableau IV : Développements direct et indirect dans l'ontogénie saltatoire (Balon, 1990)

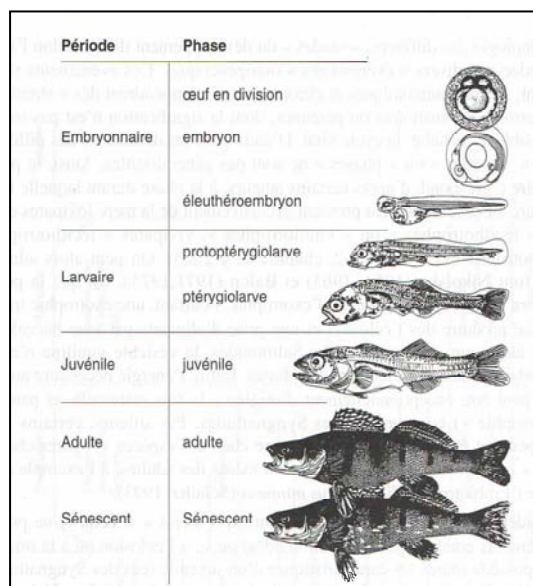
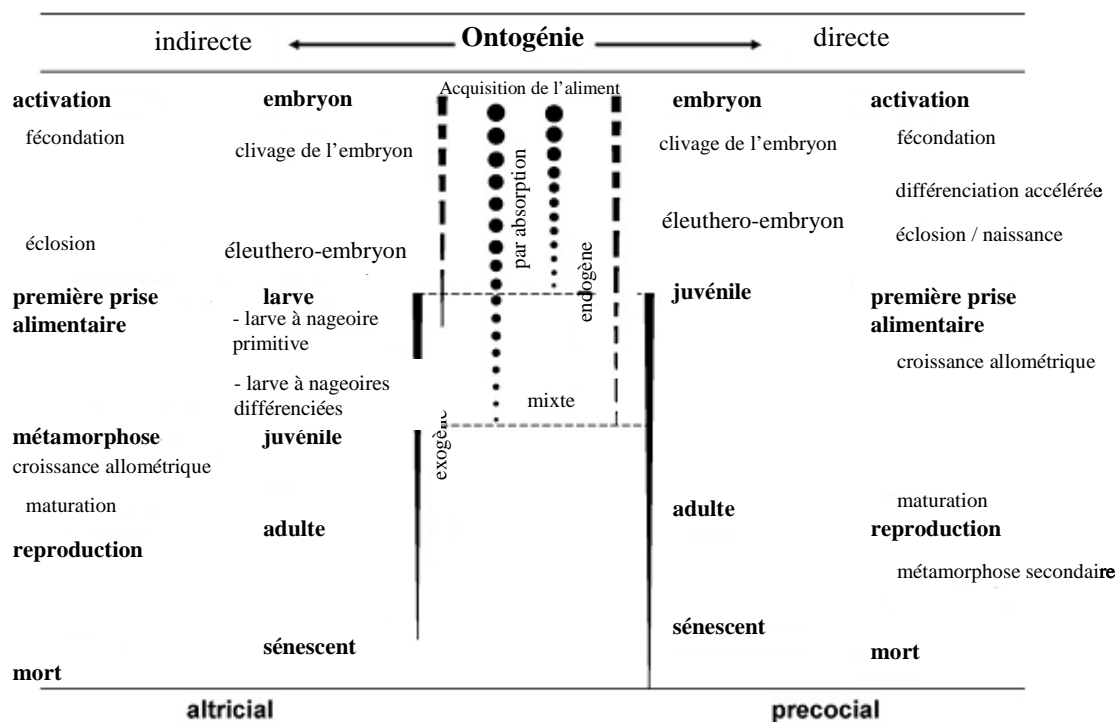


Figure 3 : Les différentes phases de développement du sandre *Sander sp* et les différents stades vitaux de ce percidé (D'après Balon, 1975a)

1.1.2.2.1.3. Conclusions

L'ontogenèse larvaire est caractérisée par d'importants changements morphologiques (proportions corporelles, types de nageoire, pigmentation du tégument...), anatomiques (tractus digestif, organes des sens, glandes endocrines..) et éco-éthologiques (changement d'habitats, parfois de milieu, suite à une migration, à une modification du régime alimentaire et des rapports sociaux en terme de grégarisme, de défense d'un territoire...). La mise en place précoce des systèmes organiques « morpho-fonctionnels » doit répondre à plusieurs priorités en terme de survie larvaire, conciliant les risques de la vie (*e.g.* manger ou être mangé)... Les larves doivent adopter des comportements tenant compte de leurs besoins trophiques (recherche d'une nourriture exogène) et les des impératifs d'échappement, évitement des prédateurs (recherche d'abris et dispositifs de fuite). Compte tenu de la nécessité d'une synchronisation entre les périodes d'éclosion et celles de disponibilité naturelle ou artificielle en proies comestibles, la connaissance des étapes précoces de développement, en particulier celle du « timing » du passage de la nutrition endogène (vitellus) à une alimentation exogène qui est considéré comme une période particulièrement critique en terme de survie se révèle indispensable du point de vue écologique et en contexte d'élevage.

Les changements morpho-anatomiques qui accompagnent l'ontogenèse suivent un ordre de priorité. Le premier est lié à la fonction trophique et se concentre sur des organes céphaliques sensoriels optiques et olfactifs, et sur le système bucco-intestinal, ce qui correspond à une aptitude précoce à repérer les proies microplanctoniques et à les ingérer par des mouvements de succion, avec une augmentation des captures de proies qui assure une meilleure production d'énergie. Par ailleurs, le développement de la partie caudale est destiné à assurer des performances de nage, la vitesse de propulsion, par saccade, étant fonction de la taille de la larve et particulièrement de la longueur post-anale. Une différenciation précoce des organes visuels et du système de nage permet d'assurer une meilleure probabilité de rencontre et de capture entre la larve et ses proies potentielles planctoniques qui sont mobiles (Dower et *al.*, 1997).

1.1.2.2. Croissance

La croissance constitue un aspect très important dans l'histoire de vie précoce des poissons conditionnant leur potentiel de survie et leur métabolisme. Dans les environnements pélagiques marins, il a été démontré que la mortalité par prédation décroît rapidement avec l'augmentation de taille des larves (Peterson et Wroblewski, 1984). En milieu naturel, une

croissance rapide est vitale. En aquaculture, un fort taux de croissance est économiquement important durant tous les stades de vie du poisson.

Le taux de croissance journalier pendant la période larvaire peut atteindre 70 % (Wieser *et al.*, 1988). Ces taux de croissance élevés sont favorisés par le fait que chez les larves, les taux d'ingestion et de digestion, ainsi que l'efficacité d'assimilation, sont adaptés de manière à maximiser la croissance (Houde et Schekter, 1980).

Les modalités de croissance larvaire font appel à un accroissement de masse par la synthèse de protéines et le développement de la musculature, en particulier une augmentation des muscles blancs (Mommsen et Moon, 2001). Cette croissance est fonction de la richesse en ressources trophiques, dépendant de la densité des proies planctoniques au début de la phase d'alimentation exogène. Chez les larves de sandre *Sander lucioperca*, un déficit d'approvisionnement en crustacés zooplanctoniques peut constituer un facteur limitant de la croissance et entraîne de grandes différences de tailles observées entre les cohortes et entre les années (Ljunggren, 2002).

Le métabolisme associé à la croissance y compris la synthèse et le dépôt des protéines, lipides, carbohydrates et acides nucléiques est aérobie (Wieser, 1991). Le coût de la synthèse de ces constituants atteint 40% de l'énergie des larves (Rombough, 1994). Cependant, l'énergie métabolique est aussi utilisée pour d'autres processus, comme la recherche de nourriture, la digestion et l'osmorégulation (Hawkins, 1991).

La croissance et plus particulièrement la synthèse de protéines est un processus qui demande beaucoup d'énergie (Brafield et Llewellyn, 1982) et les larves de poissons peuvent montrer de forts taux de croissance comparés à ceux des adultes bien qu'ils disposent d'une très faible marge aérobie pour la performance physiologique (Wieser et Medgyesy, 1990). Deux hypothèses peuvent expliquer cette disparité : (1) il existe un processus de réallocation d'énergie des processus d'entretien vers le processus de croissance (Wieser *et al.*, 1988), (2) le coût de synthèse d'une unité de protéine décroît avec l'accroissement du taux de synthèse (Pannevis et Houlihan, 1992).

Des différences de croissance parfois considérables ont été mises en évidence entre individus, cohortes et populations d'une même espèce. Ces différences sont liées à des différences de potentialités génétiques, mais sont aussi largement dépendantes des conditions environnementales, tant abiotiques (température, salinité, pH, lumière) que biotiques (nourriture, interactions sociales sous forme de compétition intraspécifique et/ou interspécifique...) (Brett, 1979 ; Bœuf et Le Bail, 1999).

1.1.2.2.3. Alimentation

La transition à l'alimentation exogène constitue, selon Balon (1971), le début de la période larvaire. Tout comme l'éclosion, le début de l'alimentation exogène est peu corrélé avec les traits morphologiques les plus marquants du développement larvaire comme la morphogenèse des nageoires (Balon, 1980 ; Snyder, 1981). Cependant, il apparaît que la variabilité des stades de développement au moment de la première prise alimentaire est moins grande que celle observée au moment de l'éclosion. (Balon, 1979).

Le début de la prise d'aliment exogène reste difficile à déterminer et devient une issue critique en pratique non seulement parce que certaines larves sont capables de jeûner mais aussi parce que les proies de petite taille sont rapidement ingérées et ne se retrouvent plus dans les contenus stomacaux des larves (Snyder, 1976). Pavlov (1999) et Peñáz (2001) ont tenté de dépasser ce problème en définissant la transition exogène comme « l'acquisition de la capacité à ingérer oralement de la nourriture et la digérer par les intestins ».

Des comportements alimentaires précoces se mettent en place rapidement parallèlement à l'ontogenèse conjointe des systèmes sensoriels, moteurs et digestifs. Ainsi, la stratégie de recherche de nourriture chez le barramundi *Lates calcarifer* évolue, sans transition, entre un mode initial de chasse à l'affût et un mode dit « saltatoire » d'activité de nage entrecoupée de périodes d'arrêt permettant une alternance entre recherche de nourriture et vigilance vis-à-vis des risques de prédation, vers un mode de nage « de croisière » à mouvement presque continu de recherche de proies (Dowling et al., 2000). Le repérage visuel des proies sous des radiations de longueur d'onde bien déterminées en rapport avec leur régime alimentaire facilite l'alimentation chez les larves. Ainsi, la larve de corégone *Coregonus pollan* détecte ses proies zooplanctoniques sous des radiations vertes ($\lambda = 490-595$ nm) (Dabrowski et Jewson, 1984) alors que les larves de Pomacentridés présentent une gamme de sensibilité plus étendue ($\lambda=355-650$ nm) leurs permettant une alimentation à diverses profondeurs (Job et Shand, 2001).

1.1.2.2.4. Digestion

La capture, la digestion et l'assimilation de la nourriture sont des événements critiques pour la croissance et la survie des larves de poisson (Govoni et al., 1986). Les larves changent de régime alimentaire avec l'accroissement en taille. Ces changements résultent d'une évolution de leurs besoins digestifs. Au moment de la première prise alimentaire, le tube digestif des larves est fonctionnel, mais structurellement et fonctionnellement moins

complexe que celui des adultes. Il reste histologiquement inchangé jusqu'au stade de transformation durant lequel des changements majeurs se produisent et le tube digestif prend la forme et les fonctions de celui des adultes. L'efficacité d'assimilation est plus faible chez la larve du fait de l'absence morphologique et fonctionnelle d'un estomac (Govoni *et al.*, 1986).

Contrairement au développement progressif des organes d'autres systèmes tégumentaires (e.g., visuel, musculaire), le développement du tube digestif de la forme simple indifférenciée, linéaire et primitive d'une larve « vésiculée » vers la forme complexe segmentée des adultes se produit sous forme de changements rapides périodiques. Le tube digestif reste inchangé durant la résorption du vitellus et du globule huileux (quelques jours ou semaines), puis change rapidement avant le passage à l'alimentation exogène (1 à 3 jours) (Govoni *et al.*, 1986). Parallèlement à la croissance de la larve et au changement complexe que subit son tube digestif, son régime alimentaire change aussi.

Il est évident que les taux d'ingestion et de digestion tout comme l'efficacité d'assimilation sont adaptés pour maximiser la croissance larvaire et ces adaptations diffèrent en fonction des taxons (Houde et Schekter, 1980, 1983). Au sein d'un même taxon, les taux de digestion et l'efficacité d'utilisation peuvent changer avec la disponibilité des proies et le taux de rationnement (Werner et Blaxter, 1980 ; Boehlert et Yoklavich, 1984), mais aussi en fonction du développement (Laurence, 1977 ; Buckley et Dillmann, 1982).

1.1.2.2.5. Osmorégulation

Les embryons et les larves sont capables de maintenir leur équilibre hydrominéral bien que les organes osmorégulateurs des adultes (branchies, reins, système digestif) ne soient pas complètement développés. Des cellules à chlorures ou ionocytes extrabranchiaux sont distribuées sur la vésicule vitelline et à la surface du corps. Elles sont détectables grâce à leur activité Na^+/K^+ -ATPasique qui se manifeste dès l'éclosion (Varsamos *et al.*, 2005). Un transfert progressif d'activité enzymatique vers les branchies se produit au cours de la métamorphose. Pendant cette période précoce, les branchies jouent un rôle de régulation osmotique et ionique plutôt que respiratoire (Hiroi *et al.*, 1998a). Des potentialités précoces d'osmorégulation ont été observées chez les embryons de tilapia euryhalin *Oreochromis mossambicus* qui ne possèdent pas encore de branchies fonctionnelles, mais de nombreuses cellules à chlorures seulement présentes sur la paroi de la vésicule vitelline. Le maintien des concentrations ioniques internes chez ce poisson est assuré par des cellules épithéliales

pavimenteuses de la vésicule vitelline. Présentant une activité H⁺-ATPasique, ces cellules assurent, en eau douce, une absorption de Na⁺ et de Ca⁺⁺ dès les étapes précoces de vie des larves (Hiroi *et al.*, 1998b).

1.1.2.3. Comportement : nage, dispersion, cannibalisme

1.1.2.3.1. Nage

Etant donné leur faible développement musculaire et la taille relativement réduite de leurs nageoires, les larves montrent des aptitudes limitées à une nage dynamique. Cependant, leurs besoins en locomotion sont considérables à ce stade pour la capture de proies mobiles, l'échappement aux prédateurs et la colonisation de nouveaux milieux à l'issue de migrations larvaires. Toutefois, certaines larves montrent à l'éclosion des comportements d'évitement vis-à-vis des prédateurs non seulement par un camouflage à l'abri de la végétation ou des roches, mais aussi en adoptant une stratégie de fuite. Les performances larvaires de nage semblent liées à la température d'incubation des œufs et d'éclosion des larves. Ainsi, les larves de hareng *Clupea harengus* écloses à 12°C ont une haute performance de nage avec une vitesse de nage supérieure de 24% à celle des larves issues d'œufs incubés à 5°C (Johnston *et al.*, 2001). Selon Blaxter (1986) et Webb (1986), la vitesse de nage est fonction de la taille des larves, des conditions alimentaires et du stade de développement. Selon Osse (1997), le développement des organes de nage constitue une première priorité.

1.1.2.3.2. Dispersion

La progéniture de la plupart des espèces et surtout des espèces à œufs pélagiques doit se disperser immédiatement à l'éclosion, dans d'autres cas la dispersion a lieu plus tard, après une courte phase inactive. Il s'agit selon Urho (1999) de la dispersion immédiate et de la dispersion retardée et graduelle.

Les larves d'éperlan *Osmerus eperlanus*, de hareng, de sandre et de lote *Lota lota* se dispersent juste après l'éclosion. Elles tournent autour de leur axe longitudinal jusqu'à atteindre la surface. En l'absence de vessie natatoire et avec des nageoires non développées, la capacité des larves à s'orienter dans la colonne d'eau est faible et les larves ont tendance à être entraînées par le courant. Au fur et à mesure du développement lent des nageoires chez les larves d'éperlan et de hareng, et en l'absence de mélanophores dorsaux chez ces espèces, les larves restent dans les secteurs d'eau ouverts. Elles ajustent leur distribution horizontale en migrant verticalement (Urho et Hilden, 1990 ; Urho, 1992).

Les larves des espèces à dispersion retardée, comme le brochet, la truite et la plupart des cyprinidés, présentent une activité de nage très faible juste après l'éclosion à cause de leur sac vitellin volumineux et leurs nageoires pectorales non développées (Urho, 2002). Elles s'attachent à la végétation, sur les graviers ou les petites pierres près des sites de ponte. Quelques jours après l'éclosion pour le brochet, lorsque le sac vitellin se réduit et les pectorales se développent, les larves deviennent capables d'orienter leur nage et se dirigent à la surface de l'eau pour gonfler leur vessie natatoire et pour chercher activement la nourriture.

La dispersion peut se dérouler à une courte distance lorsque les aires de développement larvaire sont à côté des aires de ponte et que la ponte est de petite taille. Pour un poisson de petite taille, la recherche de nourriture implique souvent un risque de prédation important, donc en minimisant la visibilité (exposition au prédateur), le risque est réduit.

La morphologie et le comportement des larves après l'éclosion ainsi que les conditions environnementales déterminent la tactique optée par les larves pour rechercher les zones où elles peuvent trouver la nourriture, éviter les prédateurs et se développer vers un phénotype définitif ; elles deviennent suffisamment compétitives pour partager la nourriture des juvéniles et des adultes. Par exemple, la perche et le gardon partagent le même site de ponte mais leurs aires larvaires ne se chevauchent pas immédiatement après l'éclosion mais plus tard pendant l'été (Urho, 1999). D'un autre côté, les larves de brochet et de lote peuvent occuper les mêmes sites larvaires mais leurs aires de ponte sont différentes. Ces exemples montrent que les différents comportements des larves des différentes espèces entre l'éclosion et le début de l'alimentation exogène influencent beaucoup les habitats qu'ils vont occuper.

1.1.2.3.3. Cannibalisme

Plusieurs espèces de poisson développent des comportements sociaux durant leurs stades de vie précoce (Noakes et Godin, 1988). Ils incluent tous les comportements directement reliés aux rencontres existantes ou potentielles entre les individus au sein d'une espèce (Noakes, 1978) et plus particulièrement les comportements d'agressivité et le cannibalisme.

Chez les espèces d'eau douce, le cannibalisme a été rapporté tôt chez les larves après l'initiation de l'alimentation exogène. Par exemple, chez la carpe commune en conditions contrôlées, le cannibalisme peut commencer juste une semaine après l'initiation de l'alimentation exogène et s'intensifier durant les trois semaines qui suivent (van Damme *et al.*, 1989). Ceci est vraisemblablement lié en partie à la grande ouverture buccale chez cette espèce durant cette période. Le cannibalisme a été observé aussi chez les larves (Fig. 4) et

post-larves de perche *Perca fluviatilis* (Kestemont *et al.*, 2003 ; Rérat, 2008 ; Ceccuzzi *et al.*, 2010) et de brochet (Bry *et al.*, 1992)

Le cannibalisme se produit à différents âges et il est le plus intense chez les larves à forte croissance (Hecht et Pienaar, 1993; Baras *et al.*, 2000). Chez certaines espèces, le cannibalisme cause 90% des pertes dans la production potentielle de la larviculture (Parazo *et al.*, 1991). Les différences de tailles sont soupçonnées d'être les causes majeures du cannibalisme. Une alimentation inadéquate contribue à intensifier son effet. De fréquents tris selon la taille sont souvent pratiqués afin de réduire le cannibalisme (Hecht et Pienaar, 1993).

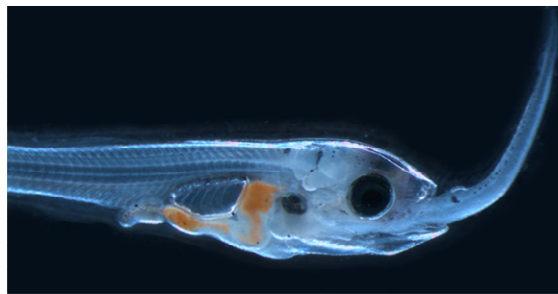


Figure 4 : Cannibalisme chez les larves de perche (9 jours post éclosion) (Rérat, 2008)

1.1.2.4. Métabolisme larvaire : approche énergétique

Les études bioénergétiques portant sur les stades juvéniles et adultes chez les poissons sont nombreuses (Jaworski et Kamler, 2002), mais elles ne peuvent pas être appliquées aux stades de vie précoce car les paramètres utilisés dans ces modèles sont taille-dépendants. Des études similaires sur les stades de vie précoces (embryonnaire et larvaire) et des modèles simulant de la cinétique d'absorption du vitellus et de formation des tissus de la fécondation jusqu'à la résorption complète du sac vitellin ont commencé à se développer ces dernières années chez le poisson chat *Clarias gariepinus* (Conceição *et al.*, 1993) et la truite arc en ciel, la carpe commune, la tanche *Tinca tinca*, le poisson chat *Clarias gariepinus* et le chondrostome *Chondrostoma nasus* (Jaworki et Kamler, 2002).

Pendant la phase d'alimentation endogène, la larve est considérée comme un système complexe qui change activement avec l'ontogénie (Kamler, 2008). Énergétiquement, une larve constitue un système fermé où l'énergie consommée du vitellus est allouée principalement à la croissance des tissus et au métabolisme (Fig. 5). Aussi, cette énergie

(énergie brute ou digestible) est plus facile à estimer car elle n'est pas camouflée par d'autres demandes énergétiques nécessaires à l'accomplissement d'autres fonctions comme la recherche de nourriture, l'éjection de matières fécales et les interactions sociales... (énergie nette ou métabolisable).

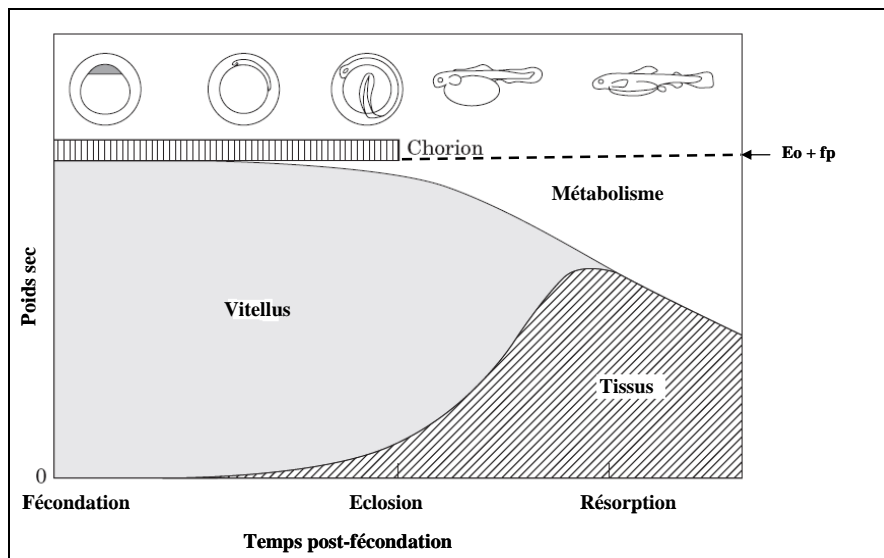


Figure 5 : Représentation schématique du partitionnement de l'énergie de l'œuf pendant la phase d'alimentation endogène. $e_o + f_p$ correspondent à l'énergie de l'enveloppe de l'œuf et du fluide (reproduite de Jaworski et Kamler, 2002).

Kamler (2008) a décrit trois processus par lesquels l'énergie et la matière sont allouées en réponse aux processus ontogéniques intrinsèques et aux variations environnementales extrinsèques.

1.1.2.4.1. Absorption du vitellus

L'énergie absorbée du vitellus (C_y) est répartie principalement entre l'énergie investie pour la formation de nouveaux tissus (P) et l'énergie dépensée dans la respiration (R). Il n'y a pas de déchets fécaux éjectés avant le début de l'alimentation exogène, mais une petite quantité d'énergie est perdue sous forme d'excrétion azotée (azote urinaire endogène) U .

$$C_y = P + R + U.$$

La quantité de matière ou d'énergie absorbée du vitellus en fonction du temps par un embryon ou une larve est définie comme un taux absolu d'absorption aC_y :

$aCy = Vr1 - Vr2 / (t2 - t1)$ avec Vr : vitellus restant, t : temps.

Le taux relatif d'absorption du vitellus rCy correspond à

$$rCy = (Ln Vr1 - Ln Vr2) / (t2 - t1).$$

Chez les embryons, les nutriments du vitellus sont mobilisés à travers le syncytium vitellin qui atteint son maximum à la fin de l'épibolie (recouvrement de l'embryon par un feuillet de blastomères).

Deux facteurs contribuent au taux de résorption du vitellus : l'activité des enzymes hydrolytiques et la surface de la couche syncytiale (Skjaerven *et al.*, 2003). Les premiers éléments utilisés pendant la phase d'alimentation endogène sont les acides aminés libres, puis les acides aminés mobilisés des protéines. Les premiers sont facilement absorbés et hautement assimilés. Le globule lipidique, lorsqu'il est présent, constitue le principal réservoir énergétique. Les lipides neutres et principalement ceux à forte proportion d'acide gras mono-insaturés sont préférentiellement utilisés comme source d'énergie. Les acides gras essentiels et les acides gras poly-insaturés sont retenus préférentiellement.

Le taux d'absorption du vitellus est faible au début de l'ontogénie et augmente progressivement. Il est nettement plus rapide après l'éclosion (Kamler, 1992) à cause de la plus grande taille et la mobilité des larves ainsi que du développement avancé des vaisseaux sanguins dans le sac vitellin. Araujo-Lima (1994) a décrit l'absorption du vitellus en fonction de l'âge de l'embryon/larve chez des poissons centre amazoniens (characiformes) par un modèle de Gompertz (Fig. 5) :

$$V.r.(\tau) = V_0 e^{-e^{-g(\tau_0 - \tau)}}$$

avec V_0 : poids sec asymptotique du vitellus ; Vr : vitellus restant ; g : taux de croissance instantané au point d'inflexion t_0 .

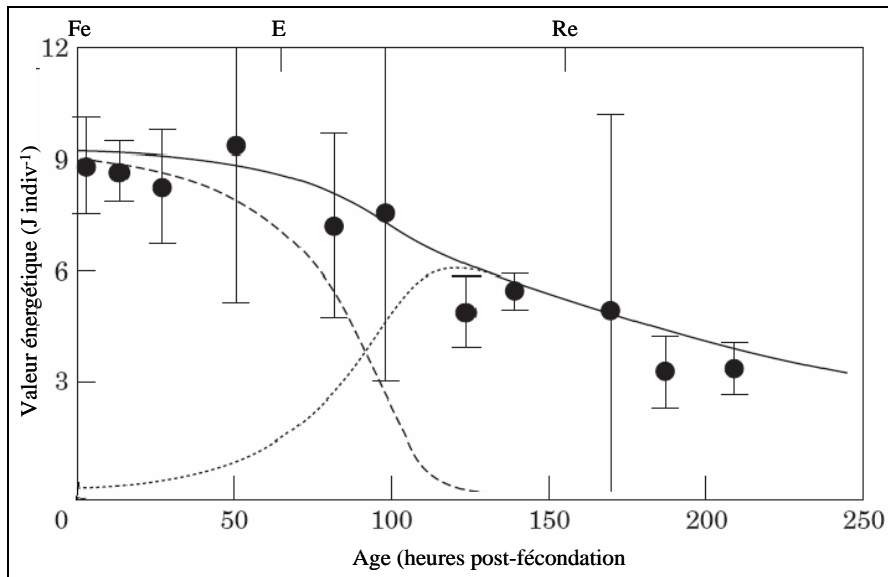


Figure 5 : Simulations de l'énergie totale embryo-larvaire (-), l'énergie dans le vitellus (---) et dans les tissus (...) chez les embryons et larves de carpe commune (Température moyenne de 22.9°C) par le modèle de Gompertz. Fe : fécondation, E : éclosion, Re : résorption (reproduite de Jaworski et Kamler, 2002)

1.1.2.4.2. Croissance corporelle

Durant toute la phase d'alimentation endogène, le poids corporel de la larve augmente de façon considérable. Toutefois, une croissance négative peut avoir lieu sous des conditions de privation de nourriture ce qui se traduit par une diminution de la taille et une perte de poids.

En bio-énergétique, la taille du corps est exprimée en termes de valeur énergétique. L'équivalent calorique est le contenu en énergie d'un individu ($J \text{ indiv}^{-1}$). La valeur calorique d'une unité de masse (valeur calorique spécifique : $J \text{ mg}^{-1} \text{ poids sec}$) peut être exprimée directement par la méthode calorimétrique ou indirectement par la composition chimique.

Indépendamment du modèle de croissance propre à chaque espèce, un continuum de trois phases est toujours observé :

1. de la fécondation à l'éclosion : la croissance embryonnaire est lente, mais en accélération.
2. de l'éclosion jusqu'au poids maximal (S) de la larve atteint pendant l'endotrophie: la croissance s'accélère, puis ralentit. Au point (S), le taux de croissance tend vers zéro, un équilibre est atteint entre l'absorption et l'utilisation des nutriments.

3. Du point (S) à la résorption complète du sac vitellin (R) : la faible quantité d'énergie restante (vitellus ou globule huileux) ne couvre plus les dépenses métaboliques. Les larves non nourries montrent un déficit d'énergie et on assiste à une résorption des tissus (croissance négative) jusqu'à la résorption complète du sac vitellin.

1.1.2.4.3. Le métabolisme énergétique

Le métabolisme énergétique constitue la somme des réactions qui libèrent l'énergie utile pour le fonctionnement physique et chimique de l'individu. Le métabolisme total se répartit entre le coût des différentes fonctions. L'énergie requise pour la croissance est associée au coût des processus de synthèse. Chez les poissons pendant la phase d'alimentation endogène, il est difficile d'estimer la part du coût métabolique relative à l'entretien car elle se superpose avec les autres composantes des coûts d'alimentation et de croissance. Deux sous composantes du métabolisme total ont été proposées par Rombough (1988) : le métabolisme de routine défini comme le taux moyen du métabolisme aérobie sous des conditions normales d'élevage et le métabolisme actif qui correspond à une activité intense.

1.1.2.5. Anomalies de développement

L'ontogénèse constitue une période sensible de la vie susceptible d'être perturbée par de nombreux facteurs physiques, chimiques et biologiques et de produire des « monstruosités » sublétales et létales. Les anomalies les plus fréquemment rencontrées concernent le squelette (courbure de la colonne vertébrale correspondant à des lordoses, scoliozes et scyphoses...) (Fig. 5) (Barahona-Fernandes, 1982), les organes des sens, la musculature et la vessie natatoire (Chatain, 1987). Des déformations squelettiques (lordoses) sont souvent associées à des anomalies de gonflement de la vessie natatoire (Divanach *et al.*, 1996), mais elles se produisent aussi chez des larves de bar *Dicentrarchus labrax* à vessie gazeuse normale et fonctionnelle (Divanach *et al.*, 1997). Des déformations operculaires se rencontrent chez des larves de daurade *Sparus aurata* en élevage intensif (Koumoundouros *et al.*, 2001).

La plupart des anomalies de développement de la vessie gazeuse se produisent au moment du sevrage et sont responsables d'une forte mortalité. En effet, les difficultés de

stabilisation des larves privées de vessie gazeuse fonctionnelle occasionnent de fortes dépenses énergétiques responsables d'un retard de croissance et d'un affaiblissement des capacités de résistance, créant un handicap à la capture des proies (Chatain, 1987 ; Chatain et Dewavrin, 1989). Des larves de bar et de daurade produites en élevage ayant une anomalie de développement de la vessie ne peuvent pas moduler leur densité et souffrent d'un déficit hydrostatique. Elles nagent continuellement en position oblique pour éviter de couler, ce qui induit une déformation de leur colonne vertébrale sous forme de lordose. Ces anomalies sont à l'origine de la réduction des taux de croissance avec une perte de masse allant de 23 à 33% par comparaison avec les témoins (Chatain, 1989).

Les facteurs responsables de telles « tératogènes » sont très variés, d'ordre génétique (mutations, hybridations), environnemental (chocs thermiques ou halins, sensibilité aux diverses combinaisons température-salinité, Alderdice et Forrester, 1968 ; Alderdice et Velsen, 1971), alimentaire (déficience vitaminique comme une avitaminose C, une déficience en acides aminés indispensables comme le tryptophane, un déficit minéral comme le magnésium ... Lovell, 1975), parasitaire (myxosporidies) et surtout chimique (métaux lourds, hydrocarbures, pesticides... (Couch *et al.*, 1977 ; Weis et Weis, 1977 ; Capuzzo et Lancaster, 1981 ; Kumar et Ansari, 1984).

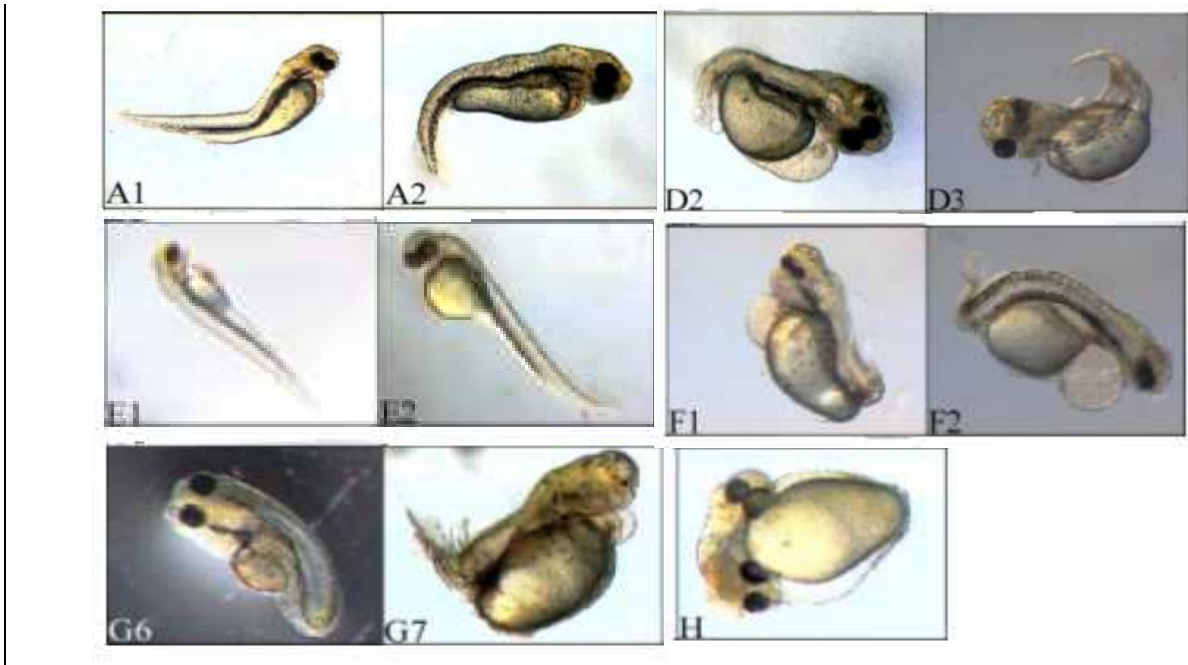


Fig. 5 : Différents types de malformation chez des larves de carpe (Jeziarska *et al.*, 2000)
A1: lordose; A2: scyphose; D2, D3: malformations des yeux ; E1, E2: malformations du sac vitellin; F1, F2: œdèmes cardiaques; G6, G7: raccourcissements du corps ; H : Siamois.

1.1.3. Stratégie de reproduction et développement larvaire

Les poissons téléostéens ont colonisé la plupart des milieux aquatiques marins et d'eau douce en raison notamment de la diversité des stratégies biologiques mises en œuvre (Balon, 1975a ; Mann et Mills, 1979). La grande diversité et la richesse des stratégies de reproduction chez les poissons ont suscité un intérêt particulier car c'est notamment au cours de la reproduction (allocation d'énergie au processus de reproduction) que se détermine le sort de la progéniture.

Différents modèles ont été proposés afin de rendre compte de la façon dont les grands types de stratégies biologiques mis en évidence chez les poissons apparaissent comme des réponses évolutives à des conditions environnementales différentes (revue dans Bruton, 1989) : continuum *r-K* (Pianka, 1970), généralistes versus spécialistes, formes "atrical et précocial", classification de Balon (1975a), gradient d'itéroparité à semelparité (Schaffer, 1974).

1.1.3.1. Classification de Pianka (1970)

En considérant les caractéristiques reproductives des stratégies « r » et « K » définies par Pianka (1970), on observe une relation étroite entre celles-ci et la taille des descendants. Ainsi, à la stratégie « r » caractérisée par des individus à maturation précoce, à fort taux de croissance individuel, à forte fécondité relative, à grand effort de reproduction (allocation de ressources) et à durée de vie courte est associée à une progéniture composée de larves de petite taille. Par contre, les descendants associés à la stratégie « K » (maturation tardive, faible taux de croissance individuel, fécondité relative et effort de reproduction faible, grande espérance de vie) sont généralement de grande taille. De la même façon, le cannibalisme entre larves est moins intense, voire très peu rencontré, chez les espèces de stratégie « r » qui produisent des petits œufs et ne pratiquent pas les soins parentaux (Nishimura et Hosshino, 1999). Wootton (1999) montre que les larves issues d'œufs ayant bénéficié de soins parentaux présentent des taux de survie élevés.

1.1.3.2. Classification de Winemiller (1992)

En 1992, Winemiller a proposé un schéma tridimensionnel pour rendre compte de la diversité des stratégies chez les poissons en fonction de l'âge à la maturité, du taux de survie des jeunes et de la fécondité. Cet auteur a défini trois principaux types de stratégie :

* les stratégies d'équilibre : elles optimisent la survie des produits de la reproduction (œufs de grande taille peu nombreux, protection des œufs et des larves) et atteignent des tailles moyennes à l'état adulte. C'est le cas des Salmonidés qui adoptent une stratégie visant à optimiser la survie des produits de la reproduction plutôt que de multiplier leurs œufs et de répartir leur effort de reproduction sur le long terme. Les espèces de cette stratégie tendent vers la stratégie *K* au sens de Pianka (1970) bien que l'on n'y retrouve pas les espèces présentant les longévités les plus élevées.

* les stratégies périodiques : elles regroupent des espèces ayant des œufs de grande taille, les géniteurs répartissent leur investissement gonadique sur de nombreuses années (forte longévité), maximisent leur fécondité et présentent une seule ponte annuelle. L'ovogenèse est de type synchrone ou groupe synchrone (Kestemont et Philippart, 1991).

* les stratégies opportunistes : elles présentent une courte longévité, une faible fécondité absolue, des pontes fractionnées (ovogenèse asynchrone) ou une reproduction continue (Pont et *al.*, 1995). Les espèces de cette stratégie se reproduisent généralement en période froide.

A partir de cette classification, on peut conclure que des œufs de grande taille et l'existence d'une protection de la descendance sont des facteurs qui favorisent la survie des jeunes. Les œufs de grand diamètre donnent généralement naissance à des larves de plus grande taille, ce qui accroît leur chance de survie dans un environnement difficile (Wootton, 1979). La protection active ou passive des œufs et/ou des jeunes tend également à réduire la mortalité lors des premiers stades de développement (Balon, 1975a).

1.1.3.3. Classification de Teletchea et Fontaine (2010)

La recherche des relations qui existent entre les caractéristiques des œufs et des larves a abouti à l'établissement d'une classification originale par Teletchea et *al.* (2009), complétée par Teletchea et Fontaine (2010).

Selon cette classification, deux classes composées uniquement de salmonidés (Groupes A et B) émergent. Elles regroupent des espèces qui pondent en automne (genres *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus* et *Coregonus* and *S. leucichthys*) et tardivement en hiver (*Oncorhynchus mykiss* and *Hucho hucho*). Les œufs incubent à basse température dans les graviers et sous les pierres. Pour le groupe A, les larves sont démersales jusqu'à la résorption

du sac vitellin, en effet elles éclosent avec une grande quantité de réserves et continuent leur développement dans le substrat avant l'émergence et l'initiation de l'alimentation exogène (Wallace et Aasjord, 1984 ; Beacham et Murray, 1990 ; Formicki *et al.*, 2004). Pour le groupe B, les œufs sont aussi démersaux, les larves éclosent avec peu de réserves vitellines et doivent se nourrir peu de temps après l'éclosion (Bogdanova, 1977 ; Brown et Taylor, 1992).

Le groupe C rassemble principalement des espèces qui pondent au début du printemps (mars, avril). La durée d'incubation est relativement longue et les œufs peuvent être attachés ou non au substrat (végétation ou graviers), comme par exemple chez le brochet et la perche commune. Les larves sont pélagiques ou démersales durant toute la période de résorption du sac vitellin. Les larves de brochet par exemple mènent une vie inactive les premiers jours. Elles restent attachées à la végétation grâce à une glande adhésive (tête) pendant 6-10 jours durant laquelle elles se nourrissent de leurs réserves vitellines avant de commencer à nager librement (Scott et Crossman, 1973).

Le groupe D est le plus étoffé, il regroupe principalement des espèces qui pondent tard au printemps et tôt en été lorsque la température est élevée. La plupart des espèces de cette classe possèdent des œufs démersaux qui adhèrent au substrat (plantes, graviers). A l'éclosion les larves sont soit démersales soit pélagiques.

Le groupe E regroupe trois espèces (*S. glanis*, *A. nebulosus* and *I.punctatus*) qui possèdent de gros œufs démersaux et adhésifs et se développent à haute température pendant une très courte période. A l'éclosion, les larves possèdent beaucoup de réserves vitellines et restent proches du substrat.

En conclusion, quelle que soit la saison de ponte (qui peut avoir lieu toute au long de l'année en fonction des espèces), les différents compromis « trade-offs » pendant les stades de vie précoces assurent que le début de l'alimentation exogène chez la plupart des larves coïncide avec le début du printemps lorsque la taille et l'abondance des proies sont les plus adéquates (Bagenal, 1971 ; Wootton, 1984, 1999 ; Nash, 1999).

1.1.3.4. Relation larve-environnement

Winemiller et Rose (1993) ont montré qu'une forte densité en proies dans les frayères larvaires favorise la division de la biomasse reproductive en petits œufs et larves. Par contre, une faible densité de proies diminue la production d'œufs, ceux-ci donnant naissance à de grosses larves.

Des espèces comme *O.keta* ou *S. salar* qui produisent des larves relativement grandes sont distribuées dans des environnements peu riches en proies. Miller *et al.* (1988) et Pepin (1991) trouvent que les larves de grande taille sont plus résistantes au jeun, mais ont aussi une plus grande flexibilité (fenêtre d'opportunités) au moment de l'initiation à l'alimentation exogène ce qui représente un avantage en condition de limitation de nourriture (exemple vers la fin de la saison hivernale). Les petites larves sont plus vulnérables au jeun. Elles naissent et commencent à se nourrir au printemps et en début d'été lorsque les conditions environnementales (nourriture, température) sont plus convenables. L'éclosion précoce avec un gros sac vitellin peut augmenter les chances de survie des larves ; les larves sont moins vulnérables à la prédation et la grande quantité de vitellus dont elles disposent offre une plus grande flexibilité pour trouver les proies convenables.

1.1.4. Indicateurs pour l'évaluation de la qualité d'une larve

1.1.4.1. Indicateurs morphométriques

La taille des tissus chez un embryon ou une larve peut être exprimée en longueur totale, longueur standard (taille du corps), poids frais, poids sec, ou encore en teneur en énergie dans les tissus embryonnaires ou larvaires et en teneur en composants chimiques dans les tissus. Les mesures basées sur la longueur et le poids frais sont moins pertinentes à cause de la variabilité de forme du corps et de l'hydratation des tissus (Kamler, 2008).

Dans l'ontogénie précoce des poissons, la relation entre la longueur et le poids (coefficient de condition) est très variable. Le poids est donc plus pertinent que la taille pour exprimer les modèles de croissance. Chez les petits organismes, comme les larves, le poids frais individuel n'est pas fiable pour exprimer un modèle de croissance (Dawirs, 1981) car l'eau qui entre dans les tissus ou qui est enlevée (lors des pesées) peut causer des gains ou des pertes de poids frais. En effet, chez les larves de vairon du lac *Eupallasella percnurus*, des différences significatives de poids sec en fonction de la température ont été montrées alors qu'en poids frais ces différences n'ont pas été validées (Kaminski *et al.*, 2006). Selon Kamler (2008), le poids sec donne une information plus précise et plus fiable sur la « taille » du corps. D'autres indicateurs ont aussi été utilisés afin de prendre en compte la complexité du développement morphologique et ses conséquences sur la croissance et l'écologie. Le diamètre de l'œil et la hauteur du myotome mesurés par Chambers *et al.* (1989), Kerrigan

(1997), Green *et al.* (2006), Probst *et al.* (2006) et Laurel *et al.* (2008), peuvent refléter l'acuité visuelle et le développement musculaire chez ces petits organismes et sont impliqués dans la détection des proies, la vitesse de nage et donc la capacité de fuite.

1.1.4.2. Indicateurs biochimiques

Plusieurs études ont considéré que le ratio ARN/ADN est un bon indicateur de mesure de croissance et de condition chez les larves (Bulow, 1970 ; Buckley, 1982 ; Ferron et Leggett, 1994 ; Bergeron et Person-Le-Ruyet, 1997 ; Buckley *et al.*, 1999). En effet, le taux d'ARN est sensible aux changements de température et de régime alimentaire, alors que le taux d'ADN reste presque constant dans la cellule. En périodes de limitation de nourriture, la quantité d'ARN décroît alors que la concentration en ADN reste constante. En conséquence, le ratio ARN/ADN décroît. Un rapport ARN/ADN élevé traduit une synthèse protéique active et donc une phase de forte croissance.

D'autres études ont utilisé certains indicateurs biochimiques pour étudier la croissance chez les juvéniles comme les protéines (Foster *et al.*, 1993 ; Peck *et al.*, 2003) et les lipides (Wicker et Johnson, 1987). Aussi, plusieurs enzymes ont été mesurées pour estimer la condition des larves et juvéniles de poisson, comme les enzymes digestives (Pederson *et al.*, 1987 ; Pederson et Hjelmeland, 1988) ou métaboliques (Clarke *et al.*, 1992 ; Mathers *et al.*, 1992, 1993). Ces études ont montré que l'activité de ces enzymes est affectée par le statut nutritionnel et le taux de croissance.

Par ailleurs, des indicateurs basés sur la quantité de lipides ont été utilisés pour évaluer la condition métabolique des jeunes poissons. En effet, les lipides constituent une source majeure d'énergie métabolique et un matériel essentiel pour la formation des cellules et des tissus membranaires. Ils constituent des réservoirs énergétiques dont le catabolisme par oxydation s'accompagne d'une production d'énergie deux fois plus grande que le catabolisme des glucides. Les triacylglycérides (TAG) et leurs produits de dégradation sont les principales ressources d'énergie pour les cellules et constituent l'énergie primaire de réserve (Gallager *et al.*, 1986). Selon Fraser (1989), la quantité de TAG dont disposent les larves est corrélée avec l'état physiologique de celles-ci et est directement affectée par la disponibilité en nourriture et le stress environnemental qui augmente l'activité métabolique et réduit par conséquent l'ingestion des aliments. Lors d'un stress environnemental, les larves, souvent incapables de satisfaire leurs besoins en énergie à partir de sources exogènes, doivent cataboliser leurs

réserves énergétiques endogènes, constituées majoritairement de TAG, afin de maintenir leur métabolisme basal (Fraser, 1989). Par contre, la quantité de stérol reste inchangée quelles que soient les conditions trophiques. Pour cela, [Fraser \(1989\)](#) propose d'utiliser le rapport triacylglycérides /stérol comme indicateur de la condition des larves de poisson et d'invertébré. Ce ratio a été utilisé chez les larves de sole ([Galois et al., 1990](#)) de hareng ([Fraser, 1989](#)) et d'anchois ([Häkanson, 1989](#)).

1.1.4.3. Indicateurs comportementaux

Plusieurs espèces de poissons développent des comportements sociaux et anti prédation à des stades précoces de leur vie (Noakes, 1978 ; Noakes et Godin, 1988 ; Huntingford, 1993 ; Fuiman and Magurran, 1994). Ces comportements auraient des répercussions biologiques et écologiques significatives pour leur survie. Chez le carreau hirame (*Paralichthys olivaceus*), Sakakura et Tsukamoto (2002) ont montré qu'au moment de la métamorphose, des larves montrent une « Ohm (Ω)-posture » qui est liée à un comportement de dominance et au développement de l'agressivité au stade juvénile. Cette « (Ω)-posture » est aussi corrélée à un meilleur potentiel de croissance des juvéniles (Sakakura et al., 2004). Chez la morue (*Gadus moruha*), Browman et al. (2003) ont montré que la vitesse de nage, la distance et la durée des mouvements, la durée de pause (déplacement non actif) et les changements horizontaux et verticaux de direction sont significativement corrélés au taux de croissance larvaire.

1.1.5. Facteurs influençant les performances larvaires

Les performances finales d'une larve à l'approche de la métamorphose sont déterminées par plusieurs facteurs qui peuvent être classés comme antérieurs à la fécondation (qualité des gamètes et effets parentaux), de la fécondation à l'éclosion (facteurs principalement environnementaux) et des facteurs postérieurs à l'éclosion (facteurs environnementaux, métaboliques et nutritionnels) (Fig. 6).

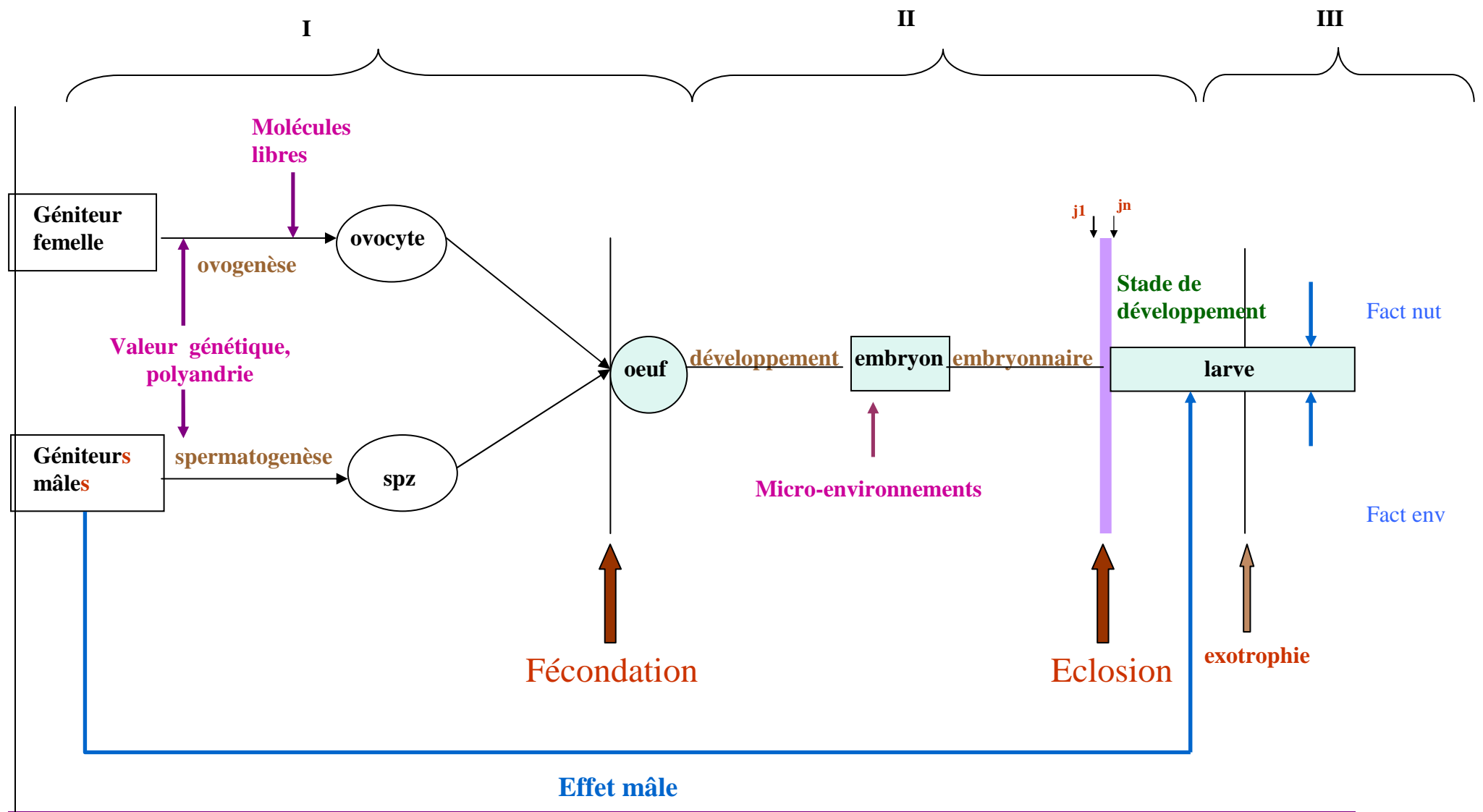


Figure 6 : Facteurs susceptibles d'influencer la qualité d'une larve agissant avant la fécondation (I), entre la fécondation et l'éclosion (II) et après l'éclosion (III). Spz : spermatozoïde, j : jour, fact nut : facteurs nutritionnels, fact env : facteurs environnementaux.

1.1.5.1. Facteurs antérieurs à la fécondation

1.1.5.1.1. Niveau 1 : Les géniteurs

Selon Bernardo (1996), la variabilité phénotypique des larves résulte en partie d'une composante parentale.

1.1.5.1.1.1. Effet maternel

L'effet maternel sur la qualité des larves a été bien documenté. Chez le capelan Atlantique *Mallotus villosus*, Chambers *et al.* (1989) ont montré que six traits de vie (volume du vitellus dans l'œuf, taille à l'éclosion, volume du vitellus chez la larve à l'éclosion, volume du globule huileux à l'éclosion, âge à l'éclosion et la résistance au jeun) variaient significativement entre femelles. Les principaux traits des femelles qui peuvent influencer la qualité des larves ont été résumés par Kamler (2002).

1.1.5.1.1.1.1. Age de la femelle

Plusieurs études ont montré que la taille et la composition biochimique de l'œuf sont dépendantes de l'âge. Chez la carpe commune, l'hydratation (Nikolsky, 1974), les teneurs en protéines, acide aminés (Vladimirov, 1974), et les phospholipides et cholestérol (Kim, 1974) de la matière sèche de l'œuf dépendent fortement de l'âge de la femelle. Les teneurs en protéines et en lipides sont faibles chez les jeunes femelles, élevées chez les femelles d'âge moyen et faibles de nouveau chez les femelles âgées. Les teneurs en eau et en cholestérol évoluent dans le sens inverse (Kamler, 2005). Chez le corégone (*Coregonus albula*), la classe lipidique (Potapova, 1978) et la teneur en lipides totaux (Wilkońska *et al.*, 1993) dans la matière sèche de l'œuf sont aussi liées à l'âge de la femelle. Le diamètre de l'ovocyte serait aussi fonction de l'âge de la femelle chez plusieurs espèces, comme chez la morue *Gadus moruha* (Kjesbu *et al.*, 1992), la carpe commune *Cyprinus carpio* (Brzuska, 1997), le sandre américain *Sander vitreus* (Johnston, 1997), l'omble fontaine *Salvelinus fontinalis* (Dlaboga *et al.*, 1998) et la truite commune *Salmo trutta* (Bartel *et al.*, 2005). Des œufs de petite taille sont produits par les jeunes femelles qui entrent dans un cycle de reproduction pour la première fois, les femelles d'âge moyen produisent des œufs de grande taille et les femelles âgées pondent de petits œufs (Kamler, 1992).

Une relation directe entre la survie embryonnaire et l'âge de la femelle a été établie. Elle indique que les embryons issus de femelles de jeune âge présentent une viabilité plus réduite que celle des embryons provenant de femelles plus âgées. Cette relation a été mise en évidence chez le bar d'Amérique *Morone saxatilis* (Zastrow *et al.*, 1989) et la morue *Gadus moruha* (Solemdal *et al.*, 1995).

1.1.5.1.1.1.2. Taille de la femelle

Au niveau intraspécifique, plusieurs études ont montré que la taille de la femelle contribue fortement à la taille de l'œuf sans toutefois affecter sa composition chimique ; c'est le cas chez le hareng (Ware, 1975 ; Hay, 1985), le corégone (Słomińska *et al.*, 1995) et le brochet (Bonisławska *et al.*, 2000). Kjesbu (1989), Kjesbu *et al.* (1996), Trippel (1998) et Raventos et Planes (2008) ont montré qu'il existe une corrélation positive entre la taille de la femelle (longueur) et le diamètre des œufs. Aussi, chez les poissons marins, Hay (1985), Panagiotaki et Geffen (1992), Chambers et Leggett (1996), Marteinsdottir et Steinarsson (1998), et Green et McCormick (2005) ont montré que la taille et le poids sec des œufs et des larves sont corrélés positivement à la taille des femelles.

Au niveau interspécifique, une corrélation positive hautement significative entre le diamètre de l'œuf et la taille de la femelle a été mise en évidence chez des espèces d'eau douce néo-tropicales et Nord Américaines, et marines (Winemiller, 1989 ; Winemiller et Rose, 1992). Par ailleurs, la relation entre la taille des femelles et la taille des œufs apparaît universelle (Kamler, 2005) malgré l'existence de quelques exceptions décrites dans Kamler (1992). Cette corrélation positive prépondérante est plus évidente pour les espèces qui pondent de gros œufs (Kamler, 2005).

1.1.5.1.1.1.3. Fécondité

Le nombre et la taille des œufs produits par la femelle est l'un des compromis principaux relevés dans la théorie de l'histoire de vie (Stearns, 1992 ; Einum et Fleming, 2000). A travers l'étude de 44 poissons d'eau douce des côtes ivoiriennes (Albaret, 1982), 42 téléostéens (Elgar, 1990) et six cichlidés incubateurs buccaux (Goldschmidt et Witte, 1990), il a été montré que les espèces qui produisent de petits œufs ont une forte fécondité (review par Kamler, 2005).

A l'échelle intraspécifique, une corrélation négative entre la fécondité absolue et la taille de l'œuf a été observée (Blaxter, 1969 ; Mann et Mills, 1985 ; Jonsson et Jonsson, 1999). Cette corrélation a été par exemple décrite chez la truite de mer *Salmo trutta*, la truite arc en ciel *Oncorhynchus mykiss*, et l'omble commun *Thymallus thymallus* (Purtsher et Humpesh, 2006) (review par Kamler, 2005).

1.1.5.1.1.2. Effet paternel

Au moment de la fécondation, le matériel génétique mâle pénètre dans l'ovocyte et s'allie au matériel génétique de la femelle pour s'exprimer plus tard durant le développement embryonnaire et larvaire. Cet effet génétique paternel sur la qualité des descendants est amplifié du fait qu'en milieu naturel et même en pratique aquacole, le lot d'ovocytes est le plus souvent fécondé par la laitance de plusieurs mâles. De plus, des effets paternels directs liés à l'apparence des mâles ont été reportés dans la littérature. Chez l'épinoche par exemple, Barber *et al.* (2001) ont montré que l'ornementation sexuelle des mâles est positivement corrélée à la croissance et à la résistance des descendants. Rideout *et al.* (2004) ont montré chez l'aiglefin *Melanogrammus aeglefinus* un effet paternel significatif sur la taille standard, la hauteur du myotome, la taille des mâchoires et la taille du sac vitellin des larves. Finalement, Probst *et al.* (2006) ont montré que la croissance des larves de *Procypris rabaudi* est influencée aussi bien par l'effet des deux parents et que l'efficacité d'utilisation du vitellus des larves est sous l'effet de l'interaction entre les effets maternels et paternels.

1.1.5.1.1.3. Nutrition des géniteurs

La quantité et la qualité de l'aliment distribué aux géniteurs influent sur la qualité des larves à l'éclosion. Chez la dorade, le remplacement des lipides et protéines de calmar dans l'alimentation des géniteurs par des lipides et protéines extraits de graines de soja diminue le taux d'éclosion des larves de 30% et la survie larvaire à J3 de 14% (Zohar *et al.*, 1995). Watanabe et Kiron (1995) expliquent ce résultat par le fait que la composition en lipides des graines de soja est déséquilibrée avec une forte proportion d'acides gras polyinsaturés (AGPI) n-6 et une faible proportion d'AGPI n-3. De même, une carence en acide ascorbique chez la truite en phase de vitellogenèse induit une diminution de la concentration en vitamine C dans l'œuf, chez la larve et le juvénile (Terova *et al.*, 1998). Chez le chanos (*Chanos chanos*), l'ajout de vitamine C seule ou en association avec la vitamine E dans l'alimentation des

géniteurs entraîne une hausse du nombre de pontes, du pourcentage d'œufs viables, du taux d'éclosion et du taux de survie cumulatif (Emata *et al.*, 2000).

L'état nutritionnel des géniteurs mâles à l'approche de la maturité sexuelle paraît aussi avoir un effet sur la survie des stades précoces de vie de la progéniture. Selon Rinchar *et al.* (2003), le remplacement de plus de 50% de la ration des mâles de saumon *Oncorhynchus mykiss* par des graines de coton durant deux ans avant leur maturité sexuelle améliore la survie des embryons au stade œillé.

1.1.5.1.2. Niveau 2 : les gamètes

Des études ont montré que le timing de la ponte influence sa qualité. Kestemont *et al.* (1996, 1999) et Migaud (2002) ont montré, chez la perche commune, une dégradation de la qualité des œufs et des larves au fur et à mesure que l'on progresse dans la saison de ponte. Les rubans d'œufs obtenus en fin de saison sont généralement déchirés et de consistance lâche. Ils présentent de faibles taux d'éclosion (30%) (Fig. 7) De plus, Abi Ayad (1997) et Migaud (2002) ont montré que les larves de perche écloses en fin de période de ponte sont de mauvaise qualité. Elles sont généralement prématurées à cause de la dégradation des rubans d'œufs et résistent beaucoup plus mal à un choc osmotique que les larves écloses en début de période de ponte (50% vs 7%).

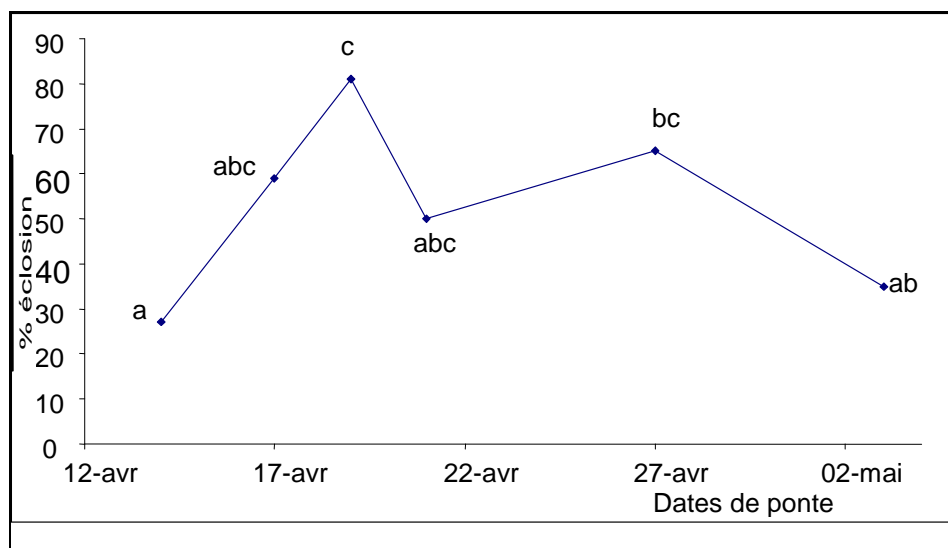


Figure 7 : Evolution du taux d'éclosion des pontes de perche prélevées en milieu naturel au cours de la période de ponte en avril-mai 2000 (Migaud, 2002)

Chez le brochet de mer *Centropomus undecimalis*, Yanes-Roca *et al.* (2009) ont montré que le profil en acides gras polyinsaturés des œufs change au cours de la saison de ponte (Fig. 8). La qualité des œufs était meilleure en début de saison grâce à une concentration plus élevée en acide docosahexaénoïque (DHA) responsable des meilleurs taux de fécondation, d'éclosion et de survie larvaire.

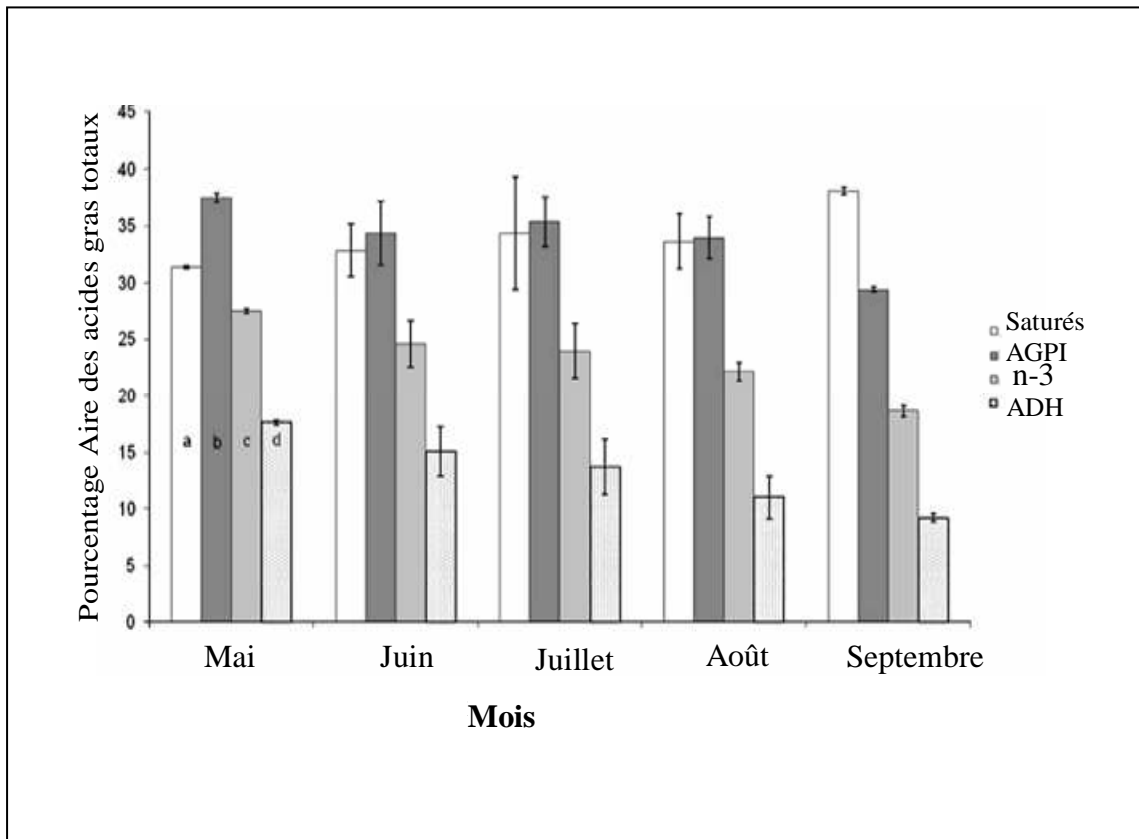


Figure 8 : Profil en acides gras des œufs de *Centropomus undecimalis* en fonction de la date de ponte (Yanes-Roca *et al.*, 2009). AGPI : acides gras poly-insaturés ; ADH : acide docosahexaénoïque, n-3 : oméga 3.

Une relation entre la dégradation de la qualité des œufs au cours de la saison de ponte et l'âge des femelles a été envisagée chez la plie *Pleuronectes platessa*. Cette relation suppose que les femelles les plus âgées commencent à pondre tôt dans la saison (Horwood, 1990) et

produisent des œufs particulièrement grands et riches en réserves vitellines qui donneront naissance à des larves plus résistantes au manque de nourriture.

Kestemont *et al.* (1999) ont montré que la Cathepsine L est responsable de la dégradation précoce des protéines du vitellus. La teneur élevée en cette enzyme dans les œufs qui restent plus de temps dans la cavité abdominale de la femelle, est responsable des faibles taux de fécondation, du changement d'aspect des rubans et de l'éclosion prématurée associée à la mortalité élevée des larves de perche.

D'après Murry *et al.* (2008), des œufs de brochet pondus en fin de période de ponte sont plus lourds que des œufs pondus au début de la saison (poids sec). Ils se développent plus rapidement en larves capables de nager.

Chez des centrarchidés, la taille atteinte par la cohorte d'âge 0 est liée à la date d'éclosion au cours d'une saison de ponte. Les individus éclos tôt dans la saison atteignent des tailles plus grandes que les larves écloses en fin de saison (Goodgame et Miranda, 1993 ; Ludsin et Devries, 1997). Par contre, Rice *et al.* (1987), Sabo et Orth (1995) et Ludsin et Devries (1997), montrent qu'en conditions naturelles, la croissance de la cohorte d'âge 0 éclos en fin de période de ponte est meilleure. Ceci est expliqué par le modèle temporel de changement ontogénique de régime alimentaire et la température (Timmons *et al.*, 1980 ; Ludsin et Devries, 1997) qui jouent en faveur des larves écloses tardivement.

Le diamètre ovocytaire est souvent utilisé comme indicateur de qualité des gamètes femelles. Le diamètre de l'ovocyte est souvent corrélé positivement à la taille des larves à l'éclosion (Ware, 1975 ; Miller *et al.*, 1988 ; Kjorsvik *et al.*, 1990 ; Pépin, 1991 ; Chambers et Leggett, 1996 ; Ojanguren *et al.*, 1996 ; Kamler, 2002 ; Urho, 2002 ; Teletchea et Fontaine, 2010). Cependant, Kamler (2002) considère que la taille de l'œuf ne reflète pas forcément sa qualité. Cet auteur a décrit un indicateur plus pertinent qui est sa valeur énergétique ($J \text{ œuf}^{-1}$) qui indique la quantité d'énergie disponible pour les embryons en développement. En effet, la valeur calorique ($J \text{ mg}^{-1}$) du poids sec (PS) d'un œuf varie entre 20 et 30 $J \text{ mg}^{-1}$ ce qui représente un plus faible intervalle de variation comparé à celui de la taille des œufs. Les gros œufs (exemple *S. trutta*, et *O. mykiss*: 10-30 mg poids sec œuf⁻¹) tendent à avoir de fortes valeurs énergétiques comparées aux petits œufs (exemple la tanche *Tinca tinca* et la morue *Gadus morhua*: 0.1 mg poids sec œuf⁻¹) mais cette corrélation entre le poids sec et le contenu en énergie n'est pas toujours vraie. Une forte valeur calorique a été reportée chez l'œuf d'anguille *Anguilla anguilla* dont les larves ont besoin de beaucoup d'énergie pour quitter leur site de pontes peu après l'éclosion.

La qualité de l'ovocyte est aussi évaluée par la quantité et la qualité de ses constituants. Plusieurs molécules diffuses dans le vitellus jouent un rôle primordial pendant le développement embryonnaire et larvaire dont :

1.1.5.1.2.1. Les hormones

Les hormones jouent un rôle important comme régulateurs et intégrateurs du métabolisme chez les poissons en développement (McCormick et Nechaev, 2002). Durant l'embryogenèse, les hormones qui régulent et facilitent la croissance et le développement arrivent à l'embryon à travers le vitellus d'origine maternel qui est accumulé durant l'ovogenèse (Tagawa *et al.*, 2000). Chez la plupart des espèces de poisson, l'âge où le système hormonal de l'embryon devient fonctionnel, n'est pas connu. Des études ont suggéré que ce phénomène est postérieur à l'éclosion au moins pour les cellules stéroïdogéniques. Il dépend aussi de l'espèce (De Jesus *et al.*, 1991 ; De Jesus *et al.*, 1992 ; Hwang *et al.*, 1992 ; Hwang et Wu, 1993 ; Barry *et al.*, 1995 ; Sampath-Kumar *et al.*, 1997).

***Les hormones thyroïdiennes** : selon Gorbman (1983), les hormones thyroïdiennes régulent le développement précoce du système nerveux central et du système squelettique chez les vertébrés supérieurs. Chez la truite arc en ciel, Takagi *et al.* (1994) ont montré que ces hormones sont impliquées dans la croissance du cartilage des os. Selon Miwa *et al.* (1992), elles sont impliquées dans la stimulation du développement gastrique durant la métamorphose chez le cardeau hirame où une administration de la [thyroxine](#)T4 aux larves induit une apparition précoce de pepsinogène (précurseur inactif de la pepsine) associée à un développement morphologique des glandes gastriques. Dales et Hoar (1954) ont montré que cette hormone est responsable de l'éclosion précoce des larves de saumon Keta *Oncorhynchus keta*.

***Le cortisol** : selon McCormick et Nechaev (2002), l'investissement maternel en cortisol dans les œufs joue un rôle vital dans la détermination du rythme de développement embryonnaire, ce qui peut influencer directement le métabolisme. Des expérimentations en milieu naturel et en laboratoire ont pu montrer qu'un supplément de cortisol administré aux femelles ou directement reçu par les œufs provoque une réduction de la taille des larves à l'éclosion. Selon McCormick et

Nechaev (2002), le cortisol n'a pas d'effet sur le taux de pulsation cellulaire jusqu'à l'épibolie (18h post fécondation) mais contrôle la croissance relative depuis le début de la gastrulation jusqu'à la fermeture du blastopore. La croissance, chez les embryons qui ont reçu un supplément de cortisol, est marquée par des périodes de croissance rapide interrompues par de longues périodes d'arrêt. Le taux de croissance global durant cette période est plus faible chez les embryons traités au cortisol malgré leur forte croissance pendant les périodes actives.

1.1.5.1.2.2. Les ARN messagers

Ils sont diffus dans le cytoplasme. Les molécules les plus étudiées sont :

* La traduction **des transcrits de la Cathepsine D** produit une enzyme (la Cathepsine D) qui assure le processus protéolytique de la vitellogénine en produits vitellins (Brooks et *al.*, 1997 ; Kestemont et *al.*, 1999). Cette enzyme est aussi fortement impliquée dans la croissance de l'embryon de truite arc en ciel à partir du stade œillé (Brooks et *al.*, 1997).

* **Les transcrits des gènes IGF1 et IGF2 (Insulin-like Growth Factor)** ont été isolés dans les ovocytes de la truite arc en ciel. Leur quantité a été corrélée à la compétence de développement de l'ovocyte et à la survie embryonnaire qui est passée de 0 à 66-92% quand les abondances relatives en IGF1 et IGF2 passent respectivement de 0,8 à 2 et de 0,9 à 2,5 (Aegerter et *al.*, 2003). D'une façon générale, Aegerter et Jalabert (2004) montrent que le stock d'ARNm d'origine maternelle est corrélé à la survie à un stade de développement spécifique.

1.1.5.1.2.3. Le globule huileux

La taille du globule huileux a été positivement corrélée à la survie chez le capelan *Mallotus villosus* (Chambers et *al.*, 1989) et à la croissance chez le sandre américain *Sander vitreus* (Moodie et *al.*, 1989). Les larves de *Pomacentrus ambiommensis* provenant d'ovocytes ayant un plus gros globule huileux présentaient une meilleure survie (Mc Cormick, 2003). En effet, le globule huileux forme un réservoir d'énergie pour les embryons et larves en développement pour répondre à leurs demandes métaboliques.

1.1.5.1.2.4. Le Vitellus

Chez le poisson zèbre *Danio rerio*, et via une manipulation directe du volume du sac vitellin, Jardine et Litvak (2003) ont montré que la taille des larves est positivement corrélée au volume initial du sac vitellin. La longueur standard maximale atteinte par les larves, la surface du corps et la durée jusqu'à la résorption totale du sac vitellin décroissent avec la décroissance du volume du sac vitellin. Theilacker (1981), Rana (1985) et Gisbert et al. (2000) ont pu aussi montrer qu'un volume important du sac vitellin résulte en un accroissement de la taille du corps au moment de la résorption complète du sac vitellin et en un accroissement de la durée de résistance au jeun.

Le vitellus est rarement mesuré en quantité. L'indicateur le plus couramment utilisé pour décrire la quantité de vitellus est la taille des œufs. Des corrélations positives ont été établies entre la taille de l'œuf et son contenu en vitellus (Strathmann et Vedder, 1977 ; Turner et Lawrence, 1979).

La variabilité de la taille des ovocytes (richesse en vitellus) au sein d'une même ponte est peu étudiée. Chez la grenouille *Hyla crucifer* par exemple, le coefficient de variation intra ponte du diamètre des œufs varie entre 2.1 et 5.4% (le diamètre d'œuf varie entre 1.08 et 1.48) (Crump, 1984). Cette variation intraponte est le résultat d'un investissement inégal de la femelle dans la répartition de ses ressources dans les ovocytes. La taille des œufs peut (i) soit diminuer au fur et à mesure de la ponte car à la fin de la ponte, les réserves de la femelle sont limitées (cas d'amphibiens du genre *Hynobius*, Takahashi et Iwasawa, 1988) et est le résultat de la limitation des ressources en fin de ponte (ii) soit varier de façon aléatoire. Dans ce cas, il s'agit d'une tactique soit d'ajustement à une distribution inégale du risque de prédation, soit d'une réduction de la compétition entre larves au moment de l'éclosion en agissant sur la taille à l'éclosion (Mc Ginley et al., 1987).

1.1.5.2. Facteurs postérieurs à la fécondation : phase embryonnaire

La période d'incubation est critique pour le développement des embryons malgré le faible échange entre l'œuf et le milieu extérieur. Les facteurs qui agissent pendant cette phase sont surtout environnementaux.

1.1.5.2.1. L'oxygène

Le taux d'oxygène a une signification particulière pour les embryons en développement car la circulation sanguine est très peu développée et la diffusion joue un rôle très important (Kamler, 1992). Tout comme la prédation, le déficit en oxygène a été considéré

comme facteur majeur de mortalité embryonnaire chez les poissons ovipares (Kamler, 2002). Un retard du développement embryonnaire a été reporté sous des conditions de déficit d'oxygène chez beaucoup d'espèces de poissons (Zhukinskij, 1986 *In* :Kamler, 2002 ; Kamler, 1992). Une faible teneur en oxygène dans le fluide périvitellin de l'œuf est responsable d'une éclosion précoce et prématurée par stimulation de la sécrétion de chorionase et de la mobilité de l'embryon (Rothbard, 1981 ; Shireman et Smith, 1983 ; DiMichele *et al.*, 1986).

Au sein d'une même ponte, deux cas de différence de vitesse de développement embryonnaire engendrés par une consommation d'oxygène différente entre embryons ont été décrits dans la littérature :

* Le poisson clown (Green *et al.*, 2006) : la ponte se présente sous forme d'un cercle avec des œufs en position centrale et d'autres en position périphérique. Deux heures après la fécondation, les embryons se développant dans la partie centrale sont plus grands, ils consomment plus d'oxygène (33% en plus) et à l'éclosion, ils donnent naissance à de grandes larves (taille, profondeur du crâne, diamètre de l'œil, surface du corps).

* Le hareng (Stratoudakis *et al.*, 1998) : la ponte se présente en plusieurs couches superposées. Les œufs de la couche inférieure montrent un retard de développement à cause de la restriction de la circulation de l'eau et donc de la réduction de l'apport d'oxygène pour les embryons en développement. Selon Napier (1993), l'oxygène est important pour le métabolisme des embryons en développement.

1.1.5.2.2. La salinité

Malgré le faible échange entre l'œuf et son milieu extérieur, des relations entre la salinité de l'eau et la vitesse du développement embryonnaire des poissons ont été décrites dans la littérature. Chez le saumon Atlantique *Salmo salar* (espèce anadrome) le développement embryonnaire se déroule normalement sous une salinité maximale de 3‰ au-delà de laquelle (5‰ à 10‰) le développement s'arrête (Li *et al.*, 1989). Chez une population de sandre *Sander lucioperca* (estuaire du fleuve de Dniپر, Ukraine), des œufs incubés à une salinité de 2‰ ou au dessus de 6‰ donnent naissance à des larves malformées sans pour autant influencer la durée d'incubation (Belyj, 1967 *In* : Kamler, 2002).

Par contre, Holliday et Blaxter (1960) ont pu montrer chez le hareng que la salinité n'affecte pas directement le taux ontogénique, mais à faible salinité, un retard de l'éclosion a été reporté. Swanson (1996) a montré chez le chanos (*Chanos chanos*) que la salinité affecte aussi bien le taux d'absorption du vitellus que la croissance larvaire : les larves qui éclosent dans une eau d'une salinité de 20‰ présentent plus de réserves vitellines mais sont de plus petite taille et leur croissance est plus faible en comparaison aux larves écloses dans une eau de salinité de 35 et 50‰.

1.1.5.2.3. Facteurs d'éclairement

Selon Toetz (1966), MacCrimmon et Kwain (1969) et Leitritz et Lewis (1976), la lumière accélère l'ontogénie embryonnaire chez *Lepomis macrochirus*, *Oncorhynchus mykiss*, et *O. nerka* respectivement. Aussi, Ryzhkov (1976) a montré une accélération du taux morphogénétique (particulièrement au début de la gastrulation et à la fermeture du blastopore) et une accélération de l'éclosion chez *Salmo ischchan* sous l'action de la lumière. Une accélération du développement des embryons de coregonidés les plus âgés à l'approche de l'éclosion par la lumière a été observée aussi par Chernyaev (1981).

1.1.5.2.4. La température

Chez les poissons, la température de l'eau influence le développement ontogénique selon deux directions. Elle joue un rôle de contrôle du taux ontogénique au sein de l'intervalle de température toléré par l'espèce et un rôle léthal au-delà de cet intervalle (Brett, 1979). La température peut accélérer ou retarder le développement embryonnaire. Elle influence le développement et l'activité des glandes de l'éclosion ainsi que le métabolisme et par conséquent la demande en oxygène (Kamler 1992, 2002 ; Kamler et al., 1998). De plus, la solubilité des gaz, et particulièrement de l'oxygène, diminue avec l'augmentation de la température de l'eau.

Chez plusieurs espèces d'eau douce et durant les stades précoces de vie, Kamler (2002) a reporté que la température accélère le taux ontogénique de façon uniforme au sein de certains intervalles ontogéniques : chez le saumon *Salmo salar*, cet intervalle correspond à la période allant du stade œillet à l'éclosion (Ryzhkov, 1976 dans Kamler, 2002). Chez *Acipenser stellatus* et *A. gueldenstaedti* (Detlaf and Detlaf, 1960), *Cyprinus carpio* (Peñáz et

al., 1983 ; Shelton et Rothbard, 1993), *Ctenopharyngodon idella* (Shelton et Rothbard, 1993) et *Coregonus albula* (Luczynski et Kirklewska, 1984), cet intervalle correspond à toute la période embryonnaire. Chez *Oncorhynchus keta* (Beacham et Murray, 1985) ce secteur correspond aux moments de l'éclosion et l'émergence. Chez le saumon *Salmo salar*, Gorodilov (1991) a reporté une accélération du taux ontogénique par la température durant les premiers clivages. Le même constat a aussi été fait par Pépin (1991) en se basant sur une revue de données pour les espèces marines pélagiques. Par ailleurs, des études en laboratoire ont montré que l'élévation de la température d'incubation des œufs produit aussi bien des larves de petite taille (Alderdice et Velsen, 1971) que de plus grande taille (Bengtson *et al.*, 1987; Benoit et Pépin, 1999).

En fonction de la température, les individus à l'éclosion présentent différents états d'avancement dans le développement. Chez la carpe commune, les œufs incubés sous haute température donnent naissance à des larves présentant de plus gros sacs vitellins et des mâchoires, nageoires, cœur et système circulatoire moins développés (Korwin-Kossakowski, 2008). Aussi, chez la morue *Gadus morhua* des larves de petite taille, moins développées, éclosent précocement à partir d'œufs incubés à haute température (Jordaan *et al.*, 2006).

La température agit aussi sur la durée de l'éclosion. Selon Kamler *et al.* (1998), le nombre de jours entre 5% d'éclosion et 95% d'éclosion passe de 10 à 2,8 jours lorsque la température croît de 10 à 19°C chez le hotu *Chondrostoma nasus*. Donc à haute température, l'éclosion est plus synchrone.

Des effets plus spécifiques de la température ont été reportés chez les embryons et les larves à l'éclosion. Ainsi, les faibles températures induisent une augmentation du nombre de fibres musculaires pendant l'embryogenèse chez le saumon d'Atlantique *Salmo salar* (Stickland *et al.*, 1988 ; Usher *et al.*, 1994 ; Nathanailides *et al.* 1995) et du nombre de vertèbres des larves de truite *Salmo gairdneri* à l'éclosion (Kwain, 1975) augmentant ainsi le potentiel de croissance ultérieur.

1.1.5.3. Facteurs postérieurs à la fécondation : Au moment de l'éclosion

Selon Yamagami (1988), Geffen (2002) et Steinfeldt (2010), au moment de l'éclosion, les larves peuvent présenter différents stades de développement. Les différences de taille observées entre les larves à l'éclosion sont liées à l'âge à l'éclosion et sont dues aux différents stades de développement auxquels l'éclosion a eu lieu. En effet, chez plusieurs espèces de

poisson, à partir d'œufs fécondés au même moment, les larves peuvent éclore sur plusieurs jours ce qui peut avoir d'importantes implications sur la croissance et la survie larvaire, soit au sein d'une même ponte comme chez le hareng *Clupea harengus* (Geffen, 2002), le sandre *Sander lucioperca* (Steenfeldt et al., 2010) ou le colin d'Alaska *Theragra chalcogramma* (Porter et Bailey, 2007), soit entre différentes pontes comme chez la loquette d'Amérique *Macrozoarces americanus* (Methven et Brown, 1991), la morue du Pacifique *Gadus macrocephalus* (Laurel et al., 2008) ou le colin d'Alaska *Theragra chalcogramma* (Porter et Bailey, 2007). Ces auteurs ont constaté que les larves qui éclosent lors des premières heures sont généralement de plus petite taille et présentent un plus gros sac vitellin par comparaison aux larves qui éclosent plus tard.

Ces constats étaient vrais sous plusieurs températures d'incubation testées (0, 2, 4, 6 et 8°C) par Laurel et al. (2008). Les larves qui ont éclos précocement ont montré aussi un meilleur taux de survie en l'absence de nourriture (DL50). Aussi, Alderdice et Forrester (1974), Methven et Brown (1991), Geffen (2002), Kestemont et al. (2003) et Porter et Bailey (2007) ont montré que les petites larves qui éclosent en premier ont un taux de croissance plus fort comparées aux larves qui éclosent tardivement. Ce fort taux de croissance se traduit par un nivellement voire un dépassement de taille quelques jours après l'éclosion. Ninness et al. (2006) considèrent que la présence du chorion limite la croissance chez les embryons qui éclosent tardivement. Ces auteurs ont pu montrer que le contenu en protéines des larves sans chorion était de 28 à 72% plus important que celui des larves avec chorion.

Toutefois, cette éclosion précoce donne naissance à des larves moins développées correspondant à un stade de développement moins avancé. En effet, Porter et Bailey (2007) ont montré que les larves de colin à éclosion précoce sont morphologiquement moins développées, leur réponse à une stimulation physique (toucher) est faible et leur vitesse de fuite est lente. Ces auteurs ont suggéré que les larves précoces auraient un système nerveux (neuromastes) moins développé que les larves à éclosion tardive.

Par contre, pour le seul cas de la capucette *Menidia menidia*, Bengtson et al. (1987) ont montré que la taille des larves diminue en avançant dans la période d'éclosion. Ces auteurs suggèrent que les embryons qui mettent plus longtemps pour éclore dépendent plus d'énergie pour leur métabolisme au dépend de la croissance.

1.1.5.4. Facteurs postérieurs à l'éclosion

1.1.5.4.1. Facteurs abiotiques

1.1.5.4.1.1. La température

Selon Rombough (1996) et Fielder *et al.* (2005), la température affecte tous les aspects du développement précoce des larves comme les efficacités d'absorption et d'utilisation du vitellus (Hart et Purser, 1995 ; Hardy et Litvak, 2004), le moment de la mise en place de l'alimentation exogène, le taux de rationnement, la croissance (Gracia-López *et al.*, 2004 ; Berlinsky *et al.*, 2004 ; Hart et Purser, 1995), la survie (Gadomski et Cadell, 1991 ; Bidwell et Howell, 2001 ; Berlinsky *et al.*, 2004), le comportement et la vitesse de nage (Johnston et Mathias, 1994).

Par ailleurs, la température agit aussi bien sur la croissance larvaire que sur le taux de cannibalisme et la survie. La croissance est optimale quand la température se situe dans la zone de préférence thermique. Une haute température au sein de cet intervalle améliore la croissance chez plusieurs espèces : *Takifugu obscurus* (Shi *et al.*, 2010), *Mycteroperca rosacea* (Gracia-López *et al.*, 2004), *R. tapirina* (Hart et Purser, 1995) et *Centropristis striata* (Berlinsky *et al.*, 2004). En dehors de cette zone de préférence thermique, des effets négatifs de la température peuvent apparaître tels que l'augmentation de l'hétérogénéité de croissance induisant des hétérogénéités de taille élevées et l'émergence du cannibalisme comme chez la perche commune (Kestemont et Mélard, 2000), l'augmentation du taux de malformation larvaire comme chez le poisson Saint-Pierre *Centropristis striata* (Berlinsky *et al.*, 2004) et la réduction de la survie (Johnson et Katavic, 1986).

Kestemont et Mélard (2000) ont aussi observé chez les juvéniles de perche commune qu'une élévation de la température de 17 à 23°C s'accompagne d'une augmentation de l'hétérogénéité de taille et du taux de cannibalisme. Kestemont *et al.* (2003) montrent qu'à de faibles températures, le métabolisme des larves de perche ralentit, induisant une limitation de leurs besoins nutritionnels. Leurs réserves s'épuiseront donc plus tardivement à faible température qu'à haute température et le comportement cannibale en conséquence sera nettement atténué.

1.1.5.4.1.2. Facteurs d'éclairement

Ces facteurs influencent les performances des larves tant par la durée de la photopériode que par l'intensité lumineuse. Jourdan (1999), Kestemont *et al.* (2000) et

Kestemont *et al.* (2003) ont montré chez les larves de perche qu'une longue photopériode augmente significativement le taux de survie larvaire de 17% en passant du traitement L:O (8:16) au traitement (24:0). Cette augmentation du taux de survie, accompagnée par une diminution des taux de cannibalisme (Jourdan, 1999), est expliquée par une augmentation de l'état de satiété et de la probabilité plus élevée de rencontre de proies sous de longues photopériodes.

En appliquant différentes intensités lumineuses, Barahona-Fernandes (1979) et Tamazouzt *et al.* (2000) ont observé un meilleur taux de croissance chez les larves de perche et de bar élevées sous de fortes illuminations (200 lx). Toutefois, le taux de cannibalisme ne paraît pas être affecté (Kestemont *et al.* 2000). Selon Jourdan (1999) et Kestemont *et al.* (2003), la survie des larves de perche augmente de 26% en augmentant l'intensité lumineuse de 30 à 90 lx. Ceci est dû à l'amélioration de l'efficacité de capture des proies par augmentation de la distance de réaction des larves et du contraste entre les particules alimentaires et l'environnement.

1.1.5.4.2. Facteurs nutritionnels

Les facteurs nutritionnels (composition de l'aliment, taux de rationnement, nombre de repas par jour, taille des particules alimentaires, moment du premier repas...) sont principalement responsables de l'établissement de hiérarchies sociales et du cannibalisme dans les populations de jeunes poissons mises en élevage (Hecht et Pienaar, 1993).

Chez le brochet, Engström-Öst *et al.* (2005) ont obtenu différentes courbes de croissance larvaire en fonction du type d'aliment. Le meilleur taux de croissance a été obtenu pour les larves nourries avec du zooplancton vivant en eau douce. Chez le sandre, Xu *et al.* (2003) ont obtenu une meilleure croissance avec des larves nourries à l'aide de nauplii d'*Artemia* enrichis (Vitamine C et acides gras hautement insaturés). Ces larves ne montrent pas de malformations et sont plus résistantes aux stress.

1.1.5.4.3. Densité d'élevage et hétérogénéité de taille

Pendant la phase d'élevage larvaire, la densité est souvent problématique car elle influence directement ou indirectement le cannibalisme, principale cause de mortalité en

aquaculture. Kestemont *et al.* (2000) ont montré que le cannibalisme chez les larves de perche est inversement proportionnel à la densité et qu'une faible densité favorise l'émergence du cannibalisme. En effet, en passant d'une densité de 100 à 10 larves par litre, le taux de cannibalisme a augmenté et la survie a été réduite. Ce fait a été expliqué par le développement d'une hiérarchie liée à des comportements de dominance et de territorialité sous de faibles densités, favorisés par la disponibilité de l'espace et une plus forte motivation de la larve au maintien d'un territoire (Kestemont *et al.*, 2003). Inversement, chez les larves de brochet élevées dans des cages illuminées, les comportements agressifs sont d'autant plus intenses que la densité d'élevage est élevée (Ziliukiene et Ziliukas, 2005).

Slembrouck *et al.* (2009) ont montré que l'augmentation de la densité de stockage ne compromet pas la croissance. Une forte densité diminue l'impact du cannibalisme via des mécanismes complémentaires notamment le retardement de l'émergence du cannibalisme, la diminution de la proportion de cannibales dans la population et probablement la diminution du taux de cannibalisme par tête étant donné que la prédation devient compliquée et moins dirigée à haute densité.

L'hétérogénéité de taille joue aussi un rôle déterminant dans l'expression du cannibalisme en larviculture puisque le moment d'apparition de ce phénomène et l'intensité de son impact dépendent fortement du rapport entre la taille du prédateur et celle de la proie (Baras et Jobling 2002). Kestemont *et al.* (2003) considèrent que l'hétérogénéité initiale de taille est une cause et une conséquence du cannibalisme. En effet, grâce à l'avantage de taille, les grandes larves mangent plus facilement que les plus petites. Ceci est particulièrement vrai pendant de la période de transition de l'endotrophie à l'exotrophie (Jourdan, 1999).

1.2. Présentation des espèces étudiées

1.2.1. Le Brochet *Esox lucius*

Le brochet (Fig. 9) est un poisson téléostéen de l'ordre des Esociformes et de la famille des Esocidae. Il est rencontré aussi bien dans les eaux douces que saumâtres et affectionne les eaux tranquilles, généralement claires et mésotrophes (Bruslé et Quignard, 2001). C'est un poisson carnassier qui se situe au sommet de la chaîne alimentaire. En pisciculture d'étang, il est utilisé comme régulateur des populations piscicoles. Le brochet

manifeste un comportement cannibale très tôt au stade larvaire (32^{ème} jour) quand les larves ont une taille de 30,3 mm (Giles *et al.*, 1986). En élevage, ce comportement est lié à la densité de stockage et à la disponibilité en nourriture (Žiliukienė et Žiliukas, 2005).



Figure 9 : Le brochet *Esox Lucius* [1]

La maturité sexuelle chez le brochet est atteinte dès la première année pour les mâles et à deux ans et plus pour les femelles (Bruslé et Quignard, 2001). La ponte a lieu quand certaines conditions sont réunies : indice gonado-somatique (IGS) aux alentours de 8-9% pour les femelles, conditions climatiques (température), hydrologiques (crues) et environnementales favorables. Elle est déclenchée par un accroissement de la photopériode et une élévation de la température à 6-8°C.

La fécondité de la femelle de brochet est variable, elle est estimée entre 15.000 à 45.000 œufs par Kg de poids frais (Bruslé et Quignard, 2001). La ponte est fractionnée en petit lots de dizaines d'œufs. Ces derniers de couleur jaune orangé et de 2,3 à 2,4 mm de diamètre adhèrent au support végétal leur servant d'abris contre les prédateurs. En milieu naturel, la fécondation se fait par la laitance de trois à six mâles qui accompagnent la femelle pendant la période de ponte (Bruslé et Quignard, 2001).

La durée d'incubation est variable et dépend étroitement de la température. Elle est de 110 à 130 degrés jours (DJ) soit en moyenne 10 jours à 12°C (Bruslé et Quignard, 2001). A l'éclosion les larves font 8,5 à 9 mm et un poids compris entre 10 et 11 mg (Craig, 1996). Le gonflement de la vessie natatoire se produit après 9-10 jours environ quand la larve se détache du substrat (Billard, 1983 ; Craig, 1996).

Durant les premiers jours post-éclosion, les larves demeurent fixées aux végétaux grâce à des glandes céphaliques, après les larves libres commencent à s'alimenter de proies vivantes. Au début (10-20 mm de taille), elles sont planctonophages et se nourrissent de petits crustacés (copépodes, cladocères), de rotifères, d'insectes et de vers avant de devenir entomophages (insectes de 20-30 mm), puis ichtyophages (20 cm).

La résorption a lieu à 300 DJ post fécondation selon Bruslé et Quignard (2001) et 160-180 DJ post éclosion selon Billard (1996).

Après l'éclosion, les larves de brochet restent dans les aires de ponte. A une taille de 20 mm, et lorsque le niveau d'eau baisse, elles commencent à se déplacer vers les eaux profondes en suivant un changement graduel d'habitat jusqu'à la fin de l'été (Hunt et Carbine, 1951 ; Franklin et Smith, 1963 ; Forney, 1968). La migration a lieu pendant les jours ensoleillés (Franklin et Smith, 1963). Lorsque les jeunes brochets atteignent une longueur de 40-55 mm (LS), ils commencent à se couvrir d'écailles et leurs yeux commencent à devenir plus petits (Shamardina, 1957). Ils ne sont plus attirés par la lumière et donc vont regagner les eaux profondes (Girsa, 1969).

La croissance des larves de brochet est rapide et dépendante de la température. L'optimum thermique se situe aux alentours de 20°C (Craig, 1996). Le taux de croissance spécifique en taille chez les larves de brochet est de 4,6% j⁻¹ et la vitesse de croissance est de 0.8 mm j⁻¹.

1.2.2. La carpe commune *Cyprinus carpio*

La carpe (Fig. 10) est un poisson de la famille des cyprinidés. Elle est originaire d'Asie centrale, avec une extension naturelle vers l'Est (Chine), le sud et l'ouest (Bassin de l'Euphrate et du Danube) (Balon, 1974). Elle est actuellement très bien acclimatée en France et est commune dans les étangs des Dombes, de Sologne, de Lorraine, de Brenne et de Camargue au point d'être considérée comme typiquement autochtone (Bruslé et Quignard, 2001)



Figure 10 : La carpe *Cyprinus carpio* [2]

La carpe fréquente les eaux tièdes ou chaudes, stagnantes (lacs, étangs, réservoirs) ou lentes (cours d'eau inférieur dans la zone à brème), à fonds sablonneux ou vaseux riches en végétation aquatique. C'est une espèce grégaire et benthique, sédentaire et de mœurs nocturnes. Elle est aussi photophobe, sélectionnant les habitats à faible intensité lumineuse (< 100 lx). Conformément à un comportement phytophile (Escudero *et al.*, 1997), la carpe recherche les habitats riches en végétation,

La carpe est un poisson omnivore à forte tendance carnivore. Elle possède un large spectre alimentaire avec une préférence pour la nourriture « la plus disponible au moindre effort ».

La maturation sexuelle et la ponte chez la carpe sont réglées par le facteur thermique (températures tièdes à chaudes : > 15°C) qui constitue le facteur primordial de contrôle de la reproduction et par des photopériodes longues (16L : 8O) (Davies *et al.*, 1986). La fécondité de la femelle est très élevée (80000 à 150000 ovocytes/kg de poids frais de femelle). La mortalité pendant la phase embryonnaire atteint souvent 99% (Osse et Van den Boogaart, 1995). La ponte se déroule de mai à juillet, voire de mars à août selon les régions (Jankovic, 1971 ; Crivelli, 1981). La maturation ovarienne est asynchrone, faite de vagues successives d'ovocytes et la ponte est de ce fait fractionnée. Chaque femelle dépose ses œufs en 2 à 3 fois sur une période de 10 à 14 jours (Balon, 1995a). Les œufs ont un diamètre de 1.2 à 1.8 mm qui augmente avec l'âge de la femelle (Nikolsky, 1963).

L'incubation des œufs dure 70 degrés-jours. L'éclosion se produit après quatre à cinq jours et les larves à l'éclosion mesurent 4,5 à 5 mm. Elles sont d'abord fixées aux plantes aquatiques puis libres. Elles se nourrissent de plancton (rotifères) puis deviennent benthophages. Les

modalités de la croissance larvaire ont été étudiées par Osse et *al.* (1997). Elles témoignent d'allométries positives et négatives répondant à des priorités vitales comme le développement des systèmes organiques favorisant la prise alimentaire précoce (région céphalique avec développement des yeux pour le repérage des proies et de l'ouverture buccale) et l'échappement aux prédateurs (région caudale assurant une nage accélérée par saccade).

Chapitre 2 : Effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves chez le brochet *Esox lucius*

2.1. Objectifs

Le brochet est un pondeur printanier précoce avec une ovogenèse de type groupe-synchrone. En fonction de la latitude, la fraie a lieu entre février et début Juin. Elle peut être interrompue par les changements thermiques brusques ou l'abaissement important du niveau d'eau. La ponte est induite par l'élévation printanière de la température de l'eau, l'allongement du cycle diurne, la luminosité intense et la submersion des secteurs enherbés accessibles. Le développement des ovaires du brochet est de type groupe-synchrone avec deux ou plusieurs générations d'ovocytes à différents stades de développement qui co-existent. Les poissons sont capables de pondre à plusieurs reprises (ponte fractionnée) après l'achèvement du cycle ovarien ce qui donne lieu à une ponte annuelle unique qui se produit au début du printemps. Les larves de brochet développent précocement un comportement agressif et cannibale (à partir de 32 jours post éclosion, Giles *et al.*, 1986) ce qui engendre des pertes considérables lors de sa domestication.

En appliquant une température pour l'incubation des œufs de 16.8-19.0°C, Ivanova et Svirskaya (2009) ont montré que l'éclosion des larves de brochet s'étale sur cinq jours et que les larves à l'éclosion ne présentent pas de différences significatives de la taille initiale et du taux de croissance en longueur en fonction de la date d'éclosion. Il est à noter que la température appliquée pendant la phase d'incubation dans cette étude est loin de l'optimum thermique pour le développement des œufs (entre 9 et 15°C selon Lillelund, 1967 *In : Billard, 1983*) ce qui peut accélérer le développement embryonnaire et probablement amener les larves à éclore à une taille plus petite. De plus, ces observations correspondent à des larves issues d'une seule femelle et en l'absence de données statistiques sur la puissance des tests, la fiabilité de ces résultats est à vérifier. D'autre part, de précédentes études sur les larves de perche, pondeur printanier précoce également, ont montré que la taille des larves aussi bien aux niveaux intra-ponte (Trabelsi, 2007) qu'inter-ponte (Kestemont *et al.*, 2003), augmente significativement avec le moment d'éclosion.

Vu les spécificités biologiques du brochet, l'existence d'une certaine ambiguïté quant aux caractéristiques des larves selon le moment d'éclosion lors des précédentes études et l'intérêt piscicole de l'espèce, on a mené, lors de cette étude, deux expérimentations avec le brochet. Une première a pour objectif de tester chez le brochet, en condition thermique optimale et avec un nombre plus important de pontes (3 pontes), si le moment d'éclosion structure la morphologie initiale des larves. La deuxième expérience permet de suivre comment cet effet du moment d'éclosion (s'il existe) évolue avec l'âge des larves et quelles sont les

conséquences sur la croissance des larves à éclosion précoce et tardive pendant la phase d'alimentation endogène. Les résultats de cette étude seront discutés en rapport avec la biologie de l'espèce et ses caractéristiques de reproduction.

2.2 Matériels et méthodes

2.1.1. Matériel biologique

Trois fractions de trois pontes (poids : 230, 200 et 250g) ont été obtenues après un stripping de trois femelles (F1 : 59 cm, 1,6 kg ; F2 : 53 cm, 1,1 kg ; et F3 : 70 cm, 2,6 kg), le 16 mars 2009, et une fécondation artificielle des ovocytes. Une quatrième fraction de ponte provenant d'une autre femelle (F4 : 80 cm, 3,2 kg) a été obtenue, le 7 avril 2009 selon le même protocole. L'idée de départ était de tester deux dates de ponte. Mais les 2 autres femelles qui ont pondu le 7 avril ont donné des pontes de très mauvaise qualité, ce qui fait que la seule ponte utilisable du 7 avril (F4) n'a pu que compléter l'expérience. Au préalable, les géniteurs ont été anesthésiés dans un bain contenant 0,1 ml L⁻¹ d'une solution composée de 10% d'eugénol et 90% d'éthanol. L'ovulation a été induite par une injection unique d'extrait hypophysaire de carpe (4 mg.kg⁻¹ de poids frais). Les mâles ont aussi reçu une dose de 2 mg.Kg⁻¹ de la même hormone pour augmenter la production de sperme. Afin d'éviter un effet paternel lié à la polyandrie, chaque fraction d'œufs a été fécondée par la laitance d'un seul mâle. Tous les géniteurs proviennent d'un même étang (Neuf-Etang, 8 ha, Domaine de Lindre, Moselle, France) et ont été nourris avec des poissons fourrage durant toute leur vie (élevage en étang de polyculture).

Juste après la fécondation, chaque fraction de ponte a été séparément placée dans des sacs en plastique avec ajout d'oxygène pur et transportée au laboratoire dans des caisses en polystyrène. A leur arrivée, les œufs (1,5 degrés jours, 13.5°C) ont été acclimatés à la température de l'écloserie (12°C), puis incubés séparément dans quatre bouteilles de Zoug (Fig. 11).



Figure 11 : Incubation des œufs de brochet dans les bouteilles de Zoug (16 Mars 2009)

Durant toute la période d'incubation, la température a été maintenue à $12,0 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$. La teneur en oxygène dissous a été maintenue entre 8 et 9 mg L^{-1} . Les concentrations en ammonium et en nitrite dans l'écloserie n'ont pas dépassé les 0,02 et $0,2 \text{ mg L}^{-1}$ respectivement. La photopériode et l'intensité lumineuse ont été fixées à 12L : 12O et 190 lx respectivement.

Après 70 degrés.jours (DJ) d'incubation dans des bouteilles de Zoug, les œufs des quatre femelles ont été étalés séparément dans des clayettes de l'écloserie E1 (Fig. 12) afin de faciliter la récupération et la séparation des larves écloses à différents temps depuis le début d'éclosion. Trois intervalles de temps correspondant respectivement au début des éclosions, à l'éclosion en masse et à la fin des éclosions ont été définis, les larves ont été désignées comme précoces (larves écloses durant les premières 24h), intermédiaires (larves écloses durant les 6h suivantes) et tardives (larves écloses durant les 18h suivantes).



Figure 12 : Incubation des œufs de brochet dans les clayettes (16 Mars 2009)

2.1.2 Suivi de la qualité de l'eau

Durant toute l'expérience, le pH, la teneur en oxygène dissous et les concentrations en azote nitreux et ammoniacal ont été suivis trois fois par semaine. La concentration en oxygène dissous a été mesurée à l'aide d'un Thermo-oxymètre de type Bioblock Oxi 320 Set. Le pH a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre Bioblock pH 330 Set et maintenu à des valeurs comprises entre 7 et 8. Si le pH était trop faible (< 7), un ajout de NaHCO_3 (10 g pour une remontée de 0,1 unité pH et un volume de 500 L d'eau) a été effectué. Les dosages des teneurs en azote nitreux et ammoniacal ont été respectivement réalisés à l'aide d'un spectrophotomètre VARIAN CARY1 (UV-visible) selon les méthodes colorimétriques à la sulfanilamide et au bleu d'indophénol. La température de l'eau a été mesurée deux fois par jour (à 8h et 18h).

2.1.3. Protocole expérimental

Dans la première expérience qui a commencé juste après l’acclimatation des œufs à la température de l’écloserie, 30 œufs (10 par femelle ; F1, F2 et F3) ont été pris aléatoirement et placés individuellement dans des piluliers en verre et plongés dans l’eau de l’écloserie (E1) (Fig. 13). A l’approche de l’éclosion (90 DJ post fécondation), les œufs ont été vérifiés toutes les deux heures entre 7h00 du matin et 19h00 le soir, pour détecter le moment exact de l’éclosion. Des photos des larves ont été prises sous la loupe binoculaire à l’éclosion (J0) et au stade de résorption complète du sac vitellin (300 DJ post fécondation selon Bruslé et Quignard, 2001) afin de mesurer 11 paramètres morphométriques dont cinq mesurés directement sur les larves (Fig. 14) (décrits au § 2.1.4). Le taux de croissance spécifique en longueur durant toute la période d’alimentation endogène (J0-J15) a aussi été calculé.



Figure 13 : Incubation individuelle des œufs de brochet dans les piluliers

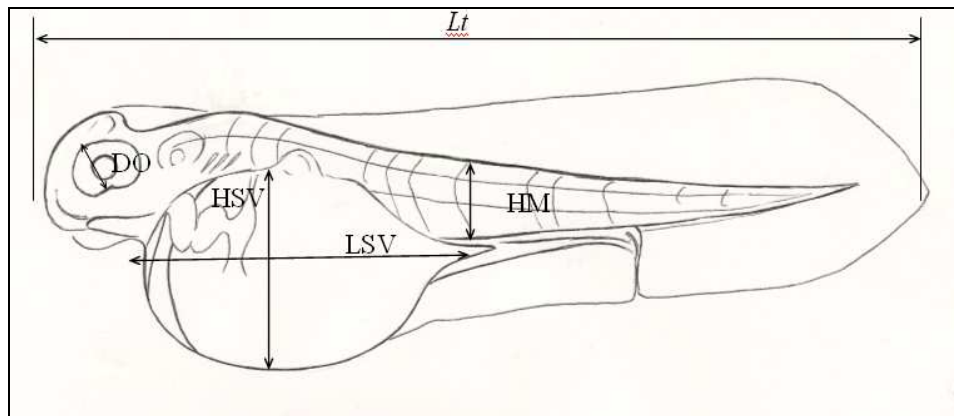


Figure 14 : Paramètres morphométriques mesurés directement sur une larve de brochet. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l’oeil, HSV : hauteur du sac vitellin, LSV : longueur du sac vitellin.

La seconde expérimentation a été réalisée avec les seules larves provenant des femelles F2 et F4, car pour ces deux femelles, le nombre de larves obtenues était suffisant pour suivre leur cinétique de croissance par moment d’éclosion sur 15 jours. Dix larves par moment d’éclosion ont été placées individuellement dans des piluliers en verre regroupés dans la même écloserie. Les piluliers ont été surélevés sur un support afin d’éviter l’échappement des larves. Un total

de 60 larves a été étudié (10 larves par moment d'éclosion pour les deux femelles et les 3 moments d'éclosion). Chaque larve a été photographiée à l'éclosion et aux jours 5, 10 et 15 post éclosion.

2.1.4. Caractérisation morphologique et développement des larves

Une loupe binoculaire reliée à une caméra (Olympus SZX7, Olympus Soft Imaging Solution GmbH Altra 20) a été utilisée pour photographier les larves. Les larves ont été placées dans un verre de montre avec un peu d'eau et tournées sur leur coté afin de pouvoir mesurer toutes les variables morphométriques. Les photos ont été par la suite traitées avec le logiciel cell^A (cell*) à la précision de 0,01 mm afin de mesurer les 5 paramètres précisés en figure 13 (http://www.microscopy.olympus.eu/microscopes/Software_cell_A.htm). Les périmètres du corps (PC, mm) et du sac vitellin (PSV, mm) ont d'abord été tracés avec la souris de l'ordinateur, puis les aires du corps (AC, mm²) et du sac vitellin (ASV, mm²) ont été calculées à l'aide du logiciel. En se basant sur les paramètres mesurés, deux autres variables ont été calculées : le ratio de la longueur totale de la larve sur le périmètre du sac vitellin (Lt/PSV) (Lecyk, 1965) et le volume du sac vitellin (VSV) selon la formule :

$$VSV = \pi/6 * LSV * HSV^2 \text{ (Bagarinao, 1986).}$$

Deux autres paramètres de performance ont également été calculés : le taux de croissance spécifique en longueur (TCSL) :

$$TCSL = ((Ln (Lt \grave{a} Jf) - Ln (Lt \grave{a} Ji)) * 100 / (Jf - Ji)),$$

Et l'efficience d'utilisation du vitellus (EUV)

$$EUV = (AC \grave{a} Jf - AC \grave{a} Ji) / (ASV \grave{a} Ji - ASV \grave{a} Jf) \text{ (Hardy et Litvak, 2004)}$$

Où AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, J : jour, i : initial et f: final.

2.1.5. Analyse statistique

Pour l'expérience 1, une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée afin de mettre en évidence les relations multidimensionnelles qui existent entre les 11 variables morphométriques mesurées à l'éclosion (J0), utilisées comme variables actives de l'ACP, et les variables morphométriques relevées à J15, la croissance et l'efficacité d'utilisation du vitellus, qui ont été utilisées comme des variables illustratives. Le moment d'éclosion (ME) et le numéro de la femelle ont été présentés comme des variables nominales illustratives. La représentativité d'un point est évaluée par sa valeur test, qui est une mesure de distance par rapport au centre de gravité de son groupe calculée en nombre d'écart types. Les paramètres ayant une valeur test supérieure à deux sont considérés comme caractérisant significativement le groupe (Morineau et Aluja-banet, 1998). Une analyse de variance (ANOVA) a été par la suite appliquée en utilisant le logiciel SAS 9.1 avec les procédures GLM, Univariate et GlimPower (SAS/STAT® User's Guide, 1989) avec un effet moment d'éclosion (ddl = 2), un effet femelle (ddl = 2), leur interaction (ddl = 4) et une résiduelle à 16 ddl (N=24 larves analysée au final). Un test *t* de Student a été utilisé pour comparer les moyennes ajustées (Ls means). Le coefficient de variation de l'écart type résiduel (*CV_{etr}*) ainsi que la puissance (*P_{ui}*) sont indiqués. Le seuil minimum de signification a été fixé à $p < 0,05$.

Pour l'expérience 2, une analyse de variance en mesures répétées (J0, J5, J10, J15) a été appliquée avec une procédure mixed de SAS 9.1 (SAS/STAT® User's Guide, 1989). Les effets testés sont l'effet femelle (1ddl), l'effet moment d'éclosion (2 ddl), l'effet âge (3 ddl pour les variables mesurant le corps et 1 ddl pour les variables mesurant le sac vitellin (J0, J5) et leurs interactions. La structure de la covariance utilisée est "*Heterogeneous Compound Symmetry (CSH)* » et on s'est focalisé sur les effets des deux interactions ME*A (6 ddl pour les variables mesurant le corps et 2 ddl pour les variables mesurant le sac vitellin) avec une résiduelle à 149 et 52 ddl respectivement pour les variables mesurant le corps et le sac vitellin et l'interaction F*ME (2 ddl) avec une résiduelle à 54 ddl. Le test de Bonferroni ajusté est utilisé pour comparer les Lsmeans. Le taux de croissance spécifique en longueur (TCSL(0-15)) ainsi que l'efficacité d'utilisation du vitellus (EUV (0-15)) ont été analysés sur les 52 larves ayant survécu à J15 parmi les 60 de départ, par une procédure Glim et Univariate avec les effets F (1ddl), ME (2 ddl) et leur interaction (48 ddl). Les effets principaux sont présentés quand l'interaction entre le moment d'éclosion et l'âge n'est pas significative. Inversement, lorsque l'interaction est significative, les effets principaux n'ont pas de sens et ne sont pas présentés.

2.2. Résultats

2.2.1. Relations entre la morphologie des larves à l'éclosion, leur croissance et leur métabolisme pendant la phase d'alimentation endogène (expérimentation 1)

Sur les 30 œufs étudiés individuellement dans l'expérimentation 1, cinq embryons sont morts durant la période d'incubation et une larve est morte avant la resorption totale du sac vitellin. L'éclosion a duré trois jours (24, 25, 26 Mars, 2009) et les larves ont été collectées entre 9h et 10h DJ correspondant au premier jour (larves à éclosion précoce ME1), de 10h à 11h DJ correspondant au deuxième jour (larves à éclosion intermédiaire ME2) et de 11h à 13h DJ correspondant au troisième jour (larves à éclosion tardive ME3) avec 11, 10 et 4 larves respectivement pour chaque intervalle (Fig. 15). Dans le reste du manuscrit, les larves seront désignées larves ME1, larves ME2 et larves ME3 respectivement pour les larves à éclosion précoces, larves à éclosion intermédiaire et larves à éclosion tardive.

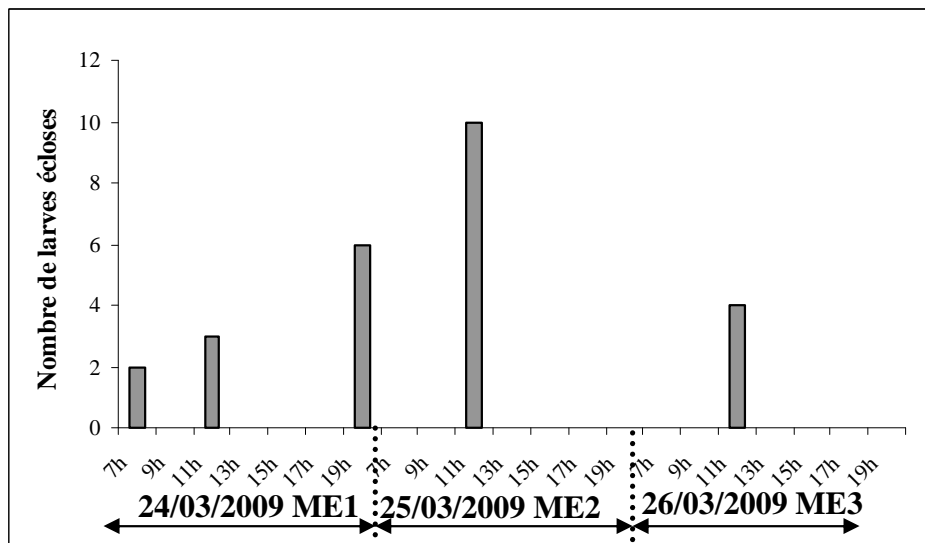


Fig. 15 : Distribution des éclosions des larves de brochet en fonction du temps (n = 25 larves). ME : moment d'éclosion, 1, 2, 3 : précoce, intermédiaire, tardif.

L'analyse en composantes principales a permis de distinguer deux axes qui expliquent 70% de l'inertie (Fig. 16). Le premier axe explique 38% de l'inertie et est caractérisé par les paramètres mesurant le corps à l'éclosion ($LT0$: $r = 0,98$; $AC0$: $r = 0,97$; $PC0$: $r = 0,82$) ; le ratio $Lt0/PSV0$ ($r = 0,64$) et, à un degré de corrélation plus faible, la hauteur du myotome ($HM0$: $r = 0,58$), le périmètre et la longueur du sac vitellin ($PSV0$: $r = 0,57$; $LSV0$: $r =$

0,52). Ces variables sont opposées aux variables illustratives mesurées entre l'éclosion et la résorption totale du sac vitellin : le taux de croissance spécifique en longueur (TCSL : $r = -0,85$) et l'efficacité d'utilisation du vitellus (EUV : $r = -0,71$). Le deuxième axe explique 32% de l'inertie et est caractérisé principalement par les paramètres mesurant le sac vitellin à l'éclosion (ASV0 : $r = 0,83$; PSV0 : $r = 0,75$; VSV0 : $r = 0,74$ et LSV0 : $r = 0,63$) opposés au ratio Lt0/PSV0 ($r = -0,71$) et à la hauteur du myotome (HM0 : $r = -0,60$). Une forte corrélation existe aussi entre l'aire du corps à la résorption du sac vitellin (AC15) et l'axe 2 ($r = 0,70$). Globalement, l'axe 1 est caractérisé par la taille du corps opposée à la croissance. L'axe 2 représente plutôt le sac vitellin opposé au ratio Lt0/PSV0. La corrélation des variables DO0, HSV0, LT15, PC15, HM15 et DO15 avec les deux axes de l'ACP est faible ($<0,50$).

La classification hiérarchique a permis d'identifier trois groupes structurés principalement par les moments d'éclosion (Fig. 17). Un premier groupe (C1) est caractérisé par des individus de petite taille et de faible aire du corps, munis d'un sac vitellin assez volumineux, et présentant un faible ratio Lt0/PSV0 et un fort taux de croissance spécifique en longueur. Il groupe 12 individus parmi lesquels dix larves ME1 et deux larves ME2. La deuxième classe (C2) est composée d'individus ayant un petit sac vitellin à l'éclosion, un faible diamètre de l'œil et une forte efficacité d'utilisation du vitellus. Cette classe regroupe trois larves ME2 et une larve ME1. Enfin, la troisième classe (C3) regroupe des individus de grande taille à faible taux de croissance spécifique et avec une faible efficacité d'utilisation du vitellus. Quatre larves ME3 et quatre larves ME2 appartiennent à cette classe.

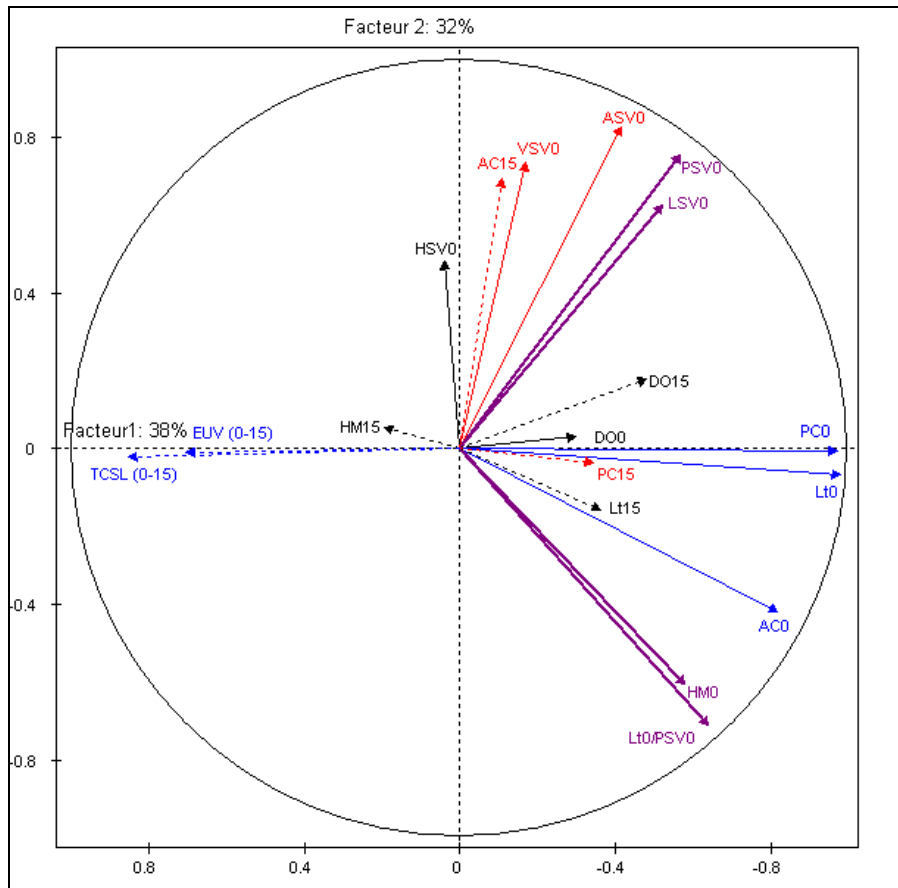


Figure 16 : Cercle des corrélations entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin, et les paramètres de performance mesurée chez les larves de brochet. En trait plein : les variables actives ; en trait pointillé : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV : hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, 15 : à J15 pst éclosion. En caractères bleus, les variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.

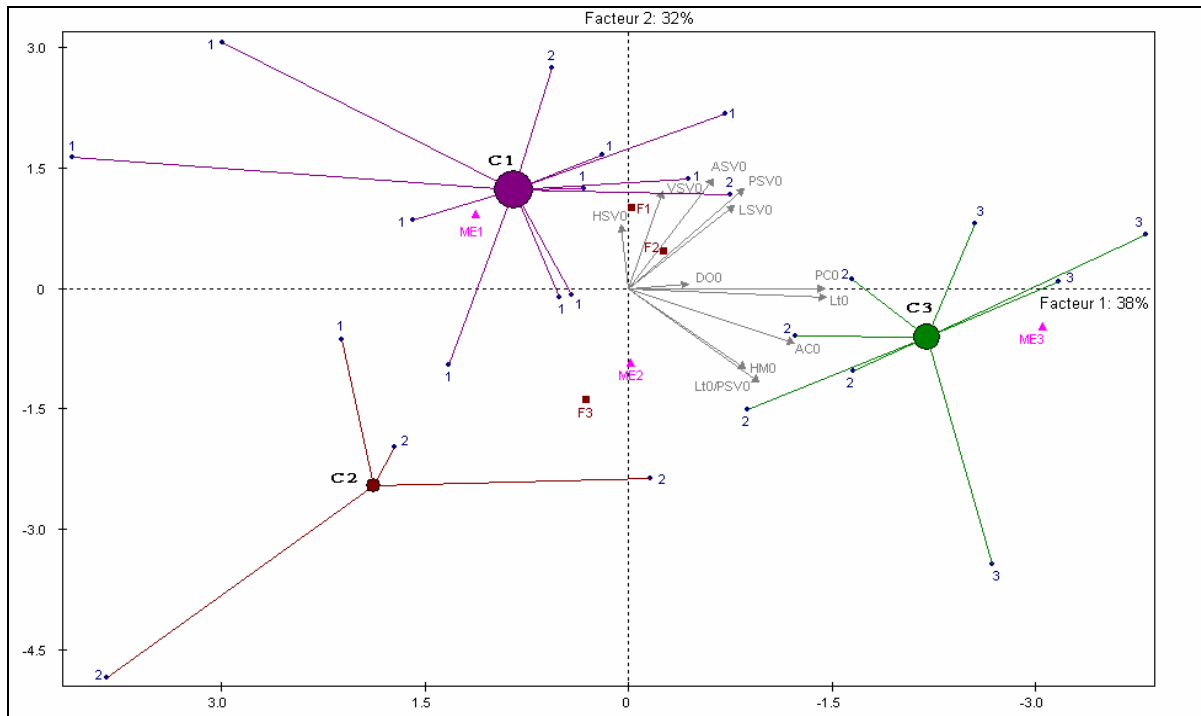


Figure 17 : Projection sur le plan 1-2 de la classification ascendante hiérarchique chez le brochet. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV : hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, C1, C2, C3 : classes, ME : moment d'éclosion, F : femelle. 1 : larves à éclosion précoce, 2 : larve à éclosion intermédiaire, 3 : larves à éclosion tardive.

2.2.2. Caractérisation de la morphométrie des larves en fonction du moment d'éclosion

Un effet moment d'éclosion significatif est mis en évidence pour trois paramètres du corps (LT_0 , AC_0 , PC_0) et le ratio LT_0/PSV_0 (Tableau V). Ces paramètres sont significativement supérieurs chez les larves ME3 par comparaison aux larves ME1. Aucune différence significative n'a été observée pour le diamètre de l'œil, les paramètres du sac vitellin à l'éclosion et les paramètres du corps à J15 (Tableau V). Des différences significatives ont été trouvées pour le taux de croissance spécifique en longueur et l'efficacité d'utilisation du vitellus entre les larves ME1 et ME2 d'une part et les larves ME3. Ces dernières ont présenté de faibles croissances (TCSL (0-15)) et efficacités d'utilisation du vitellus (EUV 0-15). A l'exception de Lt_0 , HM_0 et AC_0 qui étaient significativement plus grandes chez les larves ME2, le reste des variables mesurées n'a pas varié significativement entre les larves ME1 et les larves ME2.

Tableau V. Comparaison des caractéristiques morphométriques et des performances des larves de brochet (expérience 1) en fonction du moment d'éclosion. n : nombre de larves ; ME1 : larves à éclosion précoce ; ME2 : larves à éclosion intermédiaire ; ME3 : larves à éclosion tardive ; CVetr : coefficient de variation de l'écart type résiduel ; Pui : puissance : a, b, c : lettres de signification ; * : différence significative ($p < 0,05$).

	ME1 (n=11)	ME2 (n=9)	ME3 (n=4)	CVetr	Pui
LT0 (mm)*	8,17 a	8,51 b	9,50 c	3%	99%
AC0 (mm ²)*	4,13 a	4,57 b	5,72 c	4%	99%
ED0 (mm)	0,49 a	0,51 a	0,49 a	9%	11%
PC0 (mm) *	18,50 a	18,92 a	20,73 b	3%	99%
LT0/PSV0*	1,02 a	1,05 a	1,11 b	2%	99%
LSV0	2,92 a	2,89 a	3,00 a	5%	14%
HSV0	1,70 a	1,60 a	1,64 a	7%	30%
ASV0	3,80 a	3,55 a	3,89 a	7%	55%
PSV0	7,86 a	7,74 a	8,01 a	4%	20%
VSV0	4,43 a	3,93 a	4,29 a	14%	35%
LT15 (mm)	14,17 a	14,31 a	14,67 a	3%	34%
DO15 (mm)	0,86 a	0,87 a	0,93 a	6%	31%
HM15 (mm)	1,25 a	1,28 a	1,2 a	6%	20%
AC15 (mm ²)	15,70 a	15,25 a	15,44 a	4%	31%

PC15 (mm)	31,17 a	31,33 a	31,96 a	3%	18%
TCSL (0-15)*(%j ⁻¹)	3,66 a	3,46 a	2,87 b	8%	96%
EUV* (0-15)	3,04 a	3,02 a	2,48 b	8%	93%

Un effet femelle significatif est observé pour la plupart des paramètres mesurés (*LT0*, *AC0*, *PC0*, *LSV0*, *HSV0*, *PSV0*, *LT0/PSV0* et *LT15*). Toutefois, à l'exception de *HM0*, l'interaction F*ME n'est pas significative pour toutes les autres variables. La hauteur du myotome à l'éclosion (*HM0*) chez les larves ME2 et ME3 est significativement supérieure par comparaison aux larves ME1 uniquement chez les femelles F1 et F2 (pas de différence chez la femelle F3) (Fig. 18).

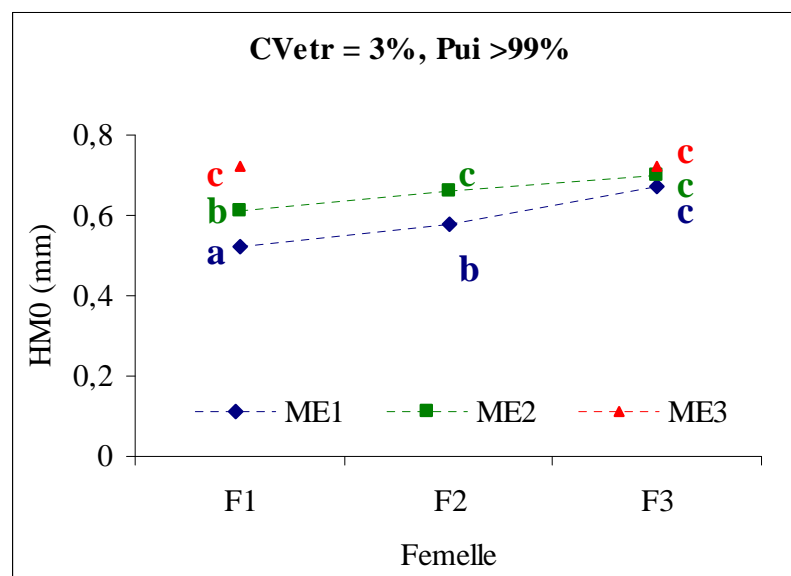


Figure 18 : Effet de l'interaction F*ME sur la hauteur du myotome (*HM0*) chez les larves de brochet à l'éclosion.

2.2.3. Cinétique du développement morphologique et de la croissance durant la phase d'alimentation endogène (expérimentation 2)

Pour les fractions d'œufs provenant des femelles F2 et F4, l'éclosion a duré 1,5 jour et les larves ont été collectées à 94 degrés-jours (larves ME1), 100 degrés-jours (larves ME2) et 106 degrés-jours (larves ME3). Deux et six larves des femelles F2 et F4 respectivement sont

mortes avant d'atteindre le stade de la résorption totale du sac vitellin qui a eu lieu entre J5 et J10 post éclosion. Les mesures des paramètres du sac vitellin n'ont concerné que J0 (éclosion) et J5 car à J10, l'inflation de la vessie gazeuse n'a pas permis de délimiter le sac vitellin qui était déjà bien résorbé.

Les résultats de l'analyse de variance appliquée aux variables morphométriques sont présentés dans le tableau VI et les figures 19 à 23.

Tableau VI. Présentation globale des effets F (femelle), ME (moment d'éclosion), A (âge) et de leurs interactions sur les variables morphométriques et les performances mesurées chez les larves de brochet

Variable	F	ME	A	ME*A	F*ME
LT	S	S	S	S	NS
DO	S	S	S	S	NS
HM	S	S	S	S	NS
AC	NS	NS	S	S	NS
PC	S	S	S	S	NS
LSV	S	S	S	S	NS
HSV	S	S	S	NS	NS
ASV	NS	S	S	NS	NS
PSV	S	S	S	S	NS
VSV	NS	S	S	NS	NS
Rapport LT/PSV	S	S	S	S	NS
TCSL	S	S	S	S	NS

A l'éclosion, les larves ME1 ont montré de plus faibles valeurs pour les paramètres du corps par comparaison à celles obtenues pour les larves ME3 (LT, AC, PC, HM) (Fig. 19a, b, c, d) et un plus gros sac vitellin (LSV, PSV, HSV, ASV, VSV) (Fig. 20a, b et 21a, b, c). Le rapport LT/PSV est significativement supérieur chez les larves ME3 (Fig. 22).

A J5 post éclosion, seule la hauteur du myotome (MH5) varie encore significativement entre les larves ME1 et ME3 (Fig. 19d). A partir de J10 post éclosion (J10 et/ou J15), aucune différence significative n'est observée parmi tous les paramètres mesurés (Fig. 19a, b, c, d). Le taux de croissance spécifique en longueur est significativement plus élevé pour les larves ME1 par rapport aux larves ME2 et ME3 entre J0 et J5 et par rapport aux larves ME3 entre J5

et J10 (Fig. 23). Pour le taux de croissance global pendant la phase d'alimentation endogène (TCSL (0-15)) (Fig. 24), un effet de l'interaction F*ME est enregistré. En fonction des femelles, le taux de croissance TCS (0-15) des larves ME1 est soit égal (cas de F2) soit supérieur (cas de F4) à celui des larves ME2. Quelle que soit la femelle, le taux de croissance relevé sur la période J0-J15 des larves ME1 est supérieur à celui des larves ME3. Aucune différence significative n'est observée pour l'efficacité d'utilisation du vitellus EUV (0-15) entre les trois groupes de larves, mais la puissance du test est faible (11%) (Fig. 25).

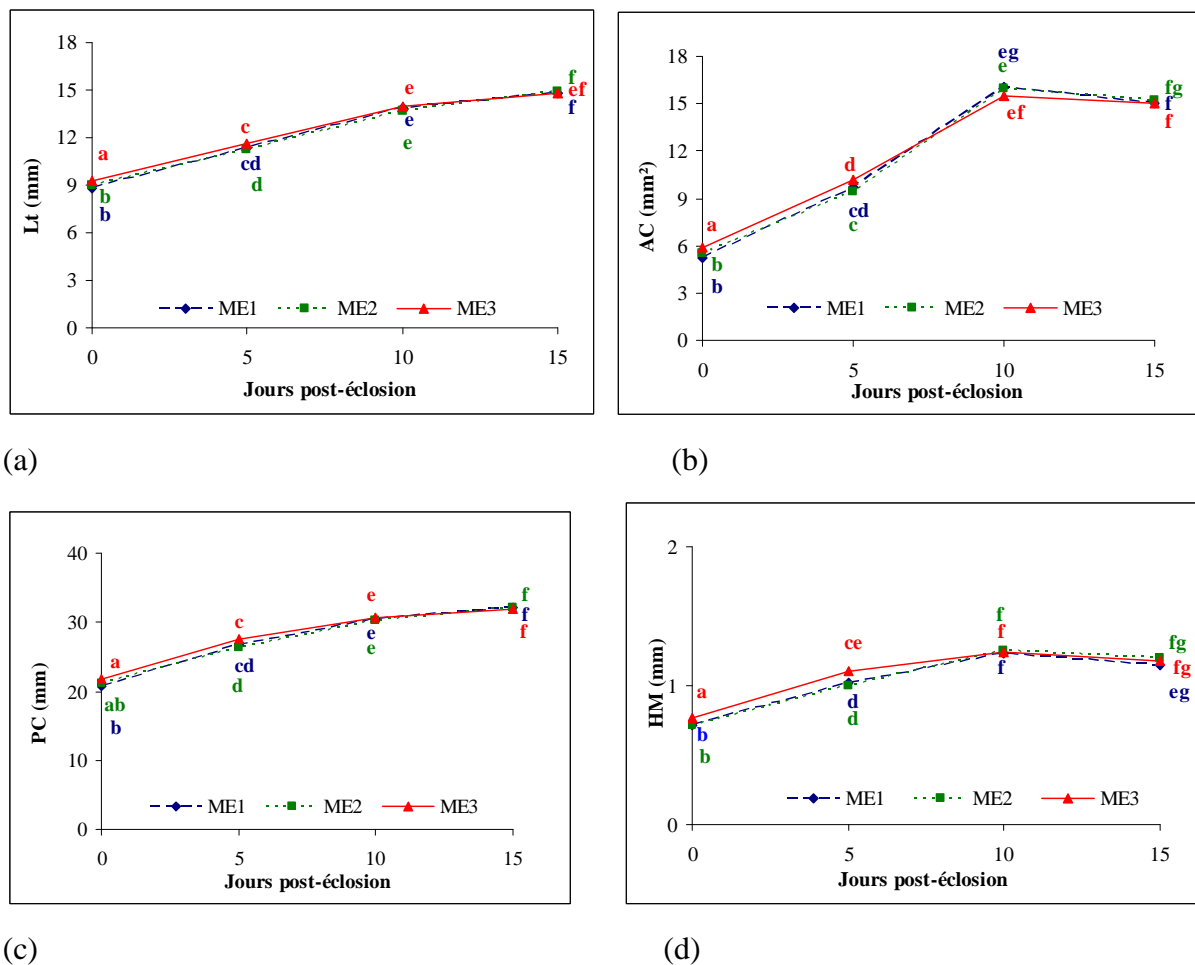
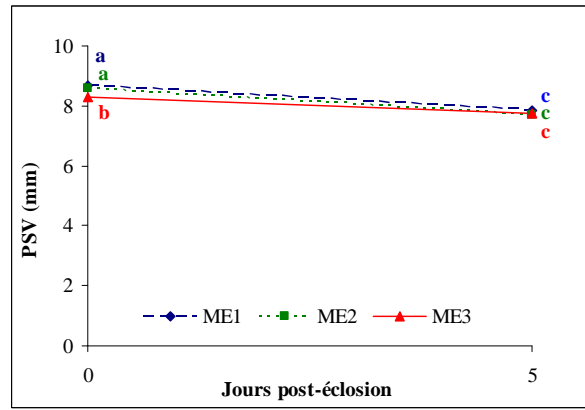
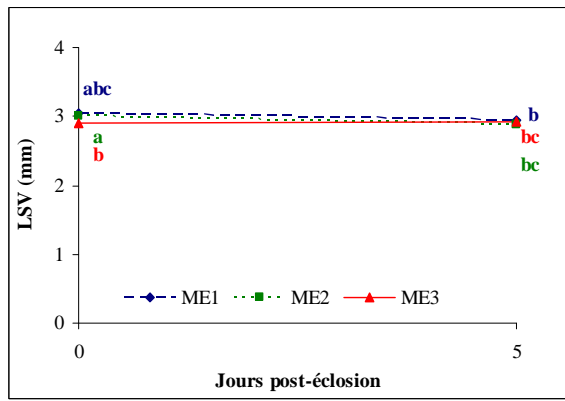


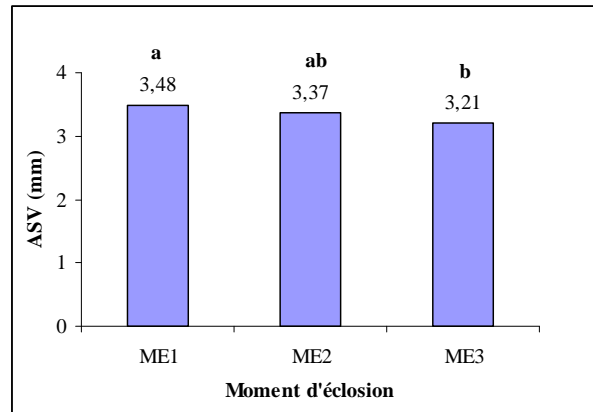
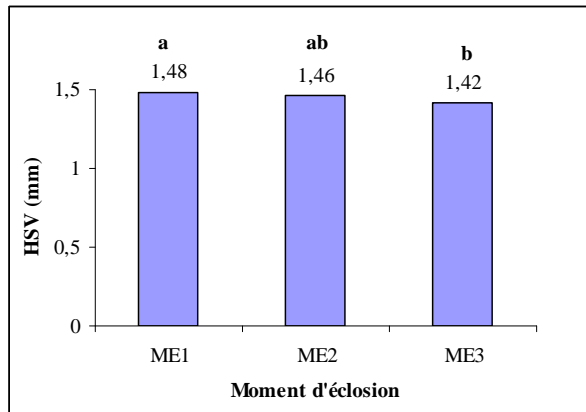
Figure 19 : Effet de l'interaction ME*A sur les paramètres du corps des larves de brochet. (a) Longueur totale ; (b) Aire du corps ; (c) Périmètre du corps ; (d) Hauteur du myotome.



(a)

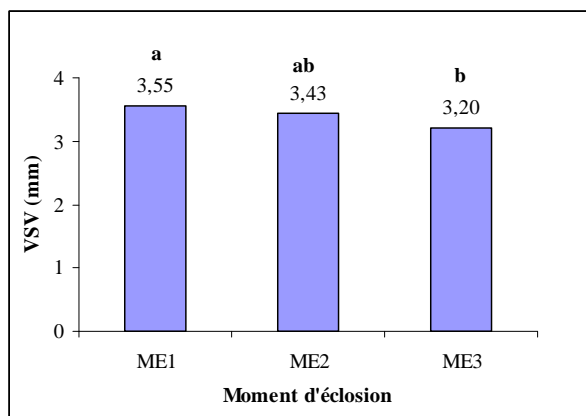
(b)

Figure 20 : Effet de l'interaction ME*A sur les paramètres du sac vitellin au cours de la période J0-J5. (a) Longueur du sac vitellin ; (b) Périmètre du sac vitellin.



(a)

(b)



(c)

Figure 21 : Effet du moment d'éclosion sur les valeurs moyennes des paramètres du sac vitellin au cours de la période J0-J15 : (a) Hauteur du sac vitellin ; (b) Aire du sac vitellin, (c) Volume du sac vitellin.

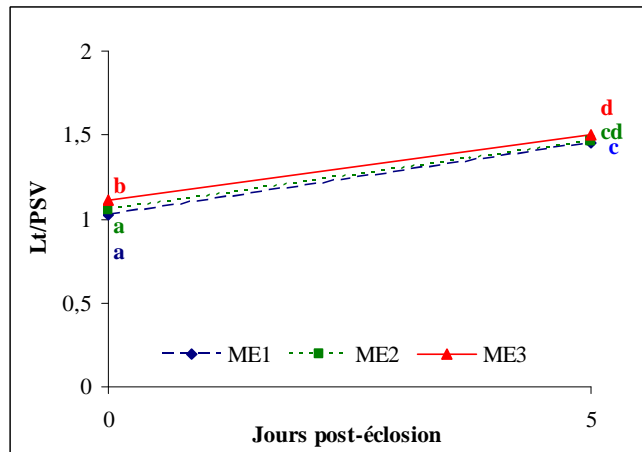


Figure 22 : Effet de l'interaction ME*A sur le ratio $L1/YSP$ au cours de la période J0-J5.

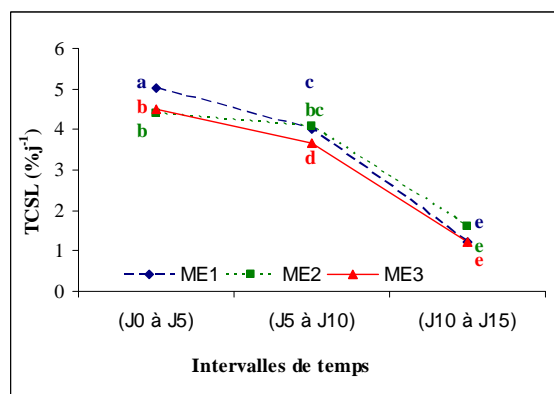


Figure 23 : Effet de l'interaction ME*A sur le taux de croissance spécifique en longueur des larves de brochet. TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, ME : moment d'éclosion.

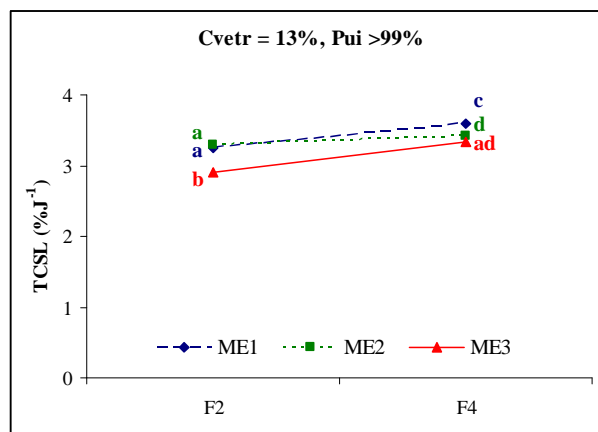


Figure 24 : Effet du moment d'éclosion sur le taux de croissance spécifique en longueur des larves de brochet au cours de la période J0-J15. TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, ME : moment d'éclosion.

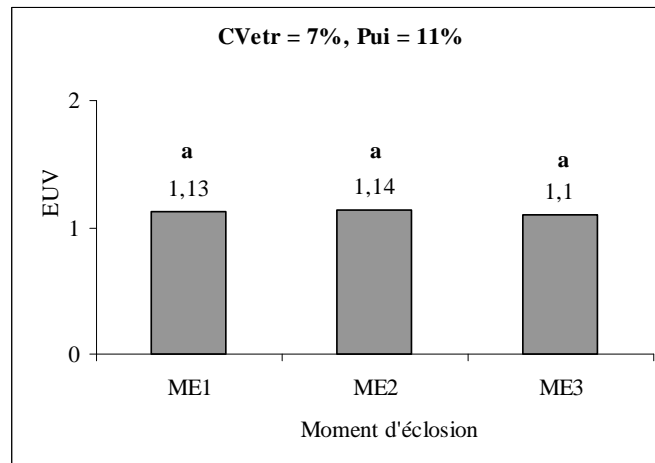


Figure 25 : Effet du moment d'éclosion sur l'efficacité d'utilisation du vitellus chez les larves de brochet au cours de la période J0-J15. EUV : efficacité d'utilisation du vitellus, ME : moment d'éclosion.

2.3. Discussion

2.3.1. Caractérisation morphologique des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion

Au sein d'une même ponte incubée dans les mêmes conditions, les larves de brochet à l'éclosion sont morphologiquement différentes. Des différences pour quatre paramètres du corps (Lt_0 , MH_0 , AC_0 , PC_0 ; expériences 1 et 2) et pour cinq paramètres du sac vitellin (LSV_0 , PSV_0 , HSV_0 , ASV_0 , VSV_0 ; expérience 2) sont observées. De plus, l'ACP permet de montrer que les paramètres du corps et ceux du sac vitellins sont indépendants entre eux (orthogonalité des vecteurs, Fig. 16). Ces différences relatives au corps et au sac vitellin sont expliquées par le moment d'éclosion qui est indépendant de l'effet femelle (interaction F*ME non significative) (Tableau VI). En effet, la classification a permis la distinction de classes bien caractérisées par le moment d'éclosion principalement ME1 et ME3. La majorité des larves à éclosion intermédiaire se retrouvent soit dans le groupe ME1 soit dans le groupe ME3. Ceci pourrait être dû au fait que les intervalles de temps choisis pour chaque moment d'éclosion ne coïncident pas strictement avec la séquence du développement ontogénique des larves. Dans tous les cas, il paraît que les larves ME2 sont plus proches du groupe ME1 que du groupe ME3 (Tableau V).

Les larves ME1 sont significativement plus petites que les larves ME3, confirmant ainsi les résultats obtenus lors de précédentes études qui ont montré une augmentation de la taille des larves (longueur totale ou standard) quand la période d'éclosion progresse. Cela a été observé dans des mélanges d'œufs de plusieurs femelles (Kestemont *et al.*, 2003 ; Porter et Bailey, 2007 ; Laurel *et al.*, 2008) et au sein d'une même ponte (Methven et Brown, 1991 ; Geffen, 2002 ; Porter et Bailey, 2007 ; Trabelsi, 2007 ; Steinfeldt *et al.*, 2010). Selon Geffen (2002), les larves qui éclosent vers la fin de la période d'éclosion continuent de croître dans les enveloppes de l'œuf pour éclore avec une plus grande taille. Par contre, nos résultats infirment ceux d'Ivanova et Svirskaya (2009) qui n'ont pas trouvé de différence significative dans la longueur totale des larves chez cette même espèce et pour des larves issues d'une même ponte malgré l'étalement de la période d'éclosion sur cinq jours. Cette divergence pourrait être en partie liée à la plus haute température d'incubation appliquée par ces auteurs (16,8-19,0°C) comparée aux 12°C appliqués dans cette étude et communément utilisés pour l'incubation des œufs de brochet (Teletchea *et al.*, 2009). Cette température élevée pourrait être à l'origine de la plus petite taille des larves obtenues dans l'étude d'Ivanova et Svirskaya (2009) par comparaison à celle observée dans notre étude *e.g.*, 7,5 versus 8,87- 9,25 mm. En effet, une accélération du développement embryonnaire associée à un accroissement du métabolisme sont reportés sous de hautes températures (Jobling, 1997). Les différences de taille des larves de brochet, observées à l'éclosion dans notre étude, peuvent être expliquées par une différence des stades de développement (différences du rapport LT0/YSP0) ; les larves ME1 sont moins avancées dans leur développement. Chez le colin d'Alaska, Porter et Bailey (2007) ont montré que les larves à éclosion précoce ont un système nerveux moins développé et que leur comportement de fuite est moins rapide. Ceci confirme que le timing de l'éclosion n'est pas strictement associé à un stade de développement donné et que des facteurs autres que le taux de croissance de l'embryon sont aussi impliqués dans le timing exact de l'éclosion, tels que la température (Jordaan *et al.*, 2006), l'exposition aux xénobiotiques (Kocan *et al.*, 1996)... Physiologiquement, selon Rothbard (1981), Shireman et Smith (1983) et Fuiman (2002), l'éclosion précoce est le résultat de l'accroissement de la sécrétion de chorionase due à l'augmentation de la demande en oxygène de l'embryon qui n'est plus assurée par la diffusion transmembranaire ou le fluide péri-vitellin. Par conséquent, les larves qui éclosent précocement peuvent avoir un état physiologique particulier (demande d'oxygène accrue) ou une déficience morphologique du fluide péri-vitellin qui cause une éclosion précoce à un stade de développement moins avancé.

Parallèlement, la taille du sac vitellin des larves ME3 est significativement plus petite que celle des larves ME1 (LSV, HSV, ASV, PSV, VSV ; $p < 0,05$) à l'éclosion. Ceci est attendu car des études précédentes ont montré une décroissance de la taille du sac vitellin quand la période d'éclosion progresse (Methven et Brown, 1991 ; Laurel *et al.*, 2008). Cependant, de tels constats n'ont pas été observés dans l'expérience 1, où le manque de puissance ne peut guère être évoqué car les écarts entre les moyennes sont faibles. (Tableau V).

En conclusion, chez le brochet, le processus de l'éclosion n'est pas corrélé à une morphométrie particulière et paraît indépendant du stade de développement atteint par les embryons. Plus l'éclosion est tardive, plus les larves sont avancées dans le développement, elles éclosent avec une plus grande taille du corps et moins de réserves vitellines par comparaison aux larves qui éclosent plus tard.

2.3.2. Différences de croissance en fonction du moment d'éclosion

Dans les deux expériences, les larves ME1 ont accompli une plus forte croissance durant la phase d'alimentation endogène par comparaison aux larves ME3 (Fig. 24 et 25) et plus particulièrement durant les cinq premiers jours post-éclosion (TCST 0-5). Ces résultats confirment ceux d'études précédentes réalisées chez la loquette d'Amérique par Methven et Brown (1991), le hareng (Geffen, 2002), la perche commune (Kestemont *et al.*, 2003) et le colin d'Alaska (Porter et Bailey, 2007). Geffen (2002) explique que, lorsque l'éclosion tarde à venir, les embryons subissent une phase de croissance limitée vers la fin de la période d'incubation (Geffen, 2002). Ninness *et al.* (2006) suggèrent que la présence du chorion limiterait les mouvements de l'embryon et sa croissance. Le fait que les larves ME3 croissent moins rapidement que les larves ME1 suggère que ces larves ME3 gardent un « effet mémoire » de la période de croissance limitée (fin de la période d'incubation) et continuent à croître lentement même après être débarrassées de leur chorion. Cette faible croissance des larves ME3 peut être aussi expliquée par sa corrélation négative avec la taille initiale des larves. En effet l'analyse multidimensionnelle (ACP) a permis de mettre en évidence que la taille initiale du corps évolue de façon opposée au taux de croissance spécifique en longueur et à l'efficacité d'utilisation du vitellus pendant la phase d'alimentation endogène. Il est possible que l'activité métabolique des larves ME3 engendre beaucoup de pertes métaboliques liées aussi bien au renouvellement et à l'entretien des tissus qu'à l'augmentation de l'activité physique (nage, agressivité) des larves avec leur taille initiale. D'un autre côté, il

apparaît que le taux de croissance larvaire pendant la phase d'alimentation endogène est indépendant de la taille initiale du vitellus (orthogonalité des vecteurs, Fig. 16) laissant penser que la taille du vitellus ne reflète pas sa qualité et sa richesse en éléments nécessaires pour la croissance des larves de brochet pendant la phase d'alimentation endogène, constat déjà fait par Kamler (2008).

La forte croissance des larves ME1 juste après l'éclosion est responsable du nivellement de la taille des larves enregistré cinq jours après l'éclosion avec des larves ME1 qui rattrapent la taille des larves ME3. Des observations similaires ont été reportées par Geffen (2002) et Porter et Bailey (2007) ce qui confirme l'existence d'une phase de croissance compensatrice décrite auparavant par Korwin-Kossakowski (2008). Cette phase permettrait aux petites larves sous-développées de rattraper les autres larves (normales) juste avant l'initiation à l'alimentation exogène (Kamler, 2008).

Pendant la phase d'alimentation endogène et en l'absence d'accès à une source exogène de nourriture, le taux de croissance des larves est lié à la quantité et la qualité du vitellus et à la capacité métabolique des larves à utiliser efficacement leurs réserves vitellines (Cavalli et al., 1997). Le taux d'absorption du vitellus varie durant le développement et est fonction de la surface d'absorption (surface syncytiale) (Heming et Buddington, 1988) et de la quantité restante de vitellus (Jaworski et Kamler, 2002). L'augmentation de l'efficacité d'utilisation du vitellus est possible si le coût de synthèse des protéines est réduit ou s'il y a réallocation de l'énergie des fonctions d'entretien vers le processus de croissance (Wieser et al., 1992). Ainsi, les larves de brochet ME1 pourraient avoir cette plasticité métabolique leur permettant l'achèvement d'une telle forte croissance entre l'éclosion et J15.

En conclusion, cette expérimentation sur le brochet nous confirme l'absence de corrélation entre la date d'éclosion et le niveau de développement morphologique des embryons. L'éclosion peut avoir lieu à différents stades de développement correspondant à différentes tailles. Le moment exact de l'éclosion serait lié à des caractéristiques intrinsèques de l'embryon qui peut montrer un métabolisme accéléré ou une déficience du fluide péri-vitellin. La vitesse de croissance post éclosion est négativement liée à la taille initiale des larves et indépendante des caractéristiques du sac vitellin, ce qui aboutit vers la fin de la phase d'endotrophie à un nivellement de taille. Les larves écloses précocement présentent une phase de développement compensatrice qui met ces larves à égalité de chance avant l'initiation de l'alimentation exogène, quelle que soit l'importance du sac vitellin.

La divergence entre notre étude et celle d'Ivanova et Svirskaya (2009) sur le brochet suggère que l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie initiale et la croissance des

larves peut être influencé par des facteurs thermiques et populationnels. En effet, sous de hautes températures (pour l'incubation des œufs) en dehors du *preferendum* thermique, et avec des populations septentrionales de géniteurs (Réservoir de Rybinsk, Russie), l'effet du moment d'éclosion disparaît. Cette dernière hypothèse s'appuie sur les observations de Conover (1992) et Mandiki et *al.* (2004) chez la capucette de l'Atlantique et la perche commune respectivement quant à l'existence d'un effet de l'origine géographique sur le poids des larves à l'éclosion, la vitesse de croissance et le taux de survie larvaire.

Chapitre 3 : Effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves chez la carpe commune *Cyprinus carpio*

3.1 Objectifs

Les résultats obtenus lors de la précédente étude sur le brochet (Chapitre 2) confortent ceux obtenus sur l'effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie initiale et la croissance chez deux autres espèces de pondeurs printaniers précoces : la perche commune (Trabelsi, 2007) et le sandre (Steenfeldt *et al.*, 2010). Cette convergence des résultats suggère qu'il existe une relation entre la biologie et/ou écologie de ces espèces et la qualité initiale des larves. Toutefois, l'analyse de la littérature montre aussi que chez d'autres espèces comme l'esturgeon du Danube ou la capucette de l'Atlantique dont la saison de reproduction commence plus tard (avril et mai respectivement), la taille initiale des larves ne varie pas de la même façon en fonction du moment d'éclosion. Ces constats de convergence des observations au sein d'espèces d'un même groupe fonctionnel (Teletchea *et al.*, 2009) et de divergence avec d'autres espèces possédant des traits reproducteurs différents évoquent des questionnements quant à la possibilité de généralisation de ces constats et à l'existence d'une conservation de la loi biologique aux sein des regroupements discriminés pour la fonction de reproduction. Il est donc intéressant de regarder comment le moment d'éclosion structure la qualité initiale et les performances larvaires chez une autre espèce dont la biologie de la reproduction est différente, tel un pondeur printanier tardif comme la carpe commune.

De par ses caractéristiques morphologiques différentes du brochet, la carpe commune est caractérisée par une maturation ovarienne asynchrone faite de vagues successives d'ovocytes (Guraya *et al.*, 1977). De ce fait, la saison de ponte est prolongée dans le temps (mai à juillet en zones méridionales) au cours de laquelle les femelles déposent leurs œufs en plusieurs fois (pontes multiples) sur une période de 10 à 14 jours. La température moyenne de l'eau pour la ponte est de 20-22°C.

Dans ce chapitre, on traite de l'effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance larvaire chez la carpe. L'objectif étant de tester si le modèle d'organisation de la qualité des larves observé chez le brochet dans le chapitre précédent est conservé chez la carpe ou pas. Le protocole expérimental comporte deux expériences similaires à celles suivies pour le brochet, à quelques petites modifications près.

3.2. Matériel et Méthodes

3.2.1. Matériel biologique

Les géniteurs de carpe proviennent de l'étang de Berthelming en Moselle - France d'une superficie de 7 hectares, soit trois femelles : F1 (3,5 kg), F2 (5 kg) et F3 (7 kg). Les poissons ont été pêchés en décembre 2009 et placés dans des bassins de terre et nourris pendant le printemps avec des granulés. La ponte a été induite par une injection d'extraits hypophysaires de carpe (3 mg kg⁻¹ de poids frais). Les mâles ont reçu la même dose afin d'augmenter leur production de sperme. Trois fractions de ponte ont été prélevées sur les trois femelles. Chaque fraction a été fécondée par la laitance d'un seul mâle. Chez le pisciculteur, les œufs ont été introduits délicatement dans des bouteilles de Zoug de 5L, le débit d'eau a été ajusté à 4L h⁻¹ et un traitement au tanin, 0,35g L⁻¹ et 0,90g L⁻¹ respectivement pour les œufs de la femelle F1 et des femelles F2, F3, leur a été administré afin d'éviter l'adhésion des œufs entre eux et aux parois des bouteilles de Zoug. Par la suite, les fractions de ponte ont été mises séparément dans des sacs en plastique avec ajout d'oxygène pur et transportées au laboratoire dans des caisses en polystyrène. A l'arrivée au laboratoire (3,5 DJ), les œufs (21,5°C) ont été acclimatés à la température de l'écloserie (21°C), puis ils ont été introduits délicatement dans les bouteilles de Zoug (10 L). Un débit de 2L/min a été fixé pour assurer un mouvement homogène de la masse d'œufs.

3.2.2. Protocole expérimental

Lors de cette expérimentation sur la carpe, les mêmes protocoles décrits précédemment pour le brochet ont été suivis. Des œufs et des larves (expériences 1 et 2) ont été mis individuellement dans des piluliers en verre placés sur un plateau suspendu dans un aquarium en verre de 300L, équipé de filtres biologiques et d'une lampe UV (Fig. 26). La température de l'eau dans l'aquarium était comprise entre 21 et 23°C durant toute l'expérience. Pour les œufs incubés individuellement (expérience 1), la première larve a éclos à 63 DJ et la dernière à 74 DJ (le 6 juin 2010) avec une majorité des larves écloses au début et à la fin de cette période. Deux intervalles d'éclosion ont alors été identifiés : de 63 à 69 DJ (6h-12h), larves ME1 (n = 10) et de 69 à 74 DJ (12h-18h), larves ME2 (n=9).

Pour l'expérience 2, les larves ont été étudiées pour les femelles F2 et F3. En effet, les larves de la femelle F1 ont montré un fort taux de malformation (environ 70%). Dix œufs ont été prélevés pour chaque femelle et chaque moment d'éclosion, parmi l'ensemble des œufs mis

en éclosion et ainsi les 3 moments d'éclosion ont pu être distingués. Les premières éclosions sont intervenues la nuit du 5 au 6 juin 2010 (aucune larve éclore à 20h). Le premier intervalle d'éclosion (larves précoces ME1) a été arrêté à 66DJ post fécondation (le 6/06/2010 à 9h). Le second intervalle de temps (larves intermédiaires ME2) a été défini par la période allant de 66 à 72DJ (6 heures) et le dernier intervalle (larves tardives ME3) a duré 5h après (77DJ). Les larves ont été photographiées et mesurées à l'éclosion (J0), à J2 et J3 qui correspond à la résorption du sac vitellin, qui est intervenu à 66 DJ post éclosion. A J1, un incident sur la loupe binoculaire n'a pas permis de réaliser les photos des larves.



Figure 26 : Dispositif expérimental pour l'incubation individuelle des œufs de carpe

Les mêmes paramètres morphométriques mesurés sur le brochet à l'exception de la longueur, de la largeur et du volume du sac vitellin, ont été mesurés chez la carpe. Les paramètres du sac vitellin n'ont pas pu être pris en compte chez la carpe car la forme du sac vitellin est irrégulière et change de façon non homogène d'un jour à l'autre. Au total, dix paramètres ont été mesurés et calculés : (1) la longueur totale (Lt), (2) le diamètre de l'œil (DO), (3) la hauteur du myotome (HM), (4) l'aire du corps (AC), (5) le périmètre du corps (PC), (6) l'aire du sac vitellin (ASV), (7) le périmètre du sac vitellin (PSV), (8) le ratio LT_0/PSV_0 , (9) le taux de croissance spécifique en longueur (TCSL) et (10) l'efficacité d'utilisation du vitellus (EUV).

3.2.3 Traitement statistique

Le traitement statistique appliqué sur ces données est similaire à celui adopté pour les larves de brochet à savoir une Analyse en Composante Principale (n = 19 larves) et une analyse de variance par une procédure Glm Univariate de SAS (Expérience 1) avec un effet ME (1ddl), un effet femelle (2ddl), un effet d'interaction (2ddl) et 13 ddl pour la résiduelle. Une analyse de variance en mesures répétées a été appliquée avec une procédure mixed (structure de covariance CSH) de SAS. Les interactions testées sont ME*A (ddl= 4) et F*ME (ddl= 2). Le test ajusté de Bonferroni est utilisé pour comparer les Lsmeans. Le taux de croissance spécifique en longueur TCSL (0-3) ainsi que l'efficacité d'utilisation du vitellus EUV (0-3) ont été analysés par une procédure Glm et Univariate avec les effets F (1ddl), ME (2 ddl) et F*ME (2ddl).

3.3. Résultats

3.3.1. Relations entre la morphologie des larves à l'éclosion, leur croissance et leur métabolisme pendant la phase d'alimentation endogène (expérience 1)

Sur les 30 œufs isolés pour l'expérience 1, 19 seulement ont pu être étudiés. 11 embryons (2 de la femelle F1, 6 de la femelle F2 et 3 de la femelle F3) sont morts durant la phase d'incubation. Le suivi des éclosions des larves est représenté dans la figure 27.

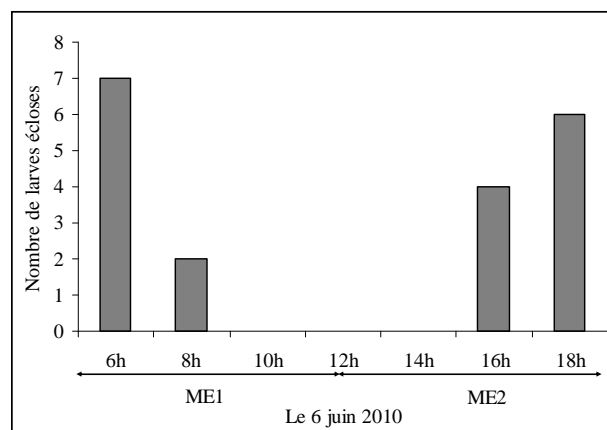


Fig. 27 : Distribution des éclosions des larves de carpe en fonction du temps (n =19 larves).
ME : moment d'éclosion, 1, 2 : précoce, tardif.

Les 2 premiers axes de l'ACP expliquent 78% de l'inertie (Fig. 28). Le premier axe (43%) est caractérisé par les paramètres du corps : AC0 ($r = 0,96$), Lt0 ($r = 0,83$), PC0 ($r = 0,70$), le diamètre de l'œil DO0 ($r = 0,73$), le rapport LT0/PSV0 ($r = 0,61$) ainsi que par la longueur totale et le diamètre de l'œil à J3 (Lt3 : $r = 0,6$; DO3 : $r = 0,53$). Ces variables sont opposées au taux de croissance spécifique (TCSL, $r = -0,75$).

L'axe 2 est positivement caractérisé par les paramètres du sac vitellin (PSV0 : $r = 0,92$; ASV0 : $r = 0,90$.) opposés au rapport LT0/PSV0 ($r = -0,65$), au diamètre de l'œil ($r = -0,55$) et à l'efficacité d'utilisation du vitellus EUV ($r = -0,53$).

La classification hiérarchique a permis de caractériser deux classes de larves (Fig. 29).

La classe 1 regroupe uniquement 6 individus ME1. Ils sont caractérisés par un grand diamètre de l'œil à l'éclosion et à J3, et une grande aire du corps à l'éclosion, un rapport LT0/YSP0 élevé et un faible périmètre du sac vitellin à l'éclosion. La classe 2 comporte 13 larves dont 6 ME1 et 7 ME2. Ces individus présentent des caractéristiques opposées au groupe 1.

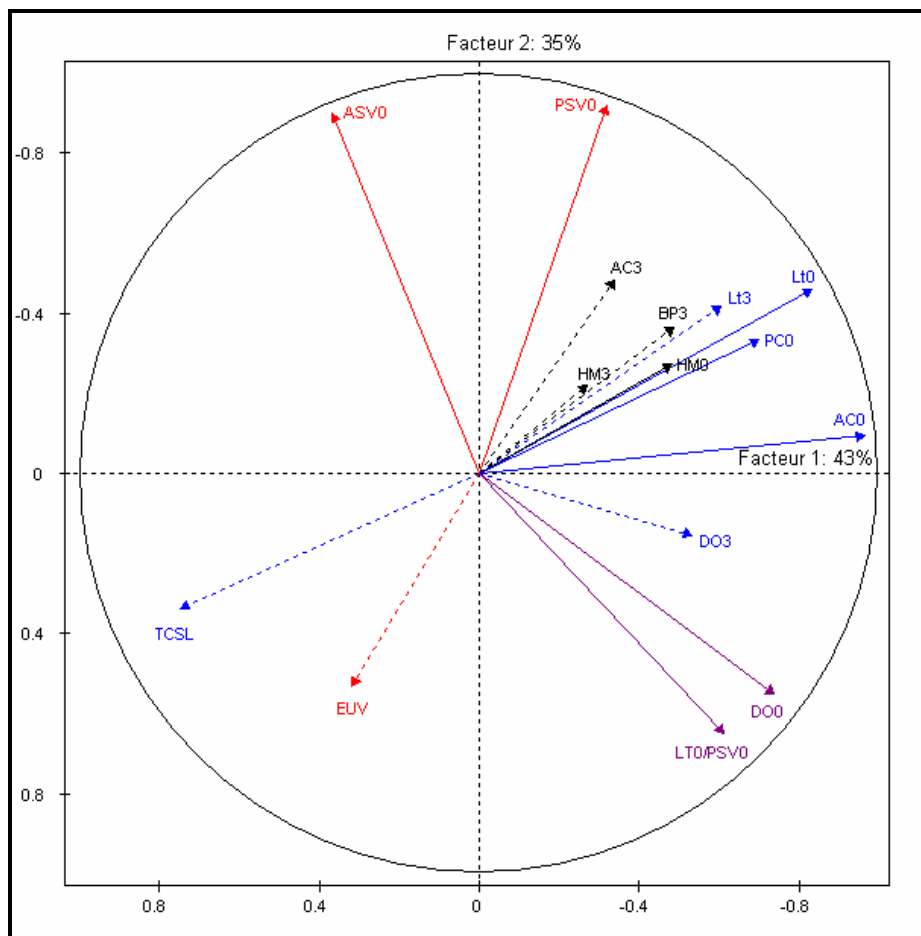


Figure 28 : Cercle des corrélations entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin chez les larves de carpe commune. En trait plein : les variables actives; en traits pointillés : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, 3 : à J3 post éclosion. En caractères bleus, les variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.

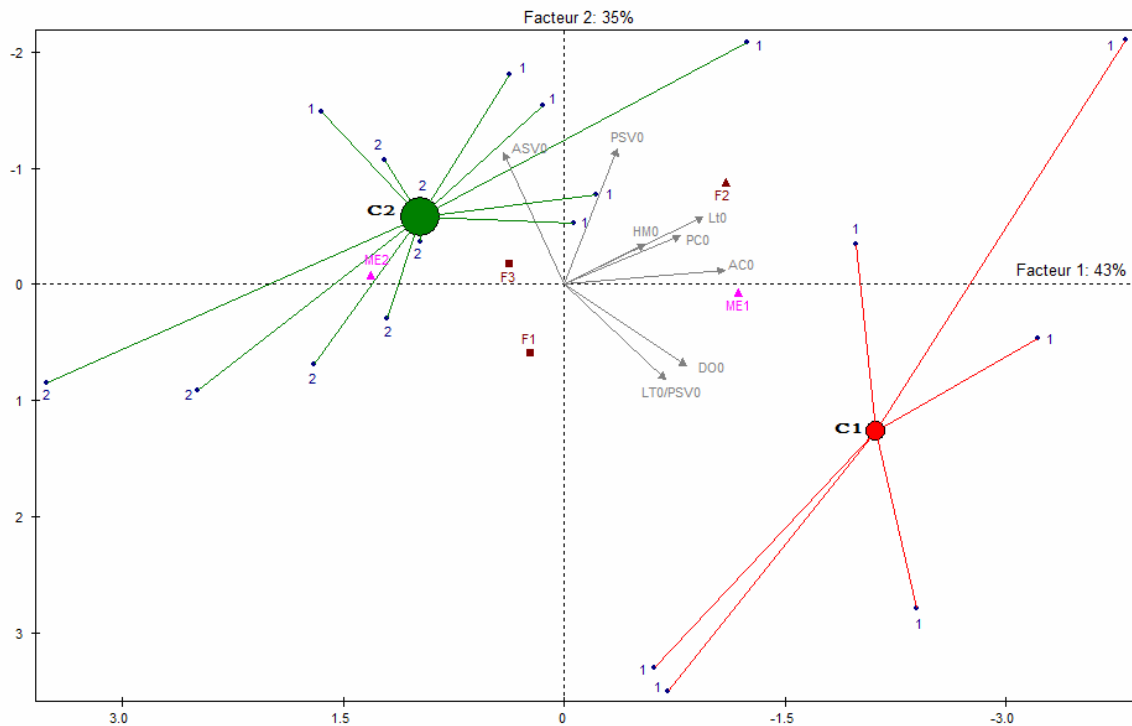


Figure 29 : Projection sur le plan 1-2 de la classification ascendante hiérarchique. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, C1, C2, C3 : classes, ME : moment d'éclosion, F : femelle. 1 : larves à éclosion précoce, 2 : larve à éclosion tardive.

3.3.2. Caractérisation de la morphométrie des larves en fonction du moment d'éclosion (Expérience 1)

L'analyse de variance appliquée sur les données morphométriques des larves de carpe à l'éclosion et à la résorption complète du sac vitellin a révélé des différences significatives pour le diamètre de l'œil (DO0) et l'aire du corps (AC0) qui sont significativement supérieurs chez les larves à éclosion précoce ME1, et pour le taux de croissance spécifique en longueur TCSL(0-3) qui est plus élevé chez les larves ME2 (Tableau VII). Les valeurs de la longueur totale et la hauteur du myotome étaient légèrement supérieures chez les larves ME1 sans que cette différence soit statistiquement significative du fait vraisemblablement d'un manque de

puissance (respectivement 51% et 44%). Toutes les autres variables morphométriques mesurées à J3 n'ont pas présenté de différence significative en fonction du moment d'éclosion (faibles écarts entre les moyennes).

Tableau VII. Comparaison des caractéristiques morphométriques et des performances des larves de carpe commune (expérience 1) en fonction du moment d'éclosion n : nombre de larves ; CV_{etr} : coefficient de variation de l'écart type résiduel ; Pui : puissance : a, b, c : lettres de signification ; * : différence significative ($p < 0,05$).

	ME1 (n = 10)	ME2 (n = 9)	CV _{etr}	Pui
Lt0 (mm)	5,46 a	5,21 a	25%	51%
DO0 (mm)	0,31a	0,27 b	3%	82%
MH0 (mm)	0,33 a	0,30 a	3%	44%
AC0 (mm ²)*	1,94 a	1,60 b	25%	83%
PC0 (mm)	11,94 a	10,99 a	132 %	37%
ASV0 (mm ²)	0,55 a	0,58 a	7%	16%
PSV0 (mm)	6,69 a	6,56 a	37%	10%
Lt0/PSV0	0,81a	0,79 a	3%	28%
TCSL (0-3) %j ⁻¹ *	5,51 a	6,40 b	74%	63%
EUV (0-3) *	3,77 a	3,96 a	53%	6%
Lt3 (mm)	6,81 a	6,73 a	21%	14%
ED3 (mm)	0,39 a	0,37 a	3%	45%
HM3(mm)	0,40 a	0,37 a	2%	50%
AC3 (mm ²)*	4,02 a	3,93 a	24%	26%
PC3 (mm)	14,68 a	14,64 a	62%	6%

3.3.3. Cinétique du développement morphologique et de la croissance durant la phase d'alimentation endogène (expérience 2)

Les résultats de l'ANOVA appliquée aux larves de l'expérience 2 sont présentés dans le tableau VIII.

Tableau VIII. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et de leurs interactions sur les variables morphométriques chez les larves de carpe commune (expérience 2).

Variabes	Femelle	ME	A	ME*A	F*ME
LT	S	NS	S	NS	NS
DO	NS	NS	NS	NS	NS
HM	S	NS	S	NS	NS
AC	S	S	S	NS	NS
PC	S	NS	S	NS	NS
ASV	NS	NS	S	NS	S
PSV	S	S	S	S	S

L'effet de l'interaction ME*A est non significatif pour toutes les variables morphométriques mesurées à l'exception du périmètre du sac vitellin (Fig. 30). Initialement similaire entre les deux groupes de larves, le périmètre du sac vitellin est devenu significativement plus grand chez les larves ME1 à J2 post éclosion (J3 : sac vitellin résorbé).

L'aire du corps des larves à l'éclosion et jusqu'à J3 est restée supérieure chez les larves à éclosion tardive (ME3) (Fig. 31).

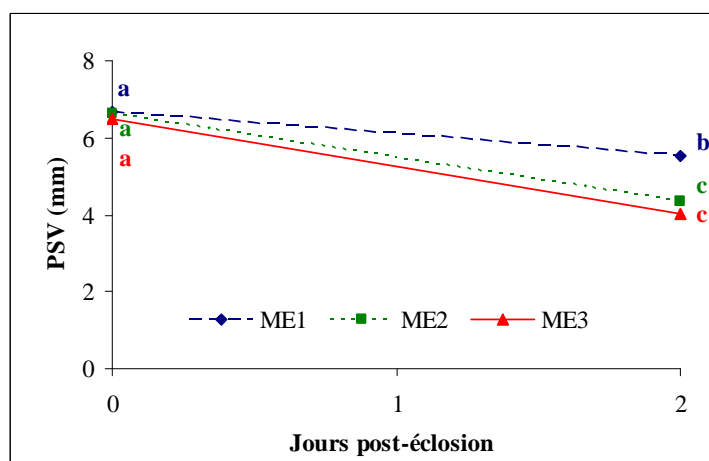


Figure 30 : Effet de l'interaction ME*Age sur le périmètre du sac vitellin chez les larves de carpe commune (expérience 2).

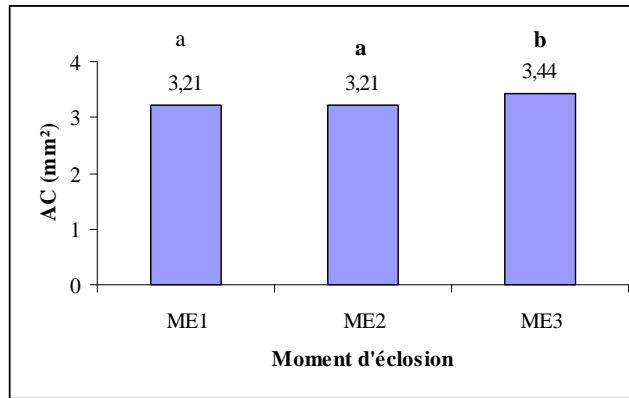


Figure 31 : Effet du moment d'éclosion sur l'aire du corps chez les larves de carpe commune (expérience 2).

Un effet significatif de l'interaction F*ME est observé pour les variables ASV et PSV. En fonction des femelles, les larves à éclosion précoce (ME1) ont montré une aire et un périmètre du sac vitellin soit supérieurs soit égaux à ceux des larves ME3 (Fig. 32).

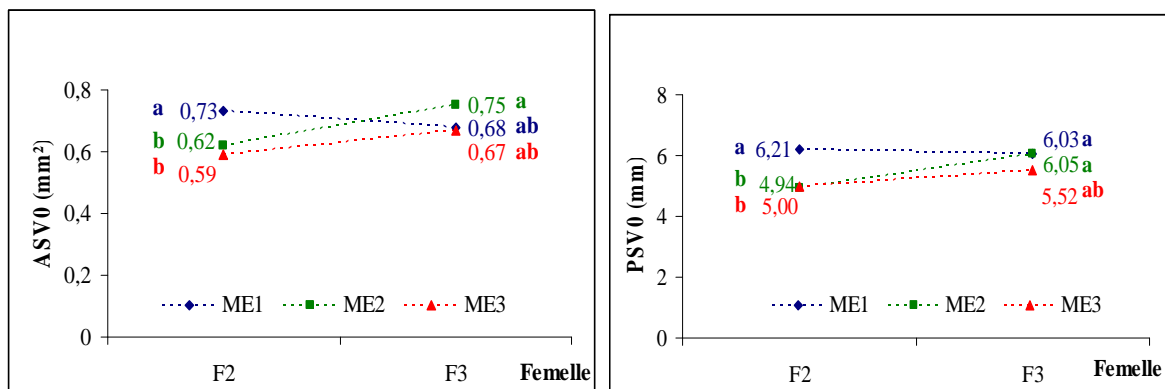


Figure 32 : Effet de l'interaction F*ME sur l'aire (a) et le périmètre (b) du sac vitellin chez les larves de carpe commune.

Enfin, un effet significatif de l'interaction moment d'éclosion*femelle a été observé pour les variables taux de croissance spécifique et efficacité d'utilisation du vitellus (Fig. 33a, b). En fonction des femelles, la croissance et l'efficacité métabolique sont soit égales entre les larves ME1 et les larves ME3 soit supérieures chez les larves ME3.

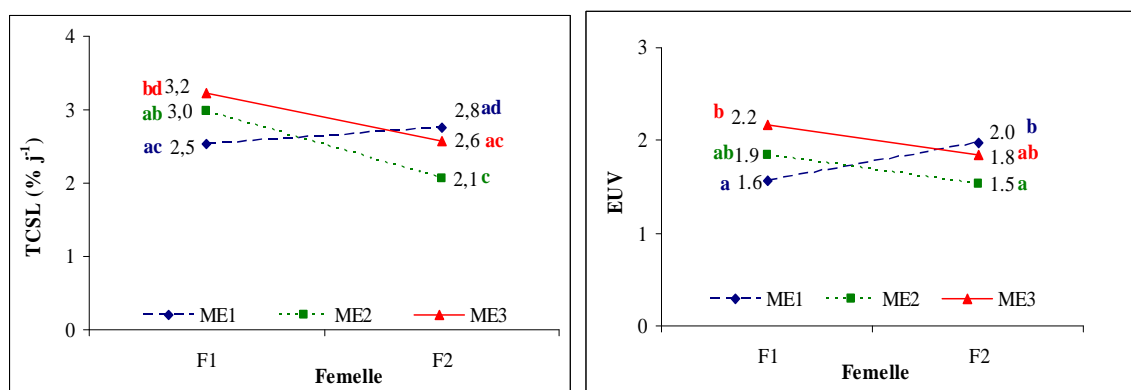


Figure 33 : Effet de l'interaction F*ME sur le taux de croissance spécifique en longueur (a) et l'efficacité d'utilisation du vitellus (b) sur la période J0-J3 chez les larves de carpe commune.

3.4. Discussion

3.4.1. Caractérisation morphologique des larves de carpe commune en fonction du moment d'éclosion

Le moment d'éclosion ne structure pas fortement la morphologie initiale des larves de carpe. Les larves ME1 sont réparties sur les 2 classes discriminées par l'ACP avec des caractéristiques opposées. Aussi la morphologie initiale diffère très peu entre les larves de carpe en fonction du moment d'éclosion. Un seul paramètre (AC0) était significativement différent entre les larves ME1 et ME2 dans l'expérience 1 (Tableau VII) et ME1 et ME3 dans l'expérience 2 (Fig. 31). La diminution de la surface initiale du corps des larves avec le moment d'éclosion n'a pas été accompagnée par une diminution significative de la longueur totale. Il est possible que le CV_{etr} élevé (25%) et la faible puissance du test statistique (51%) aient caché un effet significatif qui confirmerait une diminution de la taille du corps des larves en fonction du moment d'éclosion mais qui toutefois serait faible (écart de 5% entre les moyennes). Ceci dit, sachant que l'augmentation de la surface du corps peut constituer en condition d'hypoxie une source de perte d'oxygène (Van Snik *et al.*, 1997), les larves ME1 seront, par leur morphologie, moins résistantes à des conditions environnementales variables.

Pour les autres variables du corps et du sac vitellin, les différences se sont pas significatives. Ces résultats peuvent être interprétés soit comme une tendance à une homogénéisation de la taille initiale des larves chez la carpe commune soit comme une forte variabilité aléatoire qui explique en partie les CV_{etr} élevés et les faibles puissances des tests statistiques. La première hypothèse s'appuie sur des observations citées dans la littérature où

l'absence de différence significative des variables décrivant la morphologie initiale des larves de poissons a été reportée comme chez l'esturgeon *Acipenser gueldenstaedti* provenant d'une même ponte incubée à 16°C (Nathanailides *et al.*, 2002) ou la capucette de l'Atlantique (Bengtson *et al.*, 1987). Le point commun entre ces trois études est la température d'incubation appliquée, elle est assez élevée comme chez la carpe commune tout en étant dans l'intervalle thermique optimal pour l'espèce. Il est donc possible que les différences de morphologie des larves par rapport au moment d'éclosion soient dépendantes de la température d'incubation des œufs et que plus la température est élevée, plus la morphologie des larves à l'éclosion devient homogène. Il est en effet établi que les températures élevées accélèrent le développement embryonnaire (Blaxter, 1981 ; Pépin, 1991) et probablement aide à homogénéiser la morphologie des larves à l'éclosion.

A l'exception des paramètres du sac vitellin (ASV, PSV), l'interaction F*ME était non significative sur les autres variables (expérience 2). Ceci prouve que l'effet du moment d'éclosion sur la qualité initiale des larves est peu dépendant des caractéristiques des femelles.

3.4.2. Différences de croissance en fonction du moment d'éclosion

Les larves qui éclosent tard dans la période d'éclosion ont montré un taux de croissance plus élevé que celui des larves à éclosion précoce (Tableau VII, Fig. 33a, b, femelle F1). Ce résultat est en contradiction avec les conclusions tirées de Nathanailides *et al.* (2002) et Ivanova et Svirskaya (2009) qui n'ont pas observé de différence significative du taux de croissance larvaire pendant la phase d'alimentation endogène chez le brochet et l'esturgeon du Danube. Chez ce dernier, les auteurs ont calculé un taux de croissance pondéral dont la corrélation avec la taille dépend de l'allométrie de croissance de l'espèce ce qui peut expliquer la divergence avec notre étude. La meilleure efficacité d'utilisation du vitellus chez les larves ME3 par comparaison aux larves ME1 (absence de signification qui est vraisemblablement due au manque de puissance du test, 6%) peut avoir une relation avec la vitesse de consommation du vitellus. En effet, à J2 post éclosion (Fig. 30), le sac vitellin est significativement plus grand chez les larves ME1 alors qu'à l'éclosion le périmètre du sac vitellin était similaire chez les trois groupes de larves. Ceci peut traduire une certaine lenteur dans la vitesse d'utilisation des réserves probablement liée à une déficience morphologique du syncytium vitellin. Cette différence de vitesse d'utilisation du vitellus pour la synthèse des tissus, ralentie chez les larves ME1, expliquerait en partie la plus faible croissance relevée entre J0 et J3 chez ces larves.

En conclusion, chez la carpe commune, l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie des larves à l'éclosion est difficile à mettre en évidence. Toutes les larves paraissent éclore à des tailles similaires. Cependant, pendant la phase d'alimentation endogène, les larves à éclosion tardive présenteraient une meilleure croissance accompagnée par une meilleure efficacité d'utilisation du vitellus. Ceci suggère que le moment d'éclosion peut agir aussi bien sur la morphologie initiale que sur le métabolisme larvaire créant des différences qui auront leurs conséquences plus tard pendant le développement. Les larves à éclosion tardive paraissent favorisées comme en témoigne leur forte croissance pendant les trois premiers jours post éclosion.

Selon Osse et *al.* (1997), la croissance des larves juste après l'éclosion servira à développer les organes et les systèmes assurant l'obtention de l'énergie et des matériaux de construction des tissus en accord avec les priorités pendant cette phase larvaire. Chez la carpe commune, la priorité consiste au développement de la région céphalique (les yeux pour le repérage des proies et l'ouverture buccale pour l'adaptation au mode d'alimentation par succion) et la région caudale (amélioration de l'activité de nage pour l'échappement aux prédateurs) (Osse, 1990). Ceci implique que les larves de carpe à éclosion tardive auront probablement un développement morpho-fonctionnel plus important que les larves à éclosion précoce vers la fin de la phase d'alimentation endogène. D'autre part, la carpe commune étant un pondeur printanier tardif (Teletchea et *al.*, 2009), les larves trouveront pendant leurs premiers stades de vie post-éclosion des conditions environnementales et trophiques assez favorables et stables. Le bénéfice potentiel des larves à éclosion tardive, via le développement des organes de capture des proies, sera conservé à moins qu'il y ait une phase de développement compensatrice chez les larves à éclosion précoce qui, selon cette étude, dépensent leur réserves vitellines moins rapidement durant les premiers jours post éclosion et donc gardent plus de réserves.

3. 5. Comparaison de l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie et les performances larvaires entre le brochet et la carpe commune

3.5.1. Objectifs

Lors des deux chapitres précédents, on a pu montrer que le moment d'éclosion ne structure pas la qualité initiale des larves issues d'une même ponte de la même façon, en fonction de l'espèce considérée. Toutefois, le nombre de variables utilisées dans les deux

ACPs n'est pas le même ce qui peut modifier les regroupements discriminés par la CAH. Aussi, en traitant les données de façon indépendante, on n'a pas pu voir s'il existe des associations basées sur la morphologie initiale entre les deux expérimentations. Dans ce chapitre, et en utilisant les données relatives aux deux espèces étudiées auparavant, on a essayé de mettre en évidence de façon plus claire les effets du moment d'éclosion sur la morphologie initiale et la croissance des larves de brochet et de carpe commune tout en prenant en compte les différences d'allométrie de développement et de croissance entre les deux espèces.

3.5.2. Matériels et Méthodes

Etant donné que trois paramètres morphométriques n'ont pas pu être traités dans l'ACP faite à partir des données obtenues pour la carpe commune, on a exclu ces mêmes variables des données relatives au brochet et on a refait l'ACP, en ajoutant une variable nominale illustrative nommée espèce. Vu la forte variabilité inter-espèce des différents paramètres morphométriques, l'effet espèce a dominé sur l'axe 1 (inertie 93%) et masqué l'effet moment d'éclosion au sein de chaque espèce. Pour cela, on a transformé le tableau de données brutes en données centrées intra-espèce (donnée centrée = donnée brute – moyenne de la variable intra-espèce).

Etant donné que le moment de la fin de la phase d'alimentation endogène est différent d'une espèce à l'autre (15 jours chez le brochet et 3 jours chez la carpe), on a choisi d'utiliser les abréviations « i » pour initial (à l'éclosion) et « f » pour final : fin de la phase d'alimentation endogène et ce, pour toutes les variables mesurées.

Au total, 8 paramètres morphométriques mesurés sur les larves à l'éclosion ont été utilisés comme variables actives : (1) la longueur totale (L_{Ti}), (2) le diamètre de l'œil (D_{Oi}), (3) la hauteur du myotome (H_{Mi}), (4) l'aire du corps (A_{Ci}), (5) le périmètre du corps (P_{Ci}), (6) l'aire du sac vitellin (A_{SVi}), (7) le périmètre du sac vitellin (P_{SVi}) et (8) le ratio L_{Ti}/P_{SVi}. En plus, 10 paramètres ont été utilisés comme variables illustratives : les 8 paramètres cités précédemment mais mesurés au moment de la résorption du sac vitellin (état final, f), le taux de croissance spécifique en longueur (TCSL) (9) et l'efficacité d'utilisation du vitellus (EUV) (10).

Les nombres de larves considérées dans cette étude comparative sont de 24 et 19 respectivement pour le brochet et la carpe commune.

3.5.3. Résultats

3.5.3.1. Analyse en composantes principales

Le cercle des corrélations correspondant aux données morphométriques (centrées) des larves de brochet et de carpe (Fig. 34) est composé de deux principaux axes qui expliquent 73% de l'inertie. L'axe 1 est porté par les paramètres décrivant le corps de la larve à l'éclosion (Lti : $r = 0,92$; ACi : $r = 0,94$; PCi : $r = 0,78$; rapport LTi/PSVi : $r = 0,75$ et HMi : $r = 0,72$) opposés au TCSL ($r = -0,65$) et EUV ($r = -0,51$). L'axe 2 est porté par les caractéristiques du sac vitellin à l'éclosion (PSVi : $r = 0,89$ et ASVi : $r = 0,86$) corrélées positivement à ACf ($r = 0,66$) et relativement orthogonal au ratio Lti/PSVi ($r = -0,57$).

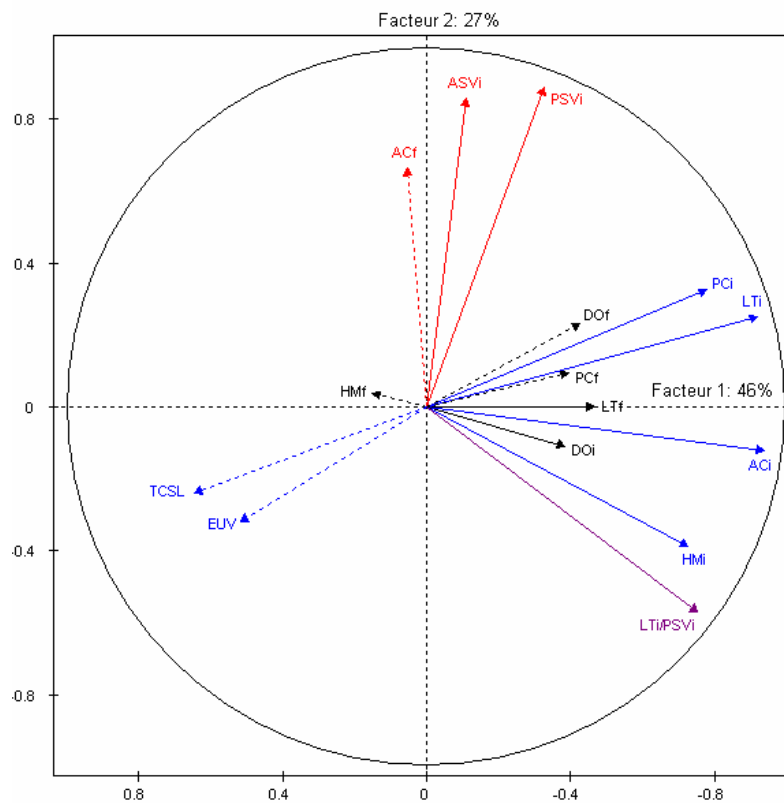


Figure 34 : Cercle de corrélation entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin chez les larves de brochet et de carpe commune. En trait plein : les variables actives ; en trait pointillé : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV : hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, EUV : efficacité d'utilisation du vitellus, i : initial à l'éclosion, f : final à la résorption du sac vitellin. En caractères bleus, les

variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.

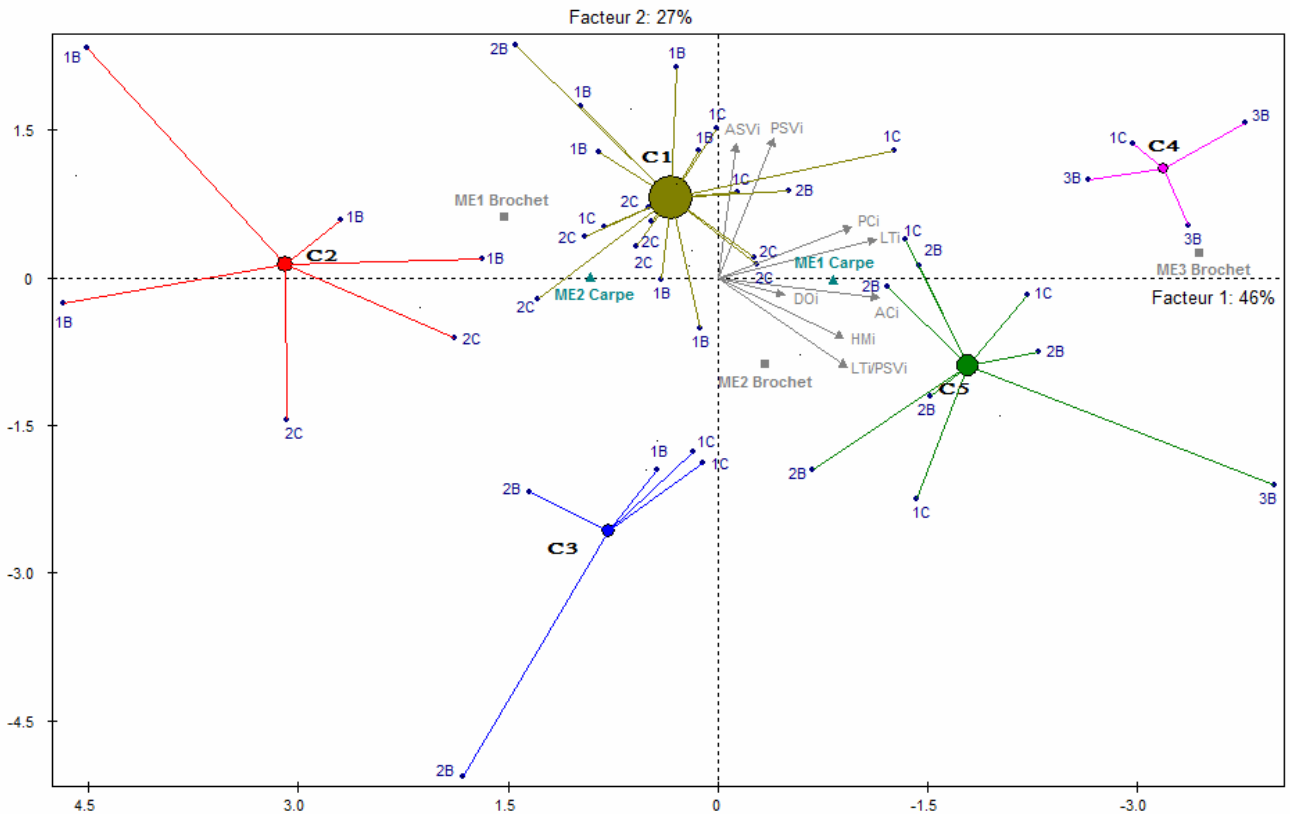


Figure 35 : Classification Ascendante Hiérarchique des larves de brochet (B) et de carpe commune (C). Larves à éclosion précoce : 1B et 1C, Larves à éclosion intermédiaire : 2B, Larves à éclosion tardive : 3B et 2C. ME : moment d'éclosion, C1, C2, C3, C4, C5 : classes

La classification hiérarchique permet la discrimination de cinq classes : La classe C2 regroupe des larves de brochet à éclosion précoce (n=4) et des larves de carpe à éclosion tardive (n = 2). Ces individus sont caractérisés par un petit corps à l'éclosion (PCi, ACi, LTI), un faible rapport LTI/PSVi, et une forte croissance et efficacité d'utilisation du vitellus pendant la phase d'alimentation endogène. La classe C4, opposée à C2 sur l'axe 1, est dominée par les larves de brochet à éclosion tardive (n = 3) et une larve de carpe à éclosion précoce. Ces larves sont caractérisées par une grande taille du corps et du sac vitellin au moment de l'éclosion (ACi, Lti, PCi, ASVi et PSVi), et de faibles croissance et efficacité d'utilisation du vitellus durant la phase d'alimentation endogène. La majorité des larves de brochet à éclosion intermédiaire se trouvent associées à des larves de carpe à éclosion précoce dans les classes C3 et C5 dont la caractéristique commune est la petite aire du sac vitellin à l'éclosion (ASVi). La classe C1 constitue un mélange de larves des deux espèces et de

différents moments d'éclosions (à l'exception des larves de brochet ME3) caractérisées par un gros sac vitellin à l'éclosion (ASVi et PSVi).

La variable illustrative ME Brochet est beaucoup plus explicative sur l'axe 1 que la variable illustrative ME carpe dont les 2 modalités sont proches du centre de gravité du nuage de points.

3.5.4 Discussion

La position des variables morphométriques sur le cercle des corrélations pour les larves de brochet et de carpe commune traitées ensemble (Fig. 34) est très proche de celles illustrées sur les cercles des corrélations de chaque espèce traitée indépendamment (Fig. 16, Fig. 28). La corrélation négative entre la taille des larves à l'éclosion d'une part et le taux de croissance spécifique en longueur et l'efficacité d'utilisation du vitellus de l'autre part est confirmée lors de cette étude globale, ainsi que l'indépendance entre les caractéristiques du corps et du sac vitellin.

La relation d'opposition entre la taille initiale du corps et le taux de croissance spécifique retrouvée dans notre étude a été déjà décrite dans la littérature et est expliquée par des demandes métaboliques plus importantes chez les larves de grande taille (respiration, entretien des tissus (Giguere *et al.*, 1988 ; Nelson et Wilkins, 1994). Par contre, l'absence de relation entre la taille du sac vitellin et le taux de croissance spécifique est en contradiction avec plusieurs études ont décrit une corrélation forte entre ces deux paramètres (Theilacker, 1981 ; Rana, 1985 ; Gisbert *et al.*, 2000).

L'effet du moment d'éclosion sur la morphologie et la croissance des larves est discriminant chez le brochet et l'est très peu chez les larves de carpe (Fig. 35). En effet, l'axe 1 est caractérisé dans sa partie positive par le moment d'éclosion 3 chez le brochet et dans sa partie négative par le moment d'éclosion 1 chez le brochet. Aucune caractérisation de ce type n'a été révélée chez la carpe. Il est intéressant d'observer que certaines larves de carpe à éclosion tardive (C2) sont associées aux larves de brochet à éclosion précoce B1 dans la classe C2 et que certaines larves de carpe à éclosion précoce (C1) sont associées aux larves de brochet à éclosion tardive B3. Ceci prouve qu'il existe plutôt un antagonisme de structuration de la qualité initiale des larves par rapport au moment d'éclosion entre ces deux espèces. D'une façon plus générale, on retrouve que les larves de carpe sont plus dispersées dans le plan de l'ACP ce qui signifie une variabilité de morphologie qui dépend très peu du moment d'éclosion. Une explication écologique à ce phénomène peut être avancée. Etant donné que les larves de brochet éclosent au début du printemps, période caractérisée par une instabilité

environnementale et trophique, l'installation d'une variabilité de morphologie chez les larves à l'éclosion peut être comprise comme une forme d'adaptation. Elle permettrait aux différents groupes de larves, via leur morphologie, soit de résister à des périodes d'absence de nourriture adéquate en ayant une petite taille, moins de dépenses énergétiques pour l'entretien des tissus et un gros sac vitellin retardant le besoin à initier l'alimentation exogène, soit en étant plus avancées dans le développement, d'être capables de passer à des proies de plus gros calibre et moins abondantes (Ware, 1975 ; Pepin et al., 1997 ; While et Wapstra, 2008). Aussi, pour le cas du brochet, il est connu que cette espèce pratique le cannibalisme dès son jeune âge (Giles et al. (1986). Il est possible que l'installation d'une hétérogénéité des tailles contribue à développer des comportements sociaux (dominance, agressivité) facilitant la pratique du cannibalisme.

Chez la carpe, par contre, la morphologie des larves à l'éclosion, pourrait être plus homogène avec toutefois une tendance vers la diminution de la taille des larves en avançant dans la période d'éclosion (non confirmée par l'ANOVA, chapitre 3). Cette homogénéité de taille pourrait être en rapport avec la stabilité des conditions environnementales au moment où les larves de carpe éclosent. Etant un pondreur printanier tardif, la carpe pond ses œufs dans un environnement où la température varie peu d'un jour à l'autre et le plancton est assez abondant. Les larves de morphologie similaire auront accès avec les mêmes chances à la nourriture. Il est toutefois important de rappeler que les larves de brochet dont les œufs ont été incubés à 16,8°C (Ivanova et Svirskaya, 2009) ont aussi montré une plus grande homogénéité de taille à l'éclosion. Ceci laisse penser à un effet potentiel de la température d'incubation des œufs qui pourrait contribuer à déterminer la morphologie des larves à l'éclosion et que le moment d'éclosion constitue un effet secondaire contrôlé par la température.

Chez les deux modèles étudiés, l'effet du moment d'éclosion sur le taux de croissance est influencé par les effets maternels et l'espèce. Chez le brochet, les larves ME1 montrent un taux de croissance soit plus fort soit égal par comparaison aux larves ME3 (Fig. 24) alors que chez les larves de carpe, en fonction de la femelle, le taux de croissance des larves écloses tardivement est soit plus élevé soit égal à celui des larves à éclosion précoce (Fig. 33). Dans les deux cas, un meilleur taux de croissance est associé à la larve qui naît avec une petite taille. Il est possible que les processus métaboliques en relation avec la respiration, l'activité physique... soient plus importants chez les larves de grande taille ce qui compromet la croissance. Il est aussi probable que les larves qui éclosent à une grande taille sont plus compétitives et développent précocement un comportement agressif qui lui coûte des pertes énergétiques considérables.

Chapitre 4 : Réponse bioénergétique des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion

4.1. Objectifs

La valeur énergétique d'une larve est rarement utilisée pour caractériser sa qualité. Les paramètres couramment utilisés sont des mesures morphométriques directes comme la taille et le poids qui, selon Kamler (2008), manquent de pertinence car elles dépendent de la variabilité des formes du corps et de l'hydratation des tissus. Nos résultats relatifs au chapitre 2 montrent que la taille du sac vitellin (ASV0, PSV0, VSV0) est indépendante du taux de croissance spécifique ce qui contredit plusieurs études montrant l'importance de la quantité de vitellus qui reste au moment de l'éclosion et sa contribution à l'accomplissement d'une forte croissance pendant la phase d'alimentation endogène (Kennedy *et al.*, 2007). Notre caractérisation du sac vitellin dans les chapitres précédents a été quantitative. Il est possible, qu'à taille égale, la qualité de son contenu puisse avoir un rôle sur la croissance, et en particulier sa teneur en énergie.

Dans ce chapitre, on a essayé de dépasser les mesures morphométriques classiques du sac vitellin et d'avoir une approche qualitative par l'analyse de sa composition biochimique et de sa valeur énergétique. Cette étude a été conduite chez des larves de brochet car le moment d'éclosion structure fortement leurs caractéristiques morphométriques et de croissance. Les matrices « vitellus » et « tissu » ont été considérées séparément afin de suivre les échanges de matière et d'énergie entre ces deux compartiments. Une quantification de la composition biochimique et de la valeur énergétique initiale des tissus et du vitellus et leur évolution au cours du temps en fonction du moment d'éclosion est estimée. L'efficacité d'utilisation du vitellus pour les différents groupes de larves écloses à différents moments est aussi calculée et comparée.

4.2. Matériel et Méthodes

4.2.1. Préparation des échantillons

Les larves utilisées pour cette expérimentation proviennent des femelles de brochet F2 et F4 étudiées lors de l'expérience 2 du chapitre 2. Pour ces deux femelles, le nombre de larves obtenues nous a permis de faire tous les prélèvements nécessaires pour les analyses biochimiques et bio-énergétiques. Après la définition des périodes d'éclosion les larves ont été désignées comme précoces (larves écloses durant les premières 24h), intermédiaires (larves écloses durant les 6h suivantes) et tardives (larves écloses durant les 18h suivantes),

les larves (600 par femelle et par moment d'éclosion) ont été réparties sur 3 cages de 1,5L (200 larves par cage) et plongées dans l'eau de l'écloserie. Des prélèvements de 30 larves par moment d'éclosion, par femelle et par cage ont été réalisés à l'éclosion, et tous les trois jours jusqu'à la résorption complète du sac vitellin (j0, j3, j6, j9, j12 et j15 post éclosion) (Fig. 36). Les échantillons ont été conservés dans une solution de formaldéhyde 4% jusqu'à la fin des prélèvements.

A la fin de l'expérience, les larves ont été rincées à l'eau distillée, puis manipulées sous la loupe binoculaire (*Olympus SZX7*) afin de séparer le corps du reste du sac vitellin en utilisant de fines aiguilles. Les échantillons ont subi une déshydratation dans une étuve (*firlabo, airconcept*) durant 24h à 60°C (Edmondson et Winberg, 1971). A la sortie de l'étuve, les échantillons ont été placés dans un dessiccateur à gels de silice, puis pesés sur une balance de précision (*Mettler toledo, AE200*) à la précision de 0,01mg.

Lors des prélèvements, une erreur a été commise et les échantillons correspondant au prélèvement F2 ME2 J3 n'ont pas été conservés dans le formaldéhyde et donc n'ont pas pu être utilisés pour cette étude.

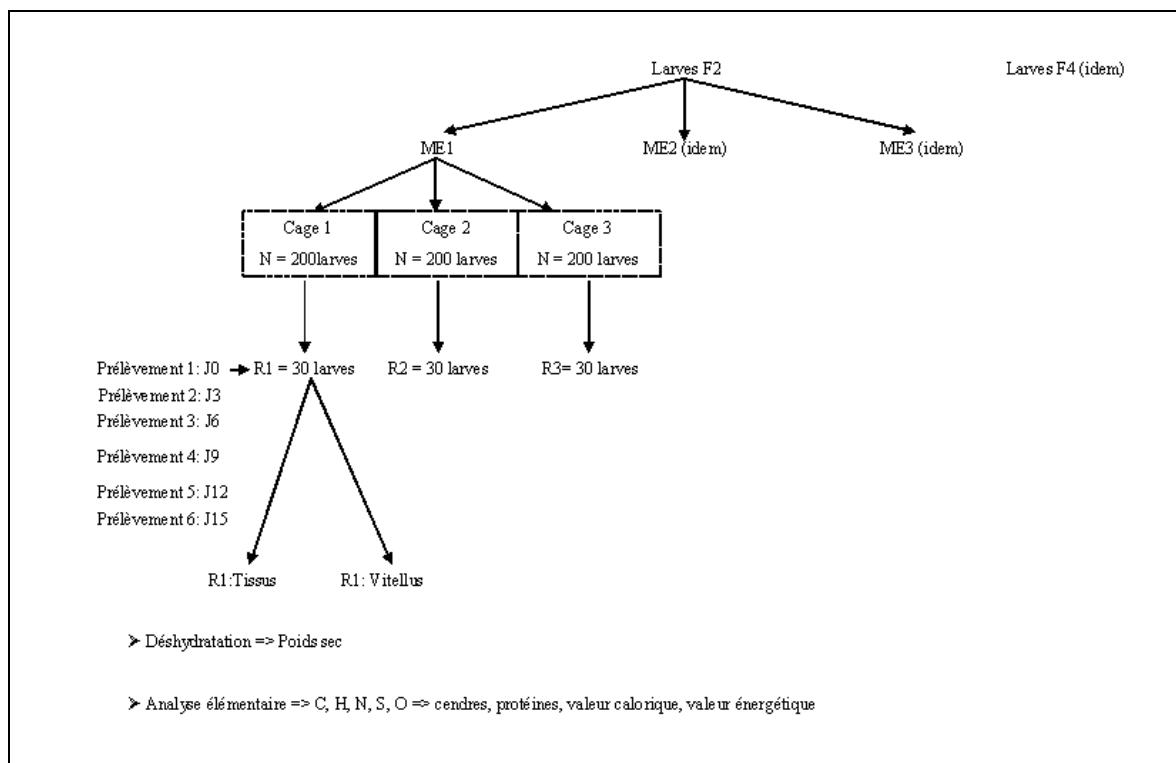


Figure 36 : Schéma présentant la démarche expérimentale et la stratégie d'échantillonnage

4.2.2. Analyse élémentaire

Une analyse élémentaire des échantillons de tissus (= corps) et de vitellus a été réalisée pour la détermination de la composition biochimique et le calcul de la valeur énergétique de ces deux matrices et leur évolution au cours du temps (par femelle, par moment d'éclosion et par jour de mesure, en triplicata). Pour certains réplicats, la quantité de matière n'a pas suffi pour faire les analyses. Au total, 64 échantillons (chaque échantillon correspond au prélèvement d'un pool de 30 larves) dont 8 échantillons à J0, 13 échantillons à J6, 10 échantillons à J9, 16 échantillons à J12 et 17 échantillons à J15, ont été analysés. Les échantillons correspondant au vitellus ne concernent que les jours J0, J6, et J9 (31 observations).

La détermination des pourcentages de C, H, N, S et O dans les échantillons a été réalisée avec un spectrophotomètre Flash EA 1112 (*ThermoFinnigan 2003*) dans le Laboratoire des Mesures Physiques (LMP) de l'université de Montpellier 2. Les échantillons ont été homogénéisés séparément dans un mortier, puis trois fractions de 2,5 mg de chaque échantillon ont été analysées. Les deux premières fractions ont servi pour le dosage des éléments C, H, N et S (en duplicata) et la dernière fraction a servi pour la détermination de la teneur en oxygène par pyrolyse. La valeur calorifique (VC, J mg⁻¹ poids sec) a été calculée selon la formule donnée par l'analyseur :

$$VC (J mg^{-1}) = 0,004184 * [88 * \%Carbone + 344 * (\%Hydrogène - 0,125 * \%Oxygène) + 25 * \%Soufre].$$

La valeur énergétique individuelle (VE, J ind.⁻¹) est obtenue en multipliant la valeur calorifique (VC, J mg⁻¹) par le poids sec (PS, mg) :

$$VE (J ind.^{-1}) = VC * PS$$

Le pourcentage de cendres (% poids sec) est calculé indirectement car la quantité de matières des échantillons était réduite et ne nous a pas permis de la déterminer de façon directe par dosage :

$$Cendres (\% poids sec) = 100\% - (\%C + \%H + \%N + \%S + \%O)$$

La fraction de protéines (P, % poids sec) a été calculée selon la formule de Gnaiger et Bitterlich (1984) :

$$P\% = N\% * 5,78$$

4.1.3. Traitement statistique

Deux approches complémentaires sont utilisées afin de décrire la réponse bioénergétique des larves de brochet au moment d'éclosion.

La première approche a pour but de suivre la cinétique dans le temps de l'effet « moment d'éclosion » sur le poids sec des individus (PS, mg ind.⁻¹), la composition en matière (pourcentages de cendres (C%, %PS) et de protéines (P%, (%PS))), la valeur calorique (VC, J mg⁻¹PS), la masse de protéines (P, mg ind.⁻¹), la masse de cendre (C, mg ind.⁻¹) et la valeur énergétique (VE, J ind.⁻¹) d'une part et de la comparer en fonction du moment d'éclosion des larves d'autre part. Cette première étude a été réalisée par une analyse de variance en mesures répétées avec la procédure Mixed de SAS 9.0. (SAS/STAT® User's Guide, 1989). La structure de covariance utilisée est de type $AR(1)$. Comme pour l'étude morphométrique du brochet au chapitre 2, on s'est focalisé sur l'effet des deux interactions ME*A (ddls = 8, 8 et 4 respectivement pour les variables relatives aux tissus, à la larve entière et au vitellus) et F*ME (ddl = 2). Un test ajusté de comparaison de moyennes de Bonferroni a été utilisé. Les effets principaux sont présentés quand l'interaction entre le moment d'éclosion et l'âge n'est pas significative. Inversement, lorsque l'interaction est significative, elle est la seule présentée. Pour cette approche, on a exclu les données correspondantes au jour J3 puisque certaines données étaient manquantes pour une femelle (F2).

La deuxième démarche de description des changements ontogéniques s'appuie sur une approche de modélisation (modèle mathématique), qui décrit deux courbes sigmoïdes représentant les changements au cours du temps de la taille du vitellus non résorbé et de la taille de la larve entière (tissu + vitellus). Il s'agit du modèle de Gompertz :

$$V.r.(\tau) = V_0 e^{-e^{-g(\tau_0 - \tau)}}$$

où V.r. est le poids sec du vitellus restant à l'âge τ , V_0 est le poids sec asymptotique du vitellus et g est le taux de croissance instantané au point d'inflexion (τ_0).

Les changements de poids des tissus ont été calculés comme la différence entre les poids de la larve entière et du vitellus. Ce modèle a été utilisé par Araujo-Lima (1994) chez des poissons amazoniens. Selon Jaworski et Kamler (2002), le modèle de Gompertz, comparé aux autres modèles de Von Bertalanffy, aux modèles logistiques et aux modèles de Richards, décrit mieux la phase d'alimentation endogène chez les poissons, comme chez la truite arc en ciel

Oncorhynchus mykiss, le nase commun *Chondrostoma nasus* et le poisson chat nord Africain *Clarias gariepinus*.

Dans le présent travail, ces calculs ont été faits pour les larves ME1, ME2 et ME3 issues des femelles F2 et F4. Le poids sec (mg ind.^{-1}) et la valeur en énergie (J ind.^{-1}) ont été utilisés comme variables de sortie pour ce modèle. Plusieurs valeurs de V_0 relatives à chaque couple (F, ME) ont été choisies pour décrire ces modèles. Globalement, chaque matrice (vitellus ou tissu) a été décrite par trois paramètres V_0 , g et τ_0 .

A partir de ces paramètres, il a été possible d'estimer la taille des tissus et du vitellus à tout moment entre J0 à J15 et donc de déterminer avec plus de précision les valeurs maximales de poids et de valeur énergétique atteintes par les tissus (MT) et le moment (temps) exact quand ce point a été atteint (TMT) pour chaque groupe de larves (ME1, ME2 et ME3) (cf. Fig. 5). A partir de ces paramètres, on a pu calculer les efficacités cumulatives de conversion du vitellus en tissus (K_I), de l'éclosion jusqu'au temps auquel les tissus atteignent leur poids maximal et leur valeur énergétique maximale (TMT) selon la formule :

$$K_I = \text{Prod} * 100/C_Y, (\%)$$

Avec Prod = production de tissus exprimée en poids (mg ind.^{-1}) ou en valeur énergétique (J ind.^{-1}), et C_Y = poids sec (mg ind.^{-1}) ou valeur énergétique (J ind.^{-1}) du vitellus consommé.

Pour cette deuxième approche, les paramètres de Gompertz ont été calculés pour chaque couple F-ME.

La comparaison du temps pour que les tissus atteignent les valeurs maximales (TMT) en poids sec et en valeur énergétique (durée depuis J0), du poids sec et de la valeur énergétique du vitellus au point TMT (VTMT), et du coefficient de conversion (K_I) en poids sec et en valeur énergétique entre les trois groupes de larves a été réalisée par une analyse de variance avec une procédure Glm Univariate de SAS avec un effet ME (ddl = 2) et une résiduelle (ddl = 3). Les femelles ont été considérées comme des réplicats au sein du moment d'éclosion. Au total, on a 6 observations correspondant aux femelles F2 et F4, chacune avec 3 moments d'éclosion. La puissance des tests est calculée par une procédure Glm Power de SAS.

Dans cette deuxième approche, la totalité des données y compris les données relatives au jour J3 a été intégrée au modèle.

4.3. Résultats

4.3.1. Composition biochimique relative du vitellus, des tissus et de la larve entière de brochet : effets femelle, moment d'éclosion, âge et leurs interactions

Les résultats de l'analyse de variance appliquée sur les données de la composition biochimique relative (%) des tissus et du vitellus chez les larves de brochet sont présentés dans le tableau IX. Les valeurs moyennes dans les trois matrices vitellus, tissus et larve entière ont varié entre 4 et 5% pour les cendres, 68 et 71% pour les protéines et 25 et 27 Jmg⁻¹ pour la valeur calorifique. Les interactions ME*A et F*ME sont non significatives pour toutes les variables.

Tableau IX. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et des interactions (moment d'éclosion * âge) et (femelle * moment d'éclosion) sur le taux de cendres (% PS), le taux de protéines (% PS) et la valeur calorifique (J mg⁻¹ PS) des tissus, du vitellus et de la larve entière (ANOVA). F : femelle, ME : moment d'éclosion, PS : poids sec, S : significatif, NS: non significatif, P<0,05.

		F	ME	A	ME*A	F*ME
Cendres (% PS)	Vitellus	NS	NS	NS	NS	NS
CVetr = 30%	Tissu	NS	NS	NS	NS	NS
	Larve entière	NS	NS	NS	NS	NS
Protéines (% PS)	Vitellus	NS	NS	NS	NS	NS
CVetr = 2%	Tissu	NS	NS	S	NS	NS
	Larve entière	NS	NS	S	NS	NS
Valeur calorifique	Vitellus	NS	NS	NS	NS	NS

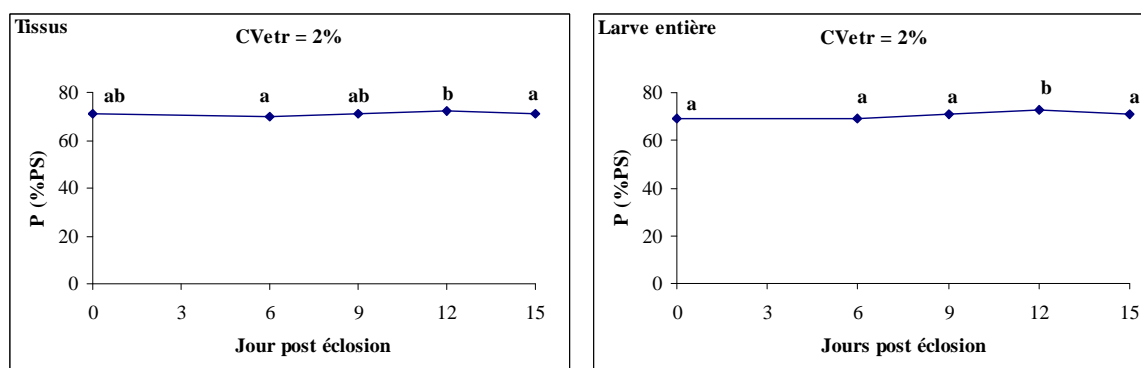
(J mg ⁻¹ PS)	Tissu	NS	NS	NS	NS	NS
CVetr = 2%	Larve entière	NS	NS	S	NS	NS

4.3.1.1. Taux de cendres (% PS)

Le pourcentage de cendres dans le vitellus, les tissus et la larve entière de brochet n'est affecté ni par l'interaction ME*A ni par les effets simples. La composition chimique des deux matrices vitellus et tissus reste inchangée en fonction du moment d'éclosion et au cours du temps.

4.3.1.2 Taux de protéines

L'interaction ME*A n'influence pas significativement le pourcentage de protéines (P) dans le vitellus, les tissus et la larve entière chez le brochet. Toutefois, un effet significatif de l'âge est mis en évidence sur le pourcentage de protéines dans les tissus et la larve entière. La part de protéines dans la composition biochimique globale des tissus atteint un maximum à J 12 post éclosion pour diminuer et se stabiliser au même niveau qu'à l'éclosion. La même évolution est enregistrée pour les larves entières (Fig. 37a, b).



(a)

(b)

Figure 37 : Effet de l'âge post éclosion sur le taux de protéines P dans les tissus (a) et la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).

4.3.1.3. Valeur calorifique (J mg⁻¹PS)

Un effet significatif de l'âge est enregistré sur la valeur calorifique de la larve entière (Fig. 38) témoignant une diminution de la valeur calorifique totale initiale de la larve entière de 26,6 J.mg⁻¹ PS à J6 post éclosion à 24,8 J.mg⁻¹ à J15 post éclosion.

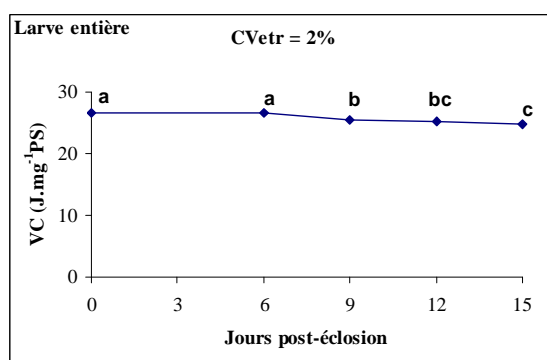


Figure 38 : Effet de l'âge sur la valeur calorique totale de la larve entière chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).

4.3.2. Composition biochimique en masse du vitellus, des tissus et de la larve entière chez le brochet : effets femelle, moment d'éclosion, âge et leurs interactions

Les résultats de l'analyse de variance sont présentés dans le tableau X. L'interaction ME*A affecte significativement le poids sec des tissus et de la larve entière, la masse de protéines dans les tissus et la valeur énergétique du vitellus et de la larve entière. D'autre part, l'interaction F*ME affecte significativement le poids sec du vitellus et de la larve entière, la masse de protéines et la valeur énergétique du vitellus.

Tableau X. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et des interactions ME*A et F*ME sur la composition biochimique du corps et du sac vitellin chez les larves de brochet

		F	ME	Age	ME*A	F*ME
Poids sec (PS) CVetr = 4%	Vitellus	S	S	S	NS	S
	Tissu	NS	S	S	S	NS
	Larve entière	S	S	S	S	S
Cendres (mg ind. ⁻¹) CVetr = 28%	Vitellus	NS	NS	S	NS	NS
	Tissu	NS	NS	S	NS	NS
	Larve entière	NS	NS	NS	NS	NS
Protéines (mg ind. ⁻¹) CVetr = 4%	Vitellus	S	S	S	NS	S
	Tissu	NS	NS	S	S	NS
	Larve entière	NS	S	S	NS	NS
Valeur énergétique (J ind. ⁻¹) CVetr = 3%	Vitellus	S	S	S	NS	S
	Tissu	NS	NS	S	S	NS
	Larve entière	NS	S	S	S	S

4.3.2.1. Poids sec

A - Vitellus

Le poids sec du vitellus est affecté par les effets simples du moment d'écllosion et de l'âge des larves. Il diminue significativement avec le moment d'écllosion (Fig. 39) et l'âge (Fig. 40). Les larves ME1 ont plus de vitellus que les larves ME2 et ME3 et ce quel que soit l'âge des larves et les larves ME2 ont plus de vitellus que les larves ME3.

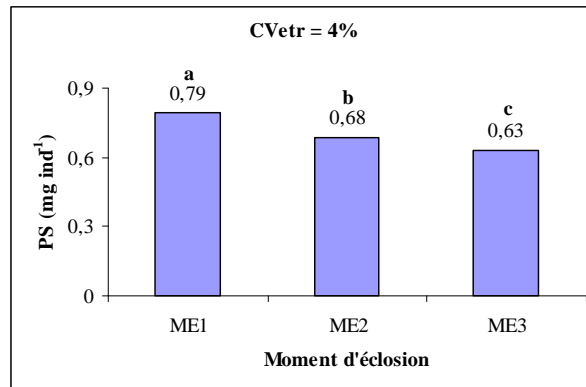


Figure 39 : Effet du moment d'écllosion sur le poids sec du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

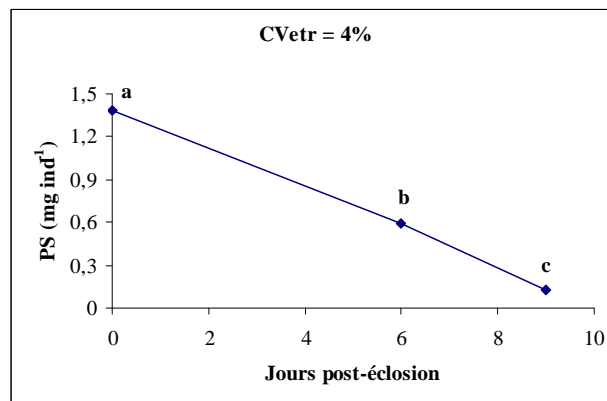


Figure 40 : Effet de l'âge post-éclosion sur le poids sec (PS) du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

Un effet significatif de l'interaction F*ME est aussi enregistré sur les poids sec du vitellus. En effet, en fonction des femelles, la différence significative du poids sec du vitellus entre les larves ME1 d'une part et les larves ME2 et ME3 d'autre part varie selon la femelle, mais la hiérarchie des poids secs ME1 > ME2 > ME3 demeure (Fig. 41)

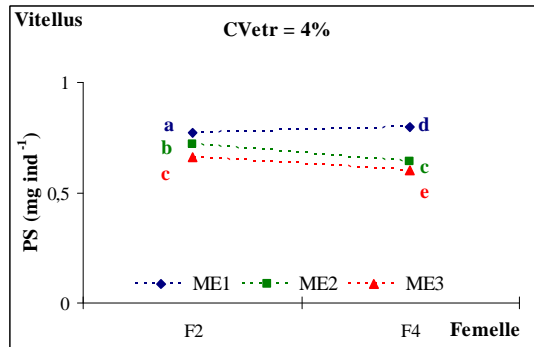
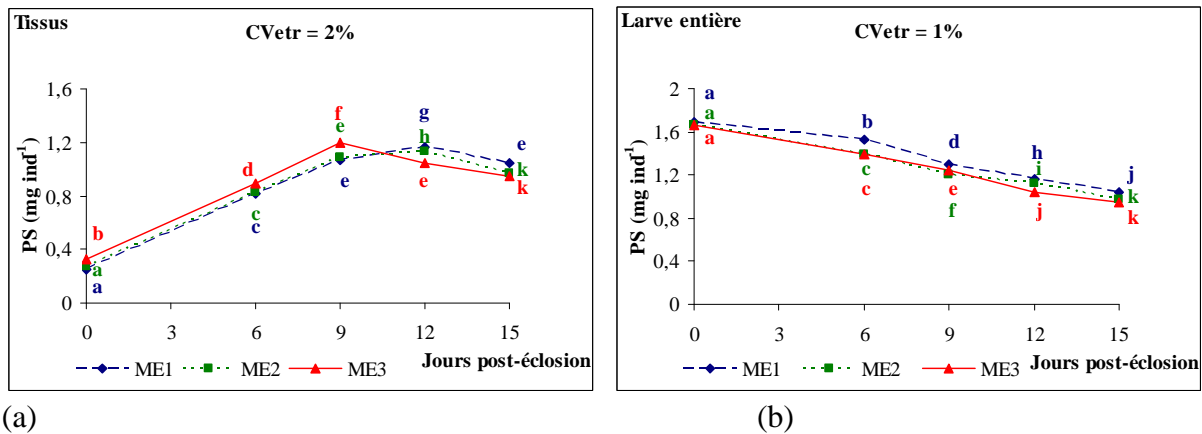


Figure 41 : Effet de l'interaction F*ME sur le poids sec du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

B - Tissus et larve entière

Les poids secs des tissus et des larves entières sont significativement affectés par l'interaction ME*A (Fig. 42a, b). En effet, de J0 à J9, le poids sec des tissus est significativement plus élevé chez les larves ME3. A partir de J12, la tendance s'inverse et le poids sec des tissus des larves ME1 devient significativement supérieur au poids sec des tissus des larves ME2 et ME3 et ce, jusqu'à J15 (Fig. 42a).

Chez la larve entière, le poids sec est initialement similaire pour les trois groupes de larves. Au cours du temps, le poids sec des larves ME1 s'écarte pour devenir significativement supérieur au poids sec des larves ME2 et ME3 à partir de J6 et cet avantage est conservé jusqu'à J15 post éclosion (Fig. 42b).



(a)

(b)

Figure 42 : Effet de l'interaction ME*A sur le poids sec des tissus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

On a noté également un effet significatif de l'interaction F*ME sur le poids sec de la larve entière (Fig. 43). Le poids sec des larves ME2 est supérieur à celui des larves ME3

uniquement chez la femelle F2. Le poids sec des larves ME1 est toujours resté supérieur à celui des larves ME2 et ME3 quelle que soit la femelle.

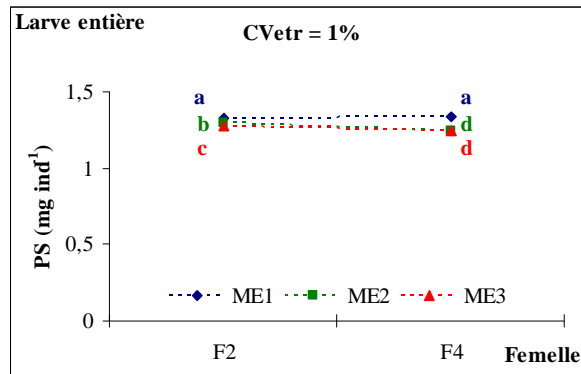


Figure 43 : Effet de l'interaction F*ME sur le poids sec de la larve entière chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

4.3.2.2. Cendres

Aucun effet significatif de l'interaction ME*A n'est enregistré pour la masse de cendres dans les trois matrices : vitellus, tissus et larve entière. Cependant, un effet âge post éclosion a été montré pour la masse de cendres dans le vitellus et les tissus. En effet au cours du temps, la masse de cendres diminue significativement dans le vitellus quel que soit le moment d'éclosion (Fig. 44a). D'un autre côté, la masse de cendres dans les tissus augmente progressivement jusqu'à J9 post éclosion, puis se stabilise aux alentours de 0,06 mg ind.⁻¹ (Fig. 44b).

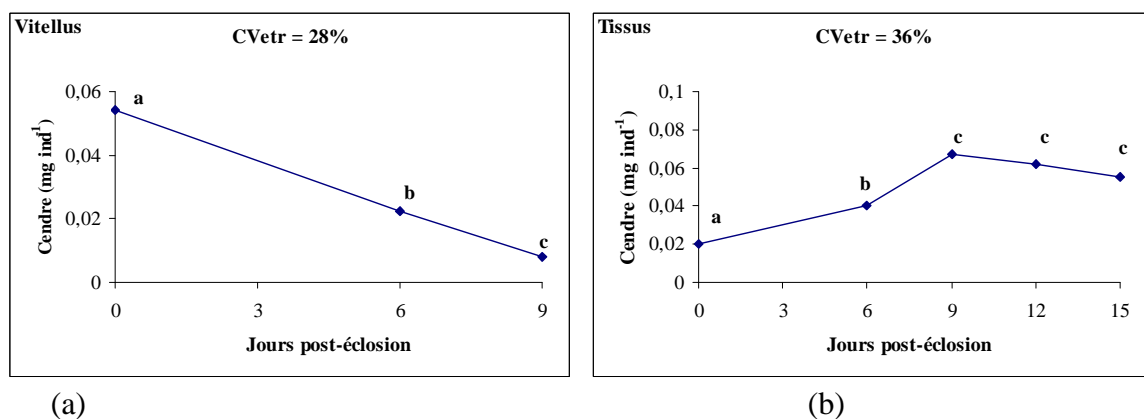


Figure 44 : Effet de l'âge post éclosion sur la masse de cendres du vitellus (a) et des tissus (b) chez les larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

4.3.2.3. Protéines

L'interaction ME*A affecte significativement la masse de protéines dans les tissus des larves de brochet (Fig. 45). Les larves ME3 contiennent plus de protéines de l'éclosion jusqu'à J9. De J12 à J15, la tendance s'inverse et les larves ME1 présentent plus de protéines dans leurs tissus.

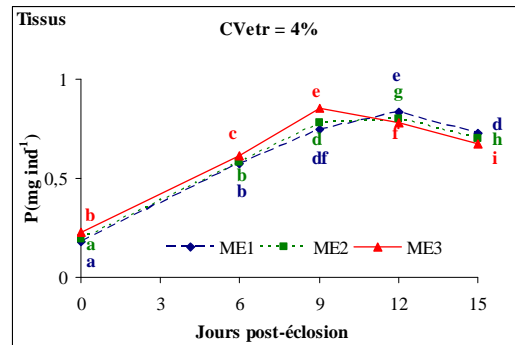
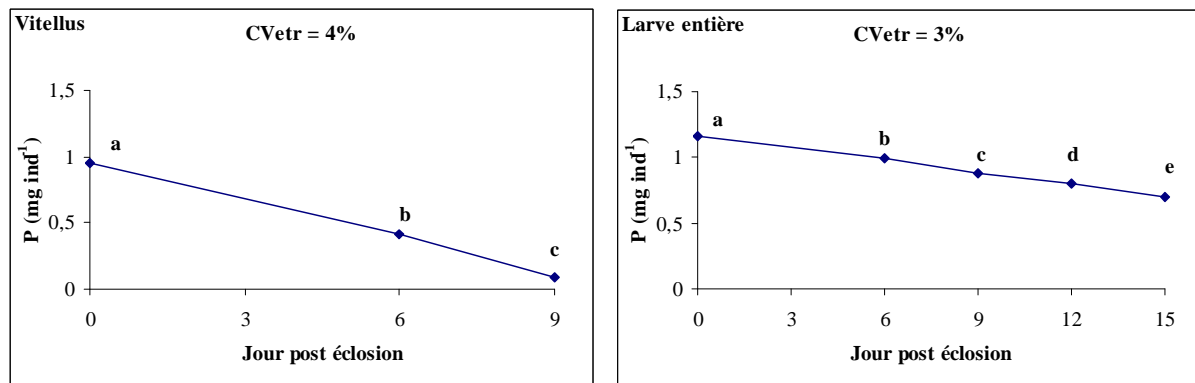


Figure 45 : Effet de l'interaction ME*A sur la masse de protéines (P , mg ind^{-1}) dans les tissus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

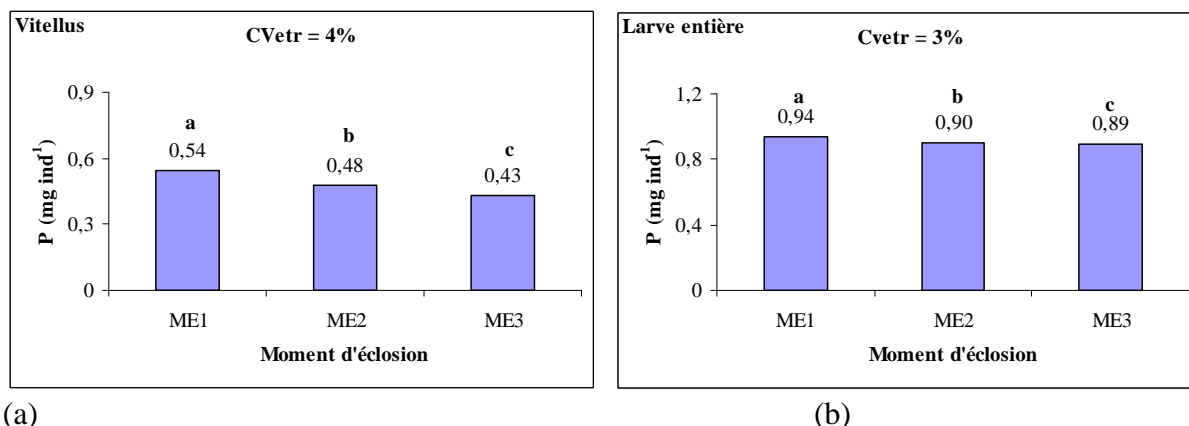
D'autre part, en l'absence d'un effet significatif de l'interaction ME*A sur la masse de protéines dans le vitellus et la larve entière, on a enregistré que la masse de protéines dans le vitellus et dans la larve entière diminue significativement en fonction de l'âge (Fig. 46a, b) et du moment d'éclosion (Fig. 47a, b).



(a)

(b)

Figure 46 : Effet de l'âge sur la masse de protéines (P , mg ind^{-1}) du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).



(a) (b)
 Figure 47 : Effet du moment d'éclosion sur la masse de protéines (P, mg ind.⁻¹) du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

Un effet significatif de l'interaction F*ME a été observé sur la masse de protéines du vitellus des larves (Fig. 48) dont les différences en fonction du moment d'éclosion sont plus importantes chez la femelle F4 par comparaison à la femelle F2. Pour ces deux femelles, la masse de protéines du vitellus des larves ME1 est toujours supérieure à celle des larves ME2 et ME3, et celle des larves ME2 est toujours supérieure à celle des larves ME3.

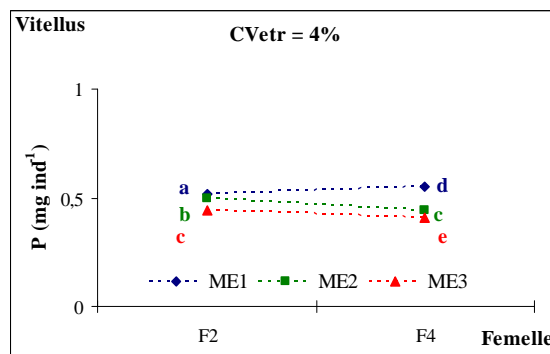


Figure 48 : Effet de l'interaction F*ME sur la masse de protéines du vitellus chez les larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

4.3.2.4. Valeur énergétique

La valeur énergétique du vitellus n'est pas affectée par l'interaction ME*A, mais elle diminue significativement avec l'âge et le moment d'éclosion (Fig.49a, b)

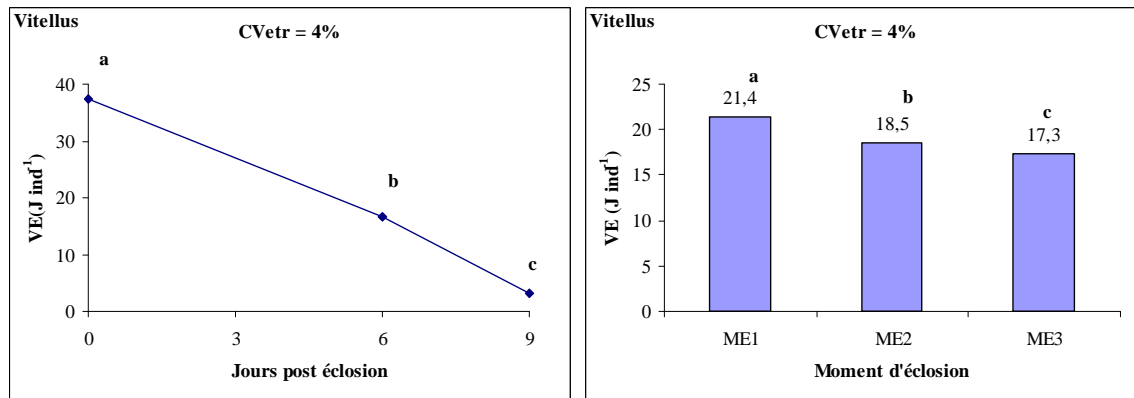
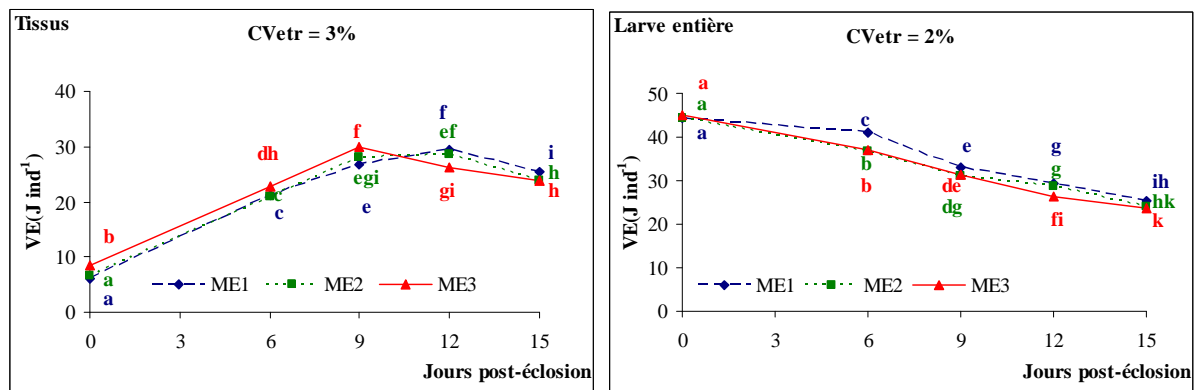


Figure 49 : Effet de l'âge (a) et du moment d'éclosion (b) sur la valeur énergétique du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

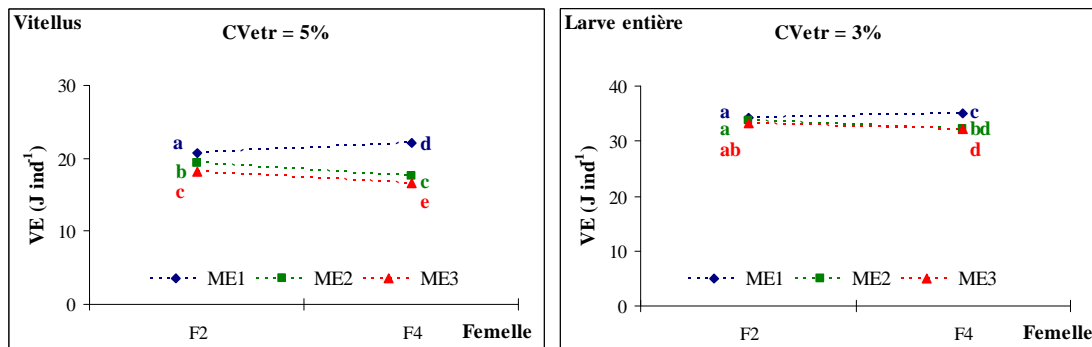
Un effet significatif de l'interaction ME*A est reporté sur la valeur énergétique des tissus et de la larve entière chez le brochet (Fig. 50a, b). La valeur énergétique totale de la larve entière est la même chez les trois groupes de larves à l'éclosion ($p > 0,05$). Elle devient significativement plus élevée chez les larves ME1 par rapport aux larves ME2 et ME3 à J6 et à ME3 jusqu'à J15 post éclosion. Les larves ME2 et ME3 ont toujours la même valeur énergétique, sauf à J12 (ME2>ME3). Dans les tissus, les larves ME3 montrent à l'éclosion des tissus avec une valeur énergétique supérieure par comparaison aux tissus des larves ME2 et ME3 dont les valeurs énergétiques ne diffèrent pas. Cette différence persiste jusqu'à J9, ensuite, la valeur énergétique des tissus de ces larves (ME3) diminue jusqu'à J15 pour devenir inférieure à celle des larves ME1 et ME2 en J12 et celle de larves M1 en J15.



(a) (b)
Figure 50 : Effet de l'interaction ME*Age sur la valeur énergétique des tissus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

Un effet significatif de l'interaction F*ME est observé pour la valeur énergétique du vitellus et de la larve entière (Fig. 51a, b). Les différences des valeurs énergétiques du vitellus

en fonction du moment d'éclosion (VE ME1>VE ME2>VE ME3) sont plus marquées chez la femelle F4 par comparaison aux résultats obtenus pour la femelle F2. Cependant, la valeur énergétique de la larve entière chez la femelle F2 ne diffère pas significativement en fonction du moment d'éclosion alors que chez la femelle F4 la valeur énergétique des larves ME1 est significativement supérieure à celle des larves ME2 et ME3.



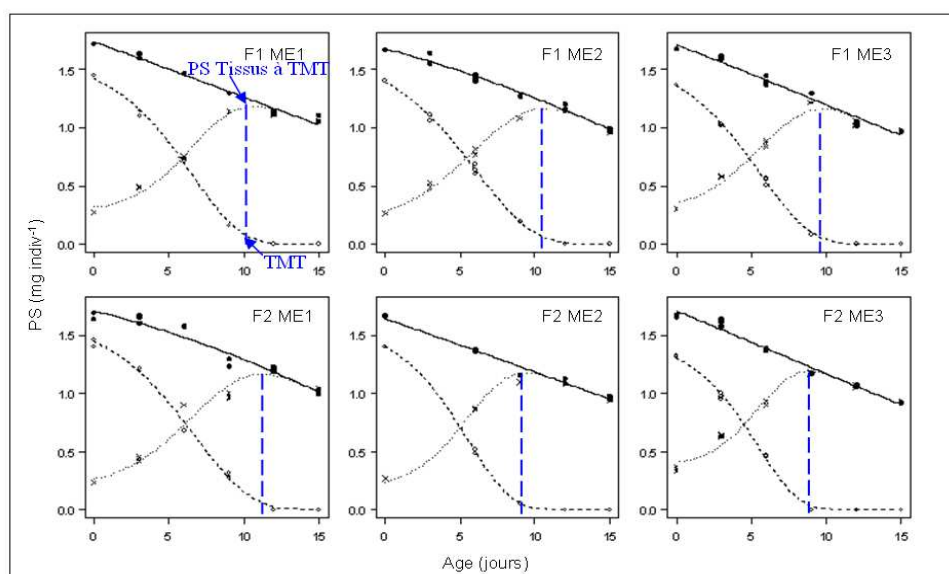
(a)

(b)

Figure 51 : Effet de l'interaction F*ME sur la valeur énergétique du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

4.3.3. Approche analytique du modèle de Gompertz

Les courbes obtenues à partir du modèle de Gompertz pour les larves issues des femelles F2 et F4 et les moments d'éclosion ME1, ME2 et ME3 sont présentées dans la figure 52.



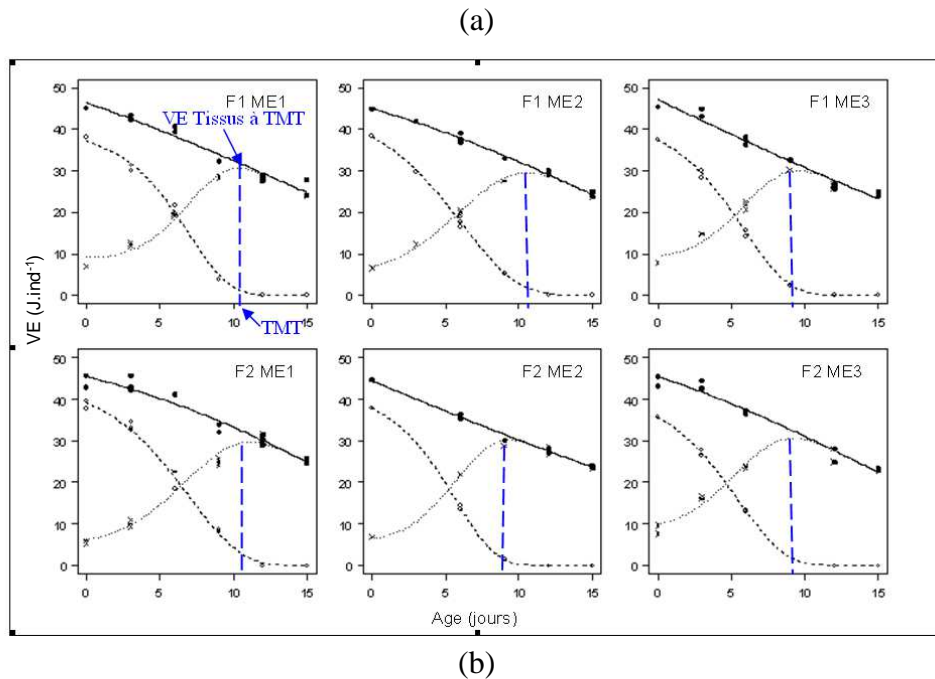


Figure 52 : Changements du poids sec (a) et du contenu en énergie (b) du vitellus (-----, ○), de la larve entière (-, ●) et des tissus (....., x) chez le brochet *E. lucius*. Les points correspondent aux données expérimentales, les traits décrivant le vitellus et la larve entière sont ajustés par le modèle de Gompertz, les courbes correspondant aux tissus sont calculées par la différence. PS : poids sec, VE : valeur énergétique, F : femelle, ME : moment d'éclosion.

4.3.3.1. Effet du moment d'éclosion sur TMT, le poids sec et la valeur énergétique des tissus au TMT chez les larves de brochet

Le tableau XI montre l'absence de différence significative de l'effet moment d'éclosion sur le temps d'atteinte du poids et de la valeur énergétique maximaux des tissus (TMT) et le poids sec à TMT des tissus chez les larves de brochet

Tableau XI. Effet du moment d'éclosion sur le temps pour atteindre le poids et la valeur énergétique maximaux des tissus (TMT) et le poids sec et la valeur énergétique des tissus au TMT chez les larves de brochet. PS : poids sec ; VE : valeur énergétique ; ME : moment d'éclosion ; CV_{etr} : coefficient de variation de l'écart type résiduel, Pui : puissance. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

Variable	ME1	ME2	ME3	CV _{etr}	Pui
TMT en PS (jours)	10,97 a	10,01 a	9,32 a	66%	26%
TMT en VE	10,78 a	9,94 a	9,43 a	61%	21%

(jours)					
PS Tissus à TMT (mg ind ⁻¹)	1,176 a	1,170 a	1,174 a	1%	5%
VE Tissus à TMT (J ind ⁻¹)	30,21 a	29,85 a	30,41 a	55%	8%

Les larves ME3 ont des valeurs de TMT réduites de 15% et 12% respectivement en poids sec et en valeur énergétique par comparaison aux larves ME1, mais sans que cette différence soit statistiquement significative. Toutefois, les CVetr sont élevés et les puissances sont faibles (< 28%) ; on peut faire l'hypothèse qu'il existe un effet, sans qu'il soit démontré. De même pour les différences de poids sec des tissus à TPMT entre les larves ME1 et ME3.

4.3.3.2. Effet moment d'éclosion sur l'efficacité cumulative de conversion du vitellus en tissus K1

Le tableau XII présente les résultats de l'effet du moment d'éclosion sur le coefficient de conversion K1. L'ANOVA ne montre aucune différence significative de l'efficacité de conversion du vitellus en tissus en fonction du moment d'éclosion. Toutefois, les CVetr sont très élevés (143% et 244% respectivement pour K1 PS et K1 VE), les puissances sont faibles (48% et 14% respectivement pour K1 PS et K1 VE) et les écarts entre moyennes demeurent assez faibles.

Tableau XII. Effet du moment d'éclosion sur l'efficacité d'utilisation de l'énergie absorbée du vitellus (K1) chez les larves de brochet en fonction du moment d'éclosion. PS : poids sec ; VE : valeur énergétique ; ME : moment d'éclosion ; CVetr : coefficient de variation de l'écart type résiduel, Pui : puissance. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).

Variable	ME1	ME2	ME3	CVetr	Pui
K1 en PS	63,97 a	67,03 a	61,77 a	143%	48%
K1 en VE	60,89 a	63,03 a	58,89 a	244%	14%

4.4. Discussion

4.4.1. Différence biochimique et énergétique à l'éclosion des larves de brochet en fonction du moment d'éclosion

A l'éclosion, le vitellus des larves ME1 est plus lourd (+20%) (Fig. 40), plus énergétique (+24%) (Fig. 49b) et contient plus de protéines (+19%) (Fig. 47a) par comparaison au vitellus des larves ME3. De plus, les tissus des larves ME3 sont plus lourds (Fig. 42a) que ceux des larves ME2 et ME1 au moment de l'éclosion. Toutefois, le contenu en énergie du corps à J0 est égal chez les trois groupes de larves (Fig. 50a). Les larves ME3 ont donc mobilisé des protéines et de l'énergie du vitellus pour continuer à croître dans les enveloppes de l'œuf avant d'éclore. Ce résultat est en contradiction avec les observations de Ninness *et al* (2006) qui n'ont pas noté de différence significative de la masse de protéines dans le vitellus, les tissus et la larve entière de truite entre des individus dont le chorion a été enlevé 6 jours avant la date prévue de l'éclosion et les larves à éclosion spontanée au moment de l'éclosion (J0). Il est possible que chez la truite, les protéines ne sont pas les premières à être mobilisées du vitellus pour la formation de nouveaux tissus.

Les différences de poids sec et de la masse de protéines dans les tissus et le vitellus et les différences de la valeur énergétique du vitellus entre les larves ME1 et les autres groupes de larves observées au moment de l'éclosion confirment qu'à l'éclosion ces larves ne sont pas au même stade de développement. En effet, le moment où la larve éclos peut être lié à un aspect autre que le stade de développement ou la taille. Il est établi que l'éclosion précoce a lieu sous l'effet de plusieurs facteurs comme les températures élevées (Gray, 1928 chez *Salmo trutta fario*), et les faibles teneurs en oxygène (Alderdice et Forrester, 1974 chez *Hippoglossoides elassodon*). Notre étude suggère que le moment exact de l'éclosion est déterminé par l'acquisition de la larve d'un certain niveau énergétique lui permettant de survivre hors des enveloppes de l'œuf. En effet, Lelong *et al.* (2008) évoquent que l'émergence des larves de *Salmo trutta* est le résultat d'un compromis entre la quantité des réserves énergétiques et le stade de développement, il est probable qu'un phénomène similaire existe pour le moment d'éclosion chez les larves de brochet.

La valeur calorique de la larve entière a diminué avec l'âge en l'absence de variation significative dans chacune des matrices au cours du temps. Ceci est expliqué par le changement des proportions du vitellus et des tissus au cours du développement dans le sens d'une diminution de la taille du vitellus hautement calorique et de l'augmentation de la taille

des tissus moins caloriques. (+ pertes énergétiques liées aux activités de la larves et au métabolisme de base)

La masse de cendres augmente au cours du temps dans les tissus et diminue dans le vitellus. En effet, les minéraux sont utilisés pour la formation du squelette. Ils sont pris au vitellus, mais également issus de l'eau environnante (review dans Lall, 2002) particulièrement pour le calcium qui est le principal macroélément.

4.4.2. Evolution de la composition biochimique chez les larves de brochet en fonction du moment d'éclosion

A l'approche de la résorption complète du sac vitellin (entre j9 et J12 post éclosion dans la présente étude), les larves ME3 initialement favorisées (tissus plus abondants et plus riches en protéines (masse) (Fig. 42a) arrêtent de croître et, en l'absence d'accès à un aliment exogène, entrent dans une phase de résorption des tissus. Pendant ce même intervalle de temps, les larves ME1 et ME2, qui possèdent encore des réserves vitellines continuent leur croissance et leur corps devient plus grand (Fig. 42a), plus énergétique (Fig. 50a) et plus riche en protéines (masse) (Fig. 45) comparées aux larves ME3 avant de rentrer, elles aussi, dans la phase de résorption des tissus au cours de laquelle ces larves maintiennent leur avance sur les larves ME3. Ce résultat confirme les observations de Ninness *et al* (2006) où le corps des larves dont le chorion a été enlevé six jours avant l'éclosion est resté plus grand jusqu'à l'approche du stade d'initiation à l'alimentation exogène et plus énergétique à partir de J32 post éclosion. Ninness *et al* (2006) suggèrent que les embryons dépourvus de chorion convertissent les protéines du vitellus en tissus embryonnaires à un taux plus rapide que celui des embryons dont le chorion a été gardé jusqu'à l'éclosion.

Le temps pour atteindre le poids maximal de tissus (TMTen PS) pourrait être plus court (de 18 à 7%) chez les larves ME3 par comparaison aux larves ME1 et ME2 (non significatif, mais faible puissance) (Tableau XI). Il est possible que cette tendance à la diminution de TMT en fonction du moment d'éclosion soit vraie, mais cet effet est probablement caché par la faible puissance du test statistique. Sachant que TMT correspond au moment où la larve commence à nager et à s'alimenter activement (début du stade juvénile) nos résultats semblent en accord avec ceux de Laurel *et al* (2008) qui ont montré que les larves ME1 restent plus de temps à l'état de «larve» en atteignant leur taille maximale de

tissus plus tardivement. Ceci implique aussi que les larves ME1 mettent plus de temps pour passer d'un stade de développement à un autre.

A l'éclosion, le poids sec des tissus des larves ME3 est supérieur de 21 et 18% respectivement par rapport aux larves ME1 et ME2 avec une différence significative (Fig. 42a). A TMT, la différence n'est plus significative et le poids sec des tissus est sensiblement le même chez les trois groupes de larves (Tableau XI). Un effet similaire dû à la température a été reporté chez la carpe commune et la carpe herbivore *Ctenopharyngodon idella*, par Korwin-Kossakowski (2008). Cet auteur a noté l'existence de différences initiales de morphométrie induites par la température, mais ces différences décroissent progressivement pour s'annuler au moment de l'inflation de la vessie natatoire (peu de temps avant l'initiation à l'alimentation exogène). Cette période correspond selon cet auteur à la phase de développement compensatrice au cours de laquelle les larves retardées dans leur développement se rattrapent.

4.4.3. Efficience d'utilisation du vitellus

Les efficacités d'utilisation du vitellus chez les larves de brochet calculées lors de cette étude pour la période allant de l'éclosion jusqu'à TMT varient 58 à 63% pour l'énergie et de 61 à 67% pour le poids sec (tableau XII). Leur ordre de grandeur est proche des efficacités en énergie calculées pour *Salmo salar* (Hansen and Møller, 1985) et *Salmo trutta* (56%) (Hansen, 1985) et les efficacités en poids sec (63-66% et 68%) calculées pour deux populations néo-zélandaises d'*Oncorhynchus tshawytscha* (Kinnison *et al.*, 1998) et chez *Hippoglossus hippoglossus* (Finn *et al.*, 1995a) respectivement. Cependant, les coefficients de variation de l'écart-type résiduel extrêmement élevés posent problème: ils pourraient traduire une réelle dispersion aléatoire très importante entre échantillons et alors faible nombre d'échantillons utilisés pour leur calcul mais aussi un problème de fiabilité dans la méthode de mesure et de calcul de ces paramètres. Dans notre cas, ces défaillances statistiques sont vraisemblablement liées au faible nombre d'observations (n=6).

Sachant que le taux d'absorption des réserves vitellines est fonction de la surface syncytiale (couche d'absorption) et de son activité métabolique (Heming et Buddington, 1988), il est possible que les larves ME2 aient une plus grande surface syncytiale par

comparaison aux larves ME1 et ME3 ou que cette surface soit tapissée de cellules plus efficaces ou métaboliquement plus actives.

En conclusion, cette étude bio-énergétique a permis de montrer que les larves à éclosion précoce naissent à un stade de développement différent de celui des larves qui éclosent plus tard et qu'elles mettent plus de temps pour passer d'un stade de développement à un autre. Aucune différence significative n'a été cependant montrée pour les variations des efficacités d'utilisation du vitellus en poids sec et en valeur énergétique probablement à cause du faible nombre d'observations (n=6). En effet, la petite taille des larves a constitué un obstacle dans la technique d'échantillonnage où on a été obligé de regrouper un grand nombre de larves ensemble pour obtenir une masse suffisante pour les analyses élémentaires (suppression de réplicats, plus d'effet femelle). Il serait intéressant dans une future étude de considérer un plus grand nombre de réplicats permettant de les intégrer individuellement dans les courbes sigmoïdes obtenues en appliquant le modèle de Gompertz. A partir de nos résultats, on peut suggérer l'existence d'une tendance indiquant que les larves ME2 ont une efficacité plus élevée. Ce fait reste à confirmer par d'autres études qui intègrent dans le protocole expérimental plus de répétitions au sein de chaque femelle et par moment d'éclosion.

Chapitre 5 : Discussion générale

Notre étude sur l'évaluation de la qualité des larves de brochet et de carpe commune en fonction du moment d'éclosion et son évolution au cours du temps a porté sur la phase d'alimentation endogène afin d'éviter l'influence des facteurs nutritionnels qui auraient pu modifier la réponse des larves au moment d'éclosion (difficulté de nourrir exactement de la même façon nombreux lots de larves). Les mesures morphométriques ont été réalisées sur des larves élevées de façon individuelle car, en condition d'élevage en lots, des facteurs liés à la densité peuvent intervenir. Les mêmes larves ont été mesurées à l'éclosion et à différents jours post éclosion et le calcul des taux de croissance correspond parfaitement à l'accroissement en taille au niveau individuel. Les fractions d'œufs correspondant à chaque femelle ont été fécondées par la laitance d'un seul mâle afin d'atténuer les effets paternels liés à la polyandrie.

Le diamètre de l'œil et la hauteur du myotome ont été mesurés dans notre étude comme d'autres auteurs l'ont fait (Chambers *et al.*, 1989 ; Kerrigan, 1997; Green *et al.*, 2006 ; Laurel *et al.*, 2008) car ils peuvent refléter la performance des larves en termes d'acuité visuelle, importante pour le repérage des proies, et de niveau de développement musculaire qui influence la performance de nage.

5.1. Relations entre les paramètres morphométriques des larves en fonction des espèces

A côté de l'analyse classique de comparaison des moyennes (ANOVA), couramment utilisée dans ce type de contexte, on a choisi d'appliquer une approche multidimensionnelle (ACP) afin (1) de révéler les paramètres morphométriques du corps ou du sac vitellin les plus discriminants et les plus structurés par le moment d'éclosion, et (2) d'identifier les relations existant entre ces paramètres morphométriques d'une part et entre ces paramètres et les paramètres de performance (taux de croissance spécifique et efficacité d'utilisation du vitellus) d'autre part.

Parmi les mesures morphométriques intégrées à notre étude, on a noté que les trois paramètres décrivant la taille initiale du corps (LT0, PC0 et AC0) et les deux paramètres décrivant la taille initiale du sac vitellin (ASV0 et PSV0) sont très corrélés entre eux ; ils varient dans le même sens en fonction du moment d'éclosion et ceci chez les deux espèces étudiées. Il sera possible dans de prochaines études de ne tenir compte que d'un seul

paramètre du corps et d'un seul paramètre du sac vitellin pour la caractérisation de la morphométrie des larves de brochet et de carpe commune.

Chez la carpe, le diamètre de l'œil était discriminant et positivement corrélé à la taille des larves. En effet, selon Osse (1990), les larves de carpes privilégient le développement de la région céphalique en l'occurrence les yeux en accord avec leurs besoins de développer en premier les organes favorisant la prise alimentaire précoce. Les larves de carpe qui éclosent tardivement ne sont pas caractérisées par le diamètre de l'œil ce qui implique une faible compétitivité vis-à-vis de l'aliment. Chez le brochet, la hauteur du myotome était discriminante et positivement corrélée à la taille initiale des larves. En effet, plus l'éclosion est tardive, plus le développement musculaire du myotome est important. Etant donné que les larves de brochet restent accrochées au substrat jusqu'à la résorption de leur sac vitellin (Bruslé et Quignard, 2001), un tel développement musculaire chez les larves qui éclosent tardivement ne constitue pas un avantage.

L'absence de relation entre la taille du sac vitellin et le taux de croissance spécifique est assez surprenante car plusieurs études ont décrit une corrélation forte entre ces deux paramètres (Theilacker, 1981 ; Rana, 1985 ; Gisbert *et al.*, 2000). Ceci implique que la détermination quantitative de l'importance du sac vitellin (volume, surface...) n'est pas assez fiable pour décrire son potentiel d'où la nécessité d'utiliser d'autres indicateurs de qualité tels que la composition biochimique et la valeur énergétique. La relation d'antagonisme entre la taille initiale du corps et le taux de croissance spécifique retrouvée dans notre étude a été déjà décrite dans la littérature et est expliquée par des demandes métaboliques plus importantes chez les larves de grande taille (respiration, entretien des tissus (Giguere *et al.*, 1988 ; Nelson et Wilkins, 1994).

5. 2. Eclosion et ontogénie de développement

Cette étude confirme les constats précédemment effectués par plusieurs auteurs quant à la relation entre l'évènement de l'éclosion et le stade de développement (Yamagami, 1988 ; Geffen, 2002 ; Porter et Bailey, 2007 ; Steinfeldt *et al.*, 2010). En effet, cette étude a montré que l'éclosion des larves issues d'une même ponte n'est pas associée à un âge et à des caractéristiques morphologiques particulières. Des différences initiales de taille, de poids sec et de la masse de protéines aux niveaux du corps et du sac vitellin en fonction du moment d'éclosion ont été observées chez les larves de brochet. Cependant, les larves naissent avec la même quantité d'énergie globale (tissus + vitellus). Ceci suggère que l'éclosion, en tant

qu'évènement dans l'ontogénie, pourrait être liée à l'acquisition par la larve d'un certain potentiel énergétique qui lui permettrait de se confronter et de s'adapter aux conditions extérieures après sa sortie des enveloppes de l'œuf, où elle a bénéficié de protection. Cette hypothèse de corrélation entre l'éclosion et le niveau énergétique des larves s'appuie sur des constats faits par Lelong *et al.* (2006) chez la truite arc en ciel. Ces auteurs ont montré que le moment de l'émergence des larves de truite des graviers se produit quand toutes les larves atteignent un niveau énergétique leur permettant de survivre à l'issue de cette phase critique de développement.

Chez le brochet, le poids sec des tissus, la valeur énergétique, la masse de protéines dans les tissus, la longueur totale des larves et l'aire du corps suivent presque la même cinétique d'évolution en fonction du moment d'éclosion et au cours du temps. Ceci prouve une cohérence entre les données morphométriques, biochimiques et énergétiques. Les larves à éclosion tardive gardent un avantage de taille jusqu'à J9 post éclosion et lorsque leurs réserves vitellines s'épuisent, elles entrent dans une phase de résorption des tissus. Le même phénomène est observé chez les larves à éclosion intermédiaire et précoce, mais plus tard entre J9 et J12. Si on considère le nombre de degré jour entre les apparitions de la première larve à éclosion précoce et de la première larve à éclosion tardive (15 DJ) d'une part et l'écart en nombre de degré jours entre le moment où les tissus des larves à éclosion précoce et tardive atteignent leur poids sec maximal (19,8 DJ) et leur valeur énergétique maximale (16,2 DJ) d'autre part, on retrouve des valeurs proches. Ceci implique que la séquence du développement ontogénique est référencée par rapport au moment d'éclosion et que les principales étapes clés du développement se produisent à un temps fixe par rapport au moment d'éclosion.

A J9 post-éclosion, la valeur énergétique des tissus des larves ME3 est significativement supérieure à celle des larves ME1 et ME2. À cet âge, les larves ont une taille de 12-13 mm (Fig. 19a) qui, selon la littérature correspond à la taille à laquelle les larves de brochet commencent à s'alimenter (alimentation exogène) (Craig, 1996). L'absence de nourriture exogène est vraisemblablement responsable de la perte de valeur énergétique des tissus des larves.

L'effet femelle n'influence pas la composition biochimique relative (% cendre, % protéines, valeur calorique) des trois matrices (vitellus, tissus et larve entière), mais interagit avec l'effet moment d'éclosion dans la détermination du poids sec du vitellus et de la larve entière, de la masse de protéines dans le vitellus et de la valeur énergétique du vitellus et de la

larve entière. Un effet similaire de l'interaction F*ME a été observé sur le taux de croissance spécifique en longueur chez les larves de brochet (chapitre 2). Cette similarité de réponse suggère que le taux de croissance spécifique en longueur est lié à la qualité biochimique et bioénergétique du vitellus qui est influencée par les effets maternels. En effet, des différences de qualité des œufs liées à une différence d'investissement des femelles ont été reportées dans la littérature suggérant que soit les réserves des femelles s'épuisent vers la fin de la ponte (cas d'amphibiens: genre *Hynobius* : Takahashi et Iwasana, 1988), soit cette variabilité de qualité obéit à une stratégie d'ajustement à un risque de prédation inégal des embryons et/ou de la réduction de la compétition entre larves (Mc Ginley *et al.*, 1987). Par rapport à notre étude, il est probable que les femelles investissent de façon inégale dans la formation des ovocytes et que les ovocytes de meilleure qualité sont destinés à éclore plus tôt et à donner naissance à des larves à fort potentiel de croissance.

5.3. Morphologie initiale des larves en fonction du moment d'éclosion

L'analyse comparée de l'effet du moment d'éclosion sur la morphologie initiale des larves chez le brochet et la carpe commune a permis de montrer que le moment d'éclosion structure différemment la qualité initiale des larves selon l'espèce étudiée. En effet, chez le brochet, les larves issues des œufs incubés à 12°C mettent plus de temps pour éclore par comparaison aux larves de carpe issues d'œufs incubés à 21°C. La taille initiale du corps augmente et celle du sac vitellin diminue avec un moment d'éclosion de plus en plus tardif. Chez la carpe, l'éclosion est plus rapide et les larves ne présentent pas une morphologie particulière en relation avec leur date d'éclosion. A l'exception de l'aire du corps qui était supérieure chez les larves à éclosion tardive, tous les autres paramètres décrivant la taille du corps n'ont pas varié en fonction du moment d'éclosion. Les différences de l'aire et du périmètre du sac vitellin à l'éclosion entre les larves à éclosion précoce et les larves à éclosion tardive dépendent des effets maternels. La taille du sac vitellin chez les larves à éclosion précoce est soit supérieure à celle des larves à éclosion tardive (cas de la femelle F2) soit similaire (femelle F3).

Dans la littérature, quatre études montrant que la taille initiale des larves issues d'une même ponte augmente avec l'avancement de la période d'éclosion (sans induction de l'éclosion) ont été décrites par Geffen (2002), Porter et Bailey (2007), Trabelsi (2007) et Steinfeldt *et al.* (2010). A l'inverse, d'autres études n'ont montré aucun effet du moment d'éclosion, ces dernières ont concerné l'esturgeon du Danube (Nathanailides, 2002), le

brochet (Ivanova et Svirskaya, 2009) et la capucette de l'Atlantique (30% des femelles étudiées). En synthétisant les principaux résultats obtenus lors de ces études et la nôtre sur le brochet et la carpe commune, on peut constater l'existence de deux types de réponse (soit une augmentation de taille en fonction du moment d'éclosion, soit une taille similaire chez toutes les larves quel que soit le moment d'éclosion) et à chaque type de réponse correspond un groupe d'espèces ayant des biologies de reproduction proches en l'occurrence le timing de la ponte (Fig. 53). Il est aussi intéressant de noter que lorsque la température d'incubation des œufs s'éloigne de son optimum recommandé, la réponse morphométrique des larves au moment d'éclosion change (cas du brochet, Ivanova et Svirskaya, 2009). Globalement, on peut constater que plus la saison de ponte est tardive et plus la température d'incubation des œufs est élevée, plus les différences initiales de taille des larves sont atténuées. L'organisation initiale de la qualité des larves en fonction du moment d'éclosion a donc un déterminisme multifactoriel dans lequel interviennent les caractéristiques reproductives des espèces, mais aussi les températures appliquées pendant la phase d'incubation des œufs qui peuvent moduler cette qualité. Les effets maternels n'interagissent que très peu avec l'effet du moment d'éclosion.

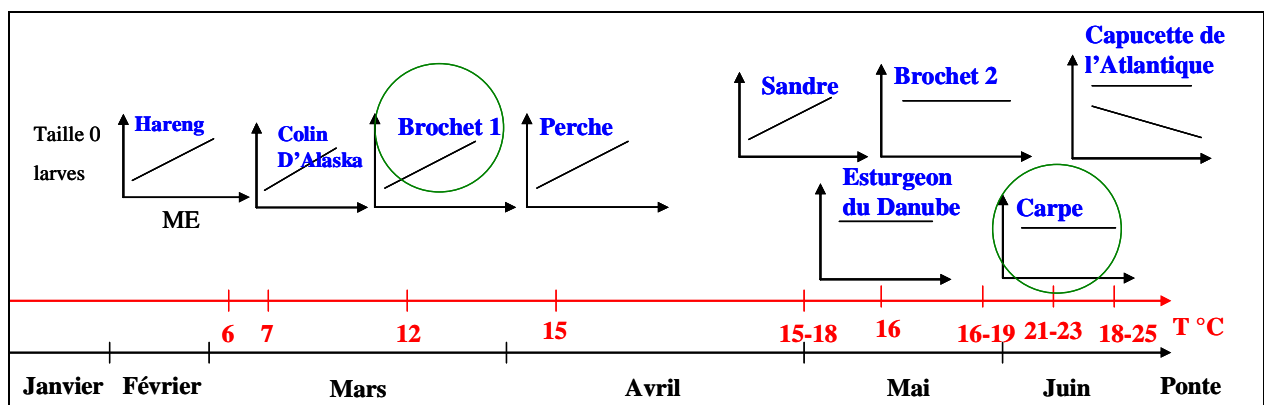


Figure 53 : Schémas récapitulatif de l'état d'art sur l'effet du moment d'éclosion sur la taille initiale des larves au niveau intra-ponte. ME : moment d'éclosion. Hareng (Geffen, 2002) ; Colin d'Alaska (Porter et Bailey, 2007) ; Brochet 1 (la présente étude) ; Perche (Trabelsi, 2007) ; Sandre (Steenfeldt *et al.*, 2010) ; Brochet 2 (Ivanova et Svirskaya, 2009) ; Capucette de l'Atlantique (Bengtson, 1987) ; Esturgeon du Danube (Nathanailides, 2002) et carpe (la présente étude).

Chez la perche commune et le brochet, de récentes études ont montré que lorsque la saison de ponte progresse, le poids des larves suit la même cinétique par rapport au moment d'éclosion.

En effet, Migaud (2002) et Trabelsi (2007) ont montré que les larves issues d'œufs pondus en début de période de reproduction ont un poids plus élevé que les larves issues de pontes obtenues en fin de période de reproduction. Cette similarité de réponse est probablement liée à des lois écologiques dont l'objectif est l'assurance de la survie d'au moins une partie de la progéniture même lorsque les conditions ne sont pas favorables. En effet, chez le brochet, la coïncidence de l'éclosion des larves avec une période d'instabilité environnementale et trophique les oblige, via leur morphologie, à suivre différentes stratégies d'adaptation. Soit avoir une petite taille et s'armer de beaucoup de réserves endogènes retardant ainsi le besoin d'un aliment exogène soit éclore à une plus grande taille et être capable de s'alimenter directement avec des proies de grande taille (Ware, 1975 ; Pepin *et al.*, 1997 ; While et Wapstra, 2008). Cependant, les larves de carpe nouvellement écloses vont rencontrer des conditions plus stables et auront toutes, quelle que soit leur morphologie initiale, les mêmes chances d'accès à l'aliment. De même, la variabilité initiale de taille chez le brochet peut être comprise comme une stratégie d'adaptation à son régime alimentaire potentiellement cannibale qui nécessite parfois l'installation d'hétérogénéité morphométrique.

Ces constatations suggèrent que l'éclosion asynchrone et les différences morphologiques qui en résultent ne sont pas le fruit du hasard mais il existe des facteurs intrinsèques à l'espèce qui agissent pour produire une progéniture qui doit s'adapter via ses caractéristiques morphologiques aux conditions qu'elle rencontrera après son éclosion. Parmi les mécanismes pouvant être impliqués dans l'obtention d'éclosions différées, on peut citer l'occurrence d'une déficience physiologique du fluide péri-vitellin qui n'assure plus les demandes de l'embryon en oxygène (Fuiman et Werner, 2002) ce qui augmente la sécrétion de la chorionase et accélère l'éclosion (Rothbard, 1981 ; Shireman et Smith, 1983). De même, si l'embryon présente un métabolisme accéléré (respiration), il sera amené à éclore tôt.

5.4. Croissance larvaire et moment d'éclosion

Le taux de croissance en longueur chez les larves de brochet et de carpe pendant la phase d'alimentation endogène est fortement structuré par le moment d'éclosion et l'effet femelle. Les individus qui accomplissent une meilleure croissance sont les larves de brochet à éclosion précoce et les larves de carpe à éclosion tardive. Cette variabilité de réponse par rapport au moment d'éclosion dépend clairement de l'espèce, mais dans les deux cas la cinétique de croissance suit une corrélation négative avec la taille initiale des larves. En effet, plus la taille des larves est grande à l'éclosion, plus sa croissance est limitée. Selon Giguere *et*

al. (1988) et Nelson et Wilkins (1994), les larves de petite taille ont un faible taux de respiration par comparaison aux larves de grande taille ce qui limite les pertes métaboliques et leur permet d'accomplir une plus forte croissance. Ceci implique que les larves de grande taille nécessitent plus d'énergie pour couvrir leurs besoins métaboliques ce qui épuise leurs réserves endogènes plus rapidement par rapport aux les larves de petite taille. Les besoins énergétiques des larves de grande taille peuvent être aussi liés à une activité physique plus importante probablement dû au développement de comportements agressifs ou de dominance (Lelong *et al.*, 2008). Les effets maternels interagissent de façon plus importante sur le taux de croissance spécifique en longueur par comparaison aux paramètres morphométriques. Ceci paraît logique car, en l'absence d'accès à l'aliment exogène, les larves n'utilisent que leurs réserves endogènes dont la quantité est déterminée par le degré d'investissement de la femelle dans l'ovogenèse et la fonction de reproduction plus généralement.

Chez les espèces où des différences de taille ont été reportées à l'éclosion, une phase de croissance rapide des larves initialement défavorisées (cf. larves de brochet à éclosion précoce) a été reportée. Chez le brochet, le taux de croissance spécifique en longueur chez les larves à éclosion précoce durant les intervalles de temps (J0-J5) et (J5-J10) est significativement supérieur à celui des larves à éclosion tardive conduisant ainsi à une disparition des écarts de taille à partir de J5 entre ces deux groupes de larves. Ce processus est décrit par Korwin-Kossakowski (2008) comme un développement compensateur qui assure une égalité de chances de toutes les larves quelle que soit leur morphologie initiale à l'approche de l'initiation à l'alimentation exogène. Chez la carpe, en l'absence de différence significative de la taille initiale des larves en fonction du moment d'éclosion et malgré une plus forte croissance des larves à éclosion tardive, on n'a pas observé de différence significative de taille à J3 post éclosion. Les écarts initiaux de taille sont juste atténués à J3 (de 4,5% à J0 à 1,1% à J3). Ceci implique qu'il y'a une nécessité que les larves soient le plus homogènes possible à l'approche de la résorption des réserves endogènes. L'éclosion asynchrone ne représente qu'une stratégie d'adaptation aux contraintes environnementales qui peuvent survenir au moment où la larve est la plus vulnérable vu sa petite taille et son manque d'expérience. Pour tester cette hypothèse, il serait intéressant de voir si l'avantage de croissance des larves initialement plus petites persiste après l'initiation à l'alimentation exogène et si cela aura des implications sur d'autres aspects tels que le moment d'initiation à l'alimentation exogène (durée de résistance au jeun) ou l'acquisition de comportements agressif et cannibale.

Chez le sandre, Steinfeldt *et al.*, (2010) ont montré que les différences initiales de taille engendrées par l'étalement de la période d'éclosion n'existent plus après quatre semaines d'élevage et qu'il n'existe pas de relation entre le moment d'éclosion et l'aptitude des larves à pratiquer le cannibalisme. Cependant, Ivanova et Svirskaya (2009) ont montré que les larves à éclosion précoce passent à l'alimentation mixte et exogène plus tôt et à une plus petite taille par comparaison aux larves qui éclosent plus tard. Ce décalage du moment d'initiation à l'aliment exogène peut être bénéfique évitant ainsi une forte compétition pour l'accès aux proies planctoniques à une période où leur abondance fluctue en fonction des conditions environnementales.

En conclusion, on peut dire que les stratégies de reproduction interagissent avec des facteurs thermiques et des facteurs maternels et influencent le degré et la façon avec laquelle le moment d'éclosion structure la qualité initiale des larves et leur croissance pendant la phase d'alimentation endogène. Une homogénéité initiale de la taille des larves se retrouve chez les espèces qui pondent pendant la période la plus stable de l'année en terme environnemental et trophique et sous des températures d'incubation élevées même en dehors de l'optimum thermique de l'espèce. La grande question maintenant est de savoir si le fait de modifier la température contribue vraiment à homogénéiser les lots en évitant ainsi les problèmes de croissance différentielle et de cannibalisme ou ne fait que de camoufler des différences qui vont apparaître plus tard.

Notre étude a contribué à enrichir les résultats obtenus dans la littérature sur l'effet du moment d'éclosion sur la qualité initiale des larves au niveau intra-ponte et s'est basée sur l'adoption d'une dimension générique dans l'objectif de comprendre et remédier aux problèmes d'hétérogénéité de taille et de croissance en phase larvaire. Toutefois, comme tout travail expérimental, on a été confronté à des difficultés techniques et logistiques qui ont diminué la fiabilité de nos traitements statistiques notamment dans la partie bioénergétique. Ces problèmes sont liés principalement au faible nombre de larves considérées dans l'analyse multi-dimensionnelle notamment dans l'expérimentation sur la carpe où 11 embryons sont morts pendant l'incubation et on s'est retrouvé avec 19 larves avec une grande variabilité de morphologie. Aussi, la petite taille des larves de brochet a constitué un obstacle qu'en à la stratégie d'échantillonnage dans la partie bio-énergétique où on a été amené à faire des prélèvements tous les trois jours au lieu de prélèvements quotidiens.

D'autre part, le manque de maîtrise de la méthode de reproduction artificielle et de la gestion des géniteurs nous a empêché d'intégrer une autre dimension à notre étude qui visait à tester de l'effet du moment d'éclosion sur la qualité initiale des larves en considérant des pontes obtenues à différents moments au cours d'une saison de ponte. Cette dimension est particulièrement intéressante dans la compréhension des arguments écologiques avancés par plusieurs auteurs pour expliquer l'hétérogénéité initiale des larves.

Enfin, dans notre étude, on a choisi de nous limiter à la période d'alimentation endogène pour des raisons qu'on a expliqué au début de cette discussion. Mais, la grande question dégagée par notre étude morphométrique et bioénergétique, quant au devenir des larves à éclosion tardive si on les nourrit avec une alimentation exogène, a suscité un intérêt particulier quant au comportement des larves écloses à différentes dates pendant la phase d'alimentation exogène

Les perspectives de ce travail sont vastes et, selon moi, elles devront porter en priorité sur :

- Etudier l'effet de la température sur l'organisation de la qualité des larves chez une même espèce d'une même population (ex : incubation d'œufs de brochet à des températures comprises entre 8 et 20°C) afin neutraliser l'effet de la population sur la réponse des larves au moment d'éclosion et sa variation en fonction de la température.
- La consolidation des résultats obtenus dans la présente étude par des études similaires, mais qui porteront sur un nombre de pontes plus important, dans le respect de la durée de la période de ponte et d'une plus grande homogénéité des lots des géniteurs (même origine, même souche, même vécu, même âge...). Ces études peuvent aussi être menées sur d'autres espèces faisant partie du même groupe fonctionnel mais qui diffèrent par d'autres traits biologiques tel que le régime alimentaire. L'objectif de telle expérimentation serait de vérifier si c'est vraiment les traits liés aux stratégies de reproduction des espèces qui l'emportent dans l'organisation de la qualité des larves par rapport au moment d'éclosion.
- Mener des études plus approfondies qui se focalisent sur l'aspect du cannibalisme par rapport à l'organisation initiale de la qualité des larves. Ceci serait possible en fixant des densités d'élevage plus adéquates et en améliorant les conditions alimentaires.

- La vérification de l'hypothèse du lien éventuel qui pourrait exister entre l'organisation précoce de la qualité des larves et les stratégies de reproduction par l'étude d'autres espèces appartenant à d'autres groupes fonctionnels : le corégone et l'omble chevalier comme pondteurs automnaux par exemple.
- Etudier l'effet de la domestication sur l'organisation et la qualité des larves par rapport au moment d'éclosion. Ceci permettra de tester si la réponse des larves au moment d'éclosion est conservée en condition contrôlée où les conditions de nourrissage et les conditions environnementales sont optimales et en l'absence de prédateurs.

Bibliographie

- Abi-Ayad A. (1997). Etude expérimentale de la biologie de la reproduction de la perche fluviatile (*Perca fluviatilis*). Effet de la composition en acides gras de la série (n-3) de l'alimentation des géniteurs sur la qualité des œufs et des larves. *Ph D. Thesis. Liège, Belgique*.
- Aegerter, S., Jalabert, B., Bobe, J. (2003). mRNA stockpile and egg quality in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish Physiol. Biochem.* 28: 317-318.
- Aegerter, S., Jalabert, B., (2004). Effects of post-ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*. 231: 59-71.
- Ahlstrom, E.H. (1968). Reviews and comments on development of fishes of the Chesapeake Bay region, an atlas of egg, larval, and juvenile stages, part I. *Copeia*, 1968 (3): 648-651.
- Ahlstrom, E.H., Butler, J.L., Sumida, Y. (1976). Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the Eastern Pacific: kinds, distributions, and early life histories and observations on five of these from the Northwest Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 26: 285-402.
- Albaret, J.J. (1982). Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. *Revue Hydrobiol. Trop.* 15: 347-371.
- Alderdice, D.F. & Forrester, C.R. (1968). Some effects of salinity and temperature on early development and survival of the English sole (*Parophrys vetulus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25:495-521.
- Alderdice, D. F. and Velsen, F.P.J. (1971). Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28: 1545-1562.
- Alderdice, D.F. & Forrester, C.R. (1974). Early development and distribution of the flathead sole (*Hippoglossoides elassodon*). *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1899-1918.
- Aleyev, J.G. (1963). Function and gross morphology in fish. *Akademiya nauk SSSR, Moscow*, 268 pp. (Translated from Russian by M. Raveh, Israel Program for Scientific Translations Ltd., IPST Cat. No. 1773, Keter Press, Jerusalem 1969).
- Araujo-Lima, C.A.R. (1994). Egg size and larval development in Central Amazonian fish. *J. Fish Biol.* 44: 371-389.
- Bagarinao, T. (1986). Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of three tropical marine fish species reared in the hatchery. *Mar. Biol.* 91: 449
- Bagenal, T.B. (1971). The inter-relation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *J. Fish Biol.* 3: 207-219
- Balon, E.K. (1971). The intervals of early fish development and their terminology. *Vûst. âesk. Spol. Zool.* 35: 1-8.
- Balon, E. K. (1974). Domestication of the carp *Cyprinus carpio* L. *Royal Ontario Mus. Life Sci. Misc. Publ., Toronto.* 37.
- Balon, E.K. (1975) (a). Terminology of intervals in fish development. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1663-1670.
- Balon, E.K. (1975) (b). Reproductive guilds of fishes: a proposal and définition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 3: 821-864.
- Balon, E.K. (1979). The juvenilization process in phylogeny and the altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 4: 193-198.
- Balon, E.K. (1980). Early ontogeny of the lake charr, *Salvelinus (Cristivomer) namaycush*. In: Balon, E.K. (ed.), *Charrs: Salmonid Fishes of the Genus Salvelinus. Perspectives in Vertebrate Science 1, Dr W. Junk Publishers, The Hague:* 485-562.

- Balon, E.K. (1984) (a). Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. *In: Potts, V. & Wootton, R.J. (eds), Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press, London: 35-53.*
- Balon, E.K. (1984) (b). Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc. 113: 178-185.*
- Balon, E.K. (1985). Early life histories of fishes. *Kluwer Academic, Netherland. pp.31-33.*
- Balon, E.K. (1986). Saltatory ontogeny and evolution. *Riv. Biol. – Biol. Forum. 79(2): 151-190.*
- Balon, E.K. (1989). The epigenetic mechanisms of bifurcation and alternative live-history styles. *In: Bruton, M.N. (ed.), Alternative Life-History Styles of Animals. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 467-501.*
- Balon, E.K. (1990). Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyol. Rev. 1: 1-48.*
- Balon, E.K. (1995) (a). Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture 129: 3-48.*
- Balon, E.K. (1995) (b). The common carp, *Cyprinus carpio*: its wild origin, domestication in aquaculture, and selection as colored nishikigoi. *Guelph Ichthyol. Rev. 3: 1-55.*
- Balon, E.K. (1999). Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype (and some persisting linguistic offenses). *Environ. Biol. Fish. 56: 17-38.*
- Balon, E.K. (2002). Epigenetic processes, when *natura non facit saltum* becomes a myth, and alternative ontogenies a mechanism of evolution. *Environ. Biol. Fish. 65: 1-35.*
- Barahona-Fernandes, M.H. (1982). Body deformation in hatchery reared European sea bass *Dicentrarchus labrax* (L). Types, prevalence and effect on fish survival. *J. Fish. Biol. 21:239-249.*
- Baras, E., Ndao, M., Maxi, M.Y.J., Jeandrain, D., Thomé, J.P., Vandewalle, P., Mélard, C. (2000). Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *J. Fish Biol. 57: 1001-1020.*
- Baras, E., Jobling, M. (2002). Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquac. Res., 33: 461-479.*
- Barber, I., Arnott, S.A., Braithwaite, V.A., Andrew, J., Huntingford, F.A. (2001). Indirect fitness consequences of mate choice in sticklebacks: offspring of brighter males grow slowly but resist parasitic infections. *Proc. R. Soc. B. 268:71-76.*
- Barry, T.P., Malison, J.A., Held, J.A., Parrish, J.J. (1995). Ontogeny of the cortisol stress response in larval rainbow trout. *Gen Comp Endocrinol. 97:57-65*
- Bartel, R., Fałowska, B., Bieniarz, K., Epler, P. (2005). Dependence of egg diameter on the size and age of cultivated female lake trout (*Salmo trutta m. lacustris* L.). *Arch. Pol. Fish. 13: 121-126.*
- Beacham, T.D., Murray, C.B. (1985). Effect of female size, egg size, and water temperature on developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1755-1765.*
- Beacham, T.D. & Murray, C.B. (1990). Temperature, egg size, and development of embryos and alevins of five species of Pacific salmon: a comparative analysis. *Trans. Am. Fish. Soc. 119: 927-945.*
- Belyj, N.D. (1967). Development of eggs of *Lucioperca lucioperca* (L.) and *Abramis brama* (L.) in the lower Dnieper waters of different salinity. *Vopr. Ikhtiol. 7: 187-191 (in Russian).*
- Bengtson, D.A., Barkman, R.C., Berry, W.J. (1987). Relationships between maternal size, egg diameter, time of spawning season, temperature, and length at hatch of Atlantic silverside *Menidia menidia*. *J. Fish Biol. 31: 697-704.*

- Benoit, H. P., Pepin, P. (1999). Interaction of rearing temperature and maternal influence on egg development rates and larval size at hatch in yellowtail flounder (*Pleuronectes ferrugineus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 785-794.
- Bergeron, J.P., Person-Le Ruyet, J. (1997). Teneur en ADN de la larve de *Dicentrarchus labrax*: évolution ontogénétique et effet de la privation de nourriture. *Aquatic. Living Resour.* 10: 247-250.
- Berlinsky, D., Taylor, J.C., Howell, R.A., Gradley, T.M., Smith, T.I.J. (2004). The effects of temperature and salinity on early life stages of black sea bass, *Centropristis striata*. *J. World. Aquacult Soc.* 35(3):335-344.
- Bernardo, J. (1996). The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretation. *Am Zool.* 36:216-236.
- Bidwell, D.A., Howell, W.H. (2001). The effect of temperature on first feeding, growth and survival of larval witch flounder *Glyptocephalus cynoglossus*. *J. World Aquac. Soc.* 32: 373-384.
- Billard, R. (1981). Short-term preservation of sperm under oxygen atmosphere in rainbow trout (*Salmo gairdneri*)- *Aquaculture.* 23: 287-293.
- Billard, R. (1983). Le brochet: gestion dans le milieu naturel et élevage. *Colloque de l'INRA, Paris.* 371p.
- Billard, R. (1995). Les carpes. Biologie et élevage, Ed. INRA, Paris. 387p.
- Billard R. (1996). Reproduction of pike: gametogenesis, gamete biology and early development. In: Craig J.F. (ed.), Pike: Biology and exploitation, Chapman and Hall, London, 13-43.
- Blaxter, J.H.S. (1969). Development: eggs and larvae. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), Fish physiology III, Reproduction and growth: Bioluminescence, pigments, and poisons. Academic Press, New York, 177-252.
- Blaxter, J.H.S. (1981). The rearing of larval fish. In: Hawkins, A.D. (Ed.), Aquarium Systems. Academic Press, London, pp. 303-323.
- Blaxter, J. H. S. (1986). Development of the sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 115: 98-114.
- Blaxter, J.H.S. (1988). Pattern and variety in development. In: Hoar, W.S. & Randall, D.J. (eds), *Fish Physiology, Vol. XIA.* Academic Press, New York 1-57.
- Blaxter, J. (1992). The effect of temperature on larval fishes. *Netherland J Zool.* 42(2-3), 336-357.
- Boehlert. G.W. & Yoklavich M.M. (1984). Carbon assimilation as a function of ingestion rate in larval Pacific herring, *C'liipea harengus pullrn.si* Valenciennes. *J. Exp. Mar. Bid. Ecol.* 79:251-262.
- Boeuf, G. & Le Bail, P.Y. (1999). Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture,* 177: 129-152.
- Bogdanova, L. S. (1977). The growth and development of the larvae of the kuben Inconnu, *Stenodus leucichthys nelma*, under conditions of varying temperatures and feeding regimes. *J. Ichthyol.* 17: 582-590.
- Bonislawska, M., Formicki, K., Winnicki, A. (2000). Size of eggs and duration of embryogenesis in fishes. *Acta Ichthyol. Piscatoria* 30: 61-71.
- Brafield, A.E. & Llewellyn, M.J. (1982). Animal Energetics. *Blakie and Sons Limited, Glasgow, London, England.*
- Brett, J.R. (1979). Environmental factors and growth. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R (Editors), *Fish Physiology, Vol. VIII, Bioenergetics and Growth.* Academic Pres, New York., 599-675.

- Bromage, N., Porter, M., Randall, C. (2001). The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special references to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture*. 197: 63-98.
- Brooks, S., Tyler, C.R., Sumpter, J.P. (1997). Egg quality in fish: What makes a good egg? *Rev. Fish Biol. Fish.* 7: 387-416.
- Browman, H.I., St-Pierre J.F., Skiftesvik, A.B., Racca, R.G. (2003). Behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae: an attempt to link maternal condition with larval quality. 71-95. In Browman, H.I. & Skiftesvik, A.B. (Eds.), *The Big Fish Band. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. Institute of Marine Research, Bergen, Norway.*
- Brown, C.L., Doroshov, S.I., Nunez, J.M., Haley, C., Vaneennaam, J., Nishioka, R.S., Bern, H.A. (1988). Maternal tri-iodothyronine injections cause increases in swimbladder inflation and survival rates in larval striped bass, *Morone saxatilis*. *J.Exp.Zool.* 248:168-176 (In: McCormick, M.I. (1999). *Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of a coral reef fish. Oecologia.* 118: 412-422.
- Brown, C.L. & Bern, H.A. (1989). Thyroid hormones in early development with special reference to teleost fish. In : "*Development, Maturation, and Senescence of Neuroendocrine Systems: A Comparative Approach*", ed. by M.P. Schreibman and C.G. Scanes, pp. 289-306. Academic Press, New York.
- Brown, R.W., Taylor, W.W. (1992). Effects of egg composition and prey density on the larval and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill). *J. Fish. Biol.* 40:381-394.
- Bruslé, J., Quignard, J.P. (2001). Biologie des poissons d'eau douce européens. *Editions Tec & Doc.* 625p.
- Bruton, M.N. (ed.). (1989). Alternative life-history styles of animals. *Perspectives in Vertebrate Science 6, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.* 617 pp.
- Bry, C., Basset, E., Rognon, X., Bonamy, F. (1992). Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Env. Biol. Fish.* 35 (1) 75-84.
- Bryant, P. I., Matty, A. J. (1980). Optimisation of Artemia feeding rate for carp larvae (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture.* 21: 203-212.
- Brzuska, E. (1997). Artificial spawning of carp (*Cyprinus carpio* L.); the relationship of egg size to weight and age of females. *Polskie Archiwum Hydrobiologii.* 44(1-2): 227-33.
- Buckley, L.J. (1982). Effects of temperature on growth and biochemical composition of larval winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Mar Ecol Prog Ser.* 8: 181-186.
- Buckley, L.J. & Dillmann, D.W. (1982). Nitrogen utilization of larval summer flounder, *Purullithys dentatus* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 59: 243-256.
- Buckley, L., Caldarone, E., Ong, T.L. (1999). RNA-DNA ratio and other nucleic acid-based indicators for growth and condition of marine fishes. *Hydrobiologia.* 401:265-277.
- Bulow, F.J. (1970). RNA:DNA ratios as indicators of recent growth rates of a fish. *J. Fish. Res. Board Canada.* 27: 2343-2344.
- Callen, J. C., M. Tourte, N., Dennebouy, Mounolou, J. C. (1980). Mitochondrial development in oocytes of *Xenopus laevis*. *Biol. Cell.* 38:13-18.
- Campeas, A. (2008). Modélisation de l'hétérogénéité de croissance dans le système aquacole. Thèse, *Institut National Polytechnique de Lorraine.* 147p.
- Cavalli, R. O., Scardua, M. P., Wasielesky, W. J., (1997). Reproductive performance of different-sized wild and pond-reared *Penaeus paulensis* females. *J. World Aquac. Soc.* 28: 260-267.
- Capuzzo, J. M. & Lancaster, B. A. (1981). Physiological effects of Petroleum hydrocarbons in fish larvae: Hydrocarbon accumulation and interference with lipid metabolism. 477-59. In W.B. Vernberg, A Calabrese, F. P. Thurberg and F. J. Vernberg (eds.) *Physiological Mechanisms of Marine Pollutant Toxicity.* Academic Press, New York.

- Ceccuzzi, P., Terova, G., Brambilla, F., Antonini, M., Saroglia, M. (2010). Observations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) post-larvae growth performances reared in an illuminated floating cage in Varese lake (N-W Italy) over a two years period. *I.JAS*, 9: 65-72.
- Cerny, K. (1977). The early development of chub – *Leuciscus cephalus* (L. 1758), rudd – *Scardinius erythrophthalmus* (L. 1758) and roach – *Rutilus rutilus* (L. 1758). *Acta Universitatis Carolinae – Biologica*, 1-2: 1-149.
- Chambers, R.C., Leggett, W.C., Brown, J.A. (1989). Egg size, maternal effects, and the correlations between early life history traits of capelin *Mallotus villosus* (Pisces: Osmeridae): an appraisal at the individual level. *Fish. Bull. U.S.* 87: 515-523.
- Chambers, R.C. & Leggett, W. (1996). Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *Amer. Zool.* 36: 180-196.
- Chatain, B. (1987). The swimbladder in *Dicentrarchus labrax* and *Sparus auratus*. II. Influence of developmental anomalies on larval growth. *Aquaculture* 65, 175-181.
- Chatain, B. (1989). Problems related to the lack of functional swimbladder in intensive rearing of *D. labrax* and *S. auratus*. *Adv. Trop. Aqua.* 9: 699-709.
- Chatain, B. & Dewavrin, G. (1989). The effects of abnormalities in the development of the swim bladder on the mortality of *Dicentrarchus labrax* during weaning. *Aquaculture*. 78 : 55-61.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Brillard, J.P., Fostier, A. (2007). Seasonality of reproduction and production in farm fishes, birds and mammals. *Animal*. 1: 419-423.
- Chernyaev, Zh.A. (1981). Effect of temperature and light on embryonic development of coregonid fishes in the Baikal Lake. In: Kamler, E. (2002). *Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev. Fish Biol. Fish.* 12: 79-103.
- Clarke, M.E., Calvi, C., Domeier, R.M., Walsh, P. (1992). Effects of nutrition and temperature on metabolic enzyme activities in larval and juvenile red drum, *Sciaenops ocellatus*, and lane snapper, *Lutjanus synagris*. *Mar. Biol.* 112: 31-36.
- Conceição, L. E. C., Verreth, J., Scheltema, T., Machiels, M. (1993). A simulation model for the metabolism of yolk-sac larvae of *Clarias gariepinus*. *Aquacult. Fish. Manage.* 24: 431-443.
- Couch, J.A., Winstead, J.T., Goodman, L.R. (1977). Kepone-induced scoliosis and its histological consequences in fish. *Science*. 197: 585-587.
- Craig, J.F. (1996). Pike : Biology and exploitation. *Chapman & Hall Fish and Fisheries Series* 19. 298p.
- Crivelli, A.J. (1981). The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *J. Fish Biol.* 18: 271-290.
- Crump, M.L. (1984). Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia*: 302-308.
- Czerkies, P., Brzuzan, P., Kordalski, K., Luczynski, M. (2001). Critical partial pressures of oxygen causing precocious hatching in *Coregonus lavaretus* and *C. albula* embryos. *Aquaculture*. 196:151-158.
- Dabrowski, K.R. & Jewson, D.H. (1984). The influence of light environment on depth of visual feeding by fish larvae and fry in Lough Neagh. *J. Fish Biol.* 25: 173-181.
- Dales, S. & Hoar, W.S. (1954). Effect of thyroxine and thiourea on the early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Can. J. Zool.* 32: 244-251.
- Davies, K.B., Goudie, C.A., Simco, B.A., MacGregor III, R., Parker, N.C. (1986). Environmental regulation and influence of the eyes and pineal gland on the gonadal cycle and spawning in channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Physiol. Zool.* 59: 717-724.
- Dawirs, R.R. (1981). Elemental composition (C, N, H) and energy in the development of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridae) megalopa. *Mar. Biol.* 64: 117-123.

- De Jesus, E.G., Hirano, T., Inui, Y. (1991). Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 82: 369-376.
- De Jesus, E.G., Hirano, T., Inui, Y. (1992). Gonadal steroids delay spontaneous flounder metamorphosis and inhibit T3-induced fin ray shortening *in vitro*. *Zool. Sci.* 9: 633-638.
- Detlaf, T.A. and Detlaf, A.A. (1960). On dimensionless characteristics of the duration of development in embryology. *Dokl. Akad. Nauk SSSR.* 134: 199-202 (in Russian).
- Diaz, J.P., Mani-Ponset, L., Blasco, C., Connes, R. (2002) (a). Cytological detection of the main phases of lipid metabolism during early post-embryonic development in three teleost species: *Dicentrarchus labrax*, *Sparus aurata*, and *Stizostedion lucioperca*. *Aquat. Living Res.* 15: 169-178.
- Diaz, J.P., Guyaot, E., Mani-Ponset L., Connes R. (2002) (b). Insulin and hepatic cholestasis during the early post-embryonic development of gilt-head sea bream, *Sparus aurata*. *Aquat. Living Res.* 15: 283-292.
- DiMichele, L., Powers, D.A., DiMichele, J.A., (1986). Developmental and physiological consequences of genetic variation at enzyme synthesizing loci in *Fundulus heteroclitus*. *Am.Zool.* 26: 201-208.
- Divanach, P., Boglione, C., Menu, M., Kounoundouros, G., Kentouri, M., Cataudella S. (1996). Abnormalities in finfish mariculture: an overview of the problem, causes and solutions. Sea bass and Sea bream culture: problems and prospects. Verona, Italy, October 16-18. European aquaculture Society, Oostende, Belgium, pp. 45-66.
- Divanach, P., Papandroulakis, N., Anastasiadis, P., Koumoundouros, G., Kentouri, M. (1997). Effect of water currents on the development of skeletal deformities in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) with functional swimbladder during postlarval and nursery phase. *Aquaculture.* 156: 145-155.
- Dlaboga, D., Bartel, R., Bieniarz, K. and Epler, P. (1998). Relation between egg size and body size and age of females in brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *Arch. Pol. Fish.* 6: 27-35.
- Dower, J.F., Miller, T.J., Leggett, W.C. (1997). The role of microscale turbulence in the feeding ecology of larval fish. *Adv. Mar. Biol.* 31:169-220.
- Dowling, N.A., Hall, S. J., Mitchell, J. G. (2000). Foraging kinematics of barramundi during early stages of development. *Journal of Fish Biology.* 57, 337-353.
- Eckmann, R. (1987). Pathological changes in the midgut epithelium of grayling, *Thymallus thymallus* L., larvae reared on different kinds of food, and their relation to mortality and growth. *J. Fish Dis.* 10: 91-99.
- Einum, S., Fleming, I.A. (2000). Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature* 405: 565-567.
- Edmondson, W. T., Winberg, G. G. (eds.) (1971). A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. *IBP Handbook no. 17. Oxford. Blackwell.*
- Elgar, M.A. (1990). Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos* 59: 283-287.
- Emata, A.C., Borlongan, I.G., Damaso, J.P. (2000). Dietary vitamin C and E supplementation and reproduction of milkfish *Chanos chanos* Forsskal. *Aquac. Res.* 31 (7): 557-564.
- Engström-Öst, J., Lehtiniemi, M., Jonasdottir, S., Viitasalo, M. (2005). Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity. *Ecol. Freshw. Fish.* 14: 385-393.
- Escudero, J.C., García Ceballos, E., Martín, Gallardo, J., Pérez Regadera, J.J. (1997). Model for the study of the selection of environmental parameters in freshwater fish. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 44: 359-375.

- Fielder, D.S., Barsley, W.J., Allan, G.L., Pankhurs, P.M. (2005). The effects of salinity and temperature on growth and survival of Australian snapper, *Pagrus auratus* larvae. *Aquaculture*. 250: 201-214.
- Finn, R.N., Fyhn, H.J. and Evjen, M.S. (1995b). Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*).I. Respiration and nitrogen metabolism. *Mar. Biol.* 124: 355-369.
- Finn, R.N., Rønnestad, I. Fyhn, H.J. (1995a). Respiration, nitrogen and energy metabolism of developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 111A: 647-671.
- Fishelson, L. (1995). Comparative morphology and cytology of the olfactory organs in moray eels with remarks on their foraging behaviour. *Anat. Rec.* 243: 403-412.
- Fontaine, P. & Le Bail, P.Y. (2004). Domestication et croissance chez les poissons. *INRA Prod. Anim.* 17 (3) : 217-225.
- Fontaine, P. (2006). De la maîtrise du cycle de développement de la perche commune *Perca fluviatilis* à l'étude du processus de domestication chez les poissons. *Mémoire HDR. Université Henri Poincaré Nancy I.* 86p.
- Formicki, K., Sadowski, M., Tański, A., Korzelecka-Orkisz A., & Winnicki, A. (2004). Behaviour of trout (*Salmo trutta* l.) larvae and fry in a constant magnetic field. *J. Appl. Ichthyol.* 20: 290-294.
- Forney, J.L. (1968). Production of young northern pike in a regulated marsh. *New York Fish and Game Journal.* 15 (2): 143-154.
- Foster, A.R., Houlihan, D.F., Hall, S.J. (1993). Effects of nutritional regime on correlates of growth rate in juvenile Atlantic cod *Gadus morhua*: Comparison of morphological and biochemical measurements. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 50 : 502-512.
- Franklin, D.R. & Smith Jr, L.L. (1963). Early life history of Northern Pike, *Esox lucius* L., with special reference to the factors influencing the numerical strength of year classes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92:91-110. In Kamler, E. (2002). *Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective.* *Rev. Fish Biol. Fish.* 12: 79-103.
- Fraser, A. J. (1989). Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:1868-1873.
- Fuiman, L.A. (1983). Growth gradients in fish larvae. *J. Fish Biol.*, 23: 117-123.
- Fuiman, L.A., Magurran, A.E. (1994). Development of predator defenses in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 14: 145-183.
- Fuiman, L.A., & Higg, D.M. (1997). Ontogeny, growth and the recruitment process. In *Early Life History and recruitment in Fish Populations* (Chambers, R.C. & Trippel, E.A.,eds), pp 225-249. London: Chapman & Hall.
- Fuiman, L. A. & Werner, R. G. (Eds). (2002). *Fishery Science: the Unique Contributions of Early Life Stages.* *Oxford: Blackwell Science.*
- Fukuhara, O. (1986). Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stages. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 52: 81-91.
- Gadomski, D.M., Caddell, S.M. (1991). Effects of temperature on early-life-history stages of California halibut *Paralichthys californicus*. *Fish. Bull.* 89: 567-576.
- Gallager, S., Maan, R., Sasaki, G. (1986). Lipid as an index of growth and viability in three species of bivalve larvae. *Aquaculture* 56:81-103.
- Geffen, A.J. (2002) Length of herring larvae in relation to age and hatching order. *J. Fish Biol.* 60: 479-485.
- Giguere L.A., B. Cote, and J. F. St-Pierre. – 1988. Metabolic rates scale isometrically in larval fishes. *Mar Ecol. Prog. Ser* 50: 13-19.
- Giles, N., Wright, R.M., Nord, M.E. (1986). Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *J. Fish Biol.* 29: 107-113.

- Girsa, I.I. (1969). Reaction to light in some freshwater fishes in the course of early development and in altered physiological states. *Problems of Ichthyology*. 9: 126-135.
- Gisbert, E., Williot, P., Castello-Ovarvay, F. (2000): Influence of egg size on growth and survival of early stages of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) under small scale hatchery conditions. *Aquaculture*. 183: 83-94.
- Gnaiger, E., Bitterlich, G. (1984). Proximate biochemical composition and caloric content calculated from elemental CHN analysis: a stoichiometric concept. *Oecologia*. 62: 289-298.
- Goldschmidt, T., Witte, F. (1990). Reproductive strategies of zooplanktivorous haplochromine cichlids (Pisces) from Lake Victoria before the Nile perch boom. *Oikos* 58: 356-368.
- Goodgame, L.S. & Miranda, L.E. (1993). Early growth and survival of age-0 largemouth bass in relation to parental size and swim-up time. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 131-138.
- Gorbman, A. (1983). Reproduction in cyclostome fishes and its regulation. In: *Fish Physiology, vol IXA. pp. 1-29. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (eds.), Fish Physiology, Vol. VIII, Bioenergetics and Growth. Academic Press, New York.*
- Gorodilov, Y.N. (1991). Periodization and chronology of development of the perch, *Perca fluviatilis* L. *Ontogenez*. 22: 282-290 (in Russian).
- Gorodilov, Y.N. (1996). Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification. *Environ. Biol. Fish.* 47: 109-127.
- Goth, A. (1968). Medical Pharmacology, Principles and Concepts, 4th edn. C.V. Mosby, Saint Louis, USA, pp.1-749.
- Govoni, J. J., Boehlert G.W. Watanabe J.Y. (1986). The physiology of digestion in fish larvae. *Env. Biol. Fish.* 16 (1-3), 59-77.
- Gozlan, R.E., Copp, G.H., Tourenq, J.N. (1999) (a). Early development of the sofie, *Chondrostoma toxostoma*. *Environ. Biol. Fish.* 56: 67-77.
- Gozlan, R.E., Copp, G.H., Tourenq, J.N. (1999) (b). Comparison of growth plasticity in the laboratory and field, and implications for the onset of juvenile development in sofie, *Chondrostoma toxostoma*. *Environ. Biol. Fish.* 56: 153-165.
- Gracia-López, V., Kiewek-Martínez, M., Maldonado-García, M. (2004). Effects of temperature and salinity on artificially reproduced eggs and larvae of the leopard grouper *Mycteroperca rosacea*. *Aquaculture*. 237: 485-498.
- Gray, J. (1928). The growth of fish. 3. The effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. *Br. J. Exp. Biol.* 6: 125-130.
- Green, B.S. & McCormick, M.I. (2005). Maternal and paternal influences determine size, growth and performance in a tropical reef fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289:263-272.
- Green, B.S, Anthony, K.R.N., McCormick, M.I. (2006). Position of egg in clutch is linked to size at hatching in a demersal tropical fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 329: 144-152.
- Griem, J.N. & Martin, K.L.M. (2000). Wave action: The environmental trigger for hatching in the eggs of the grunion, *Leuresthes tenuis*. *Mar. Biol.* 137: 177-181.
- Guraya, S.S., Toor, H.S., Kumar, S. (1977). Morphology of ovarien changes during the reproductive cycle of *Cyprinus carpio communis* (Linn). *Zool. Beitr.* 23: 405-437.
- Häkanson, J.L. (1989). Condition of larval anchovy (*Engraulis mordax*) in the Southern California Bight, as measured through lipid analysis. *Mar. Biol.* 102: 153-159.
- Hamor, T. & Garside, E. T. (1979). Hourly and total oxygen consumption by ova of Atlantic salmon, *salmo salar* L., during embryogenesis at two temperatures and three levels of dissolved oxygen. *Can. J. Zool.* 57: 1196-1200.
- Hansen, T. (1985). Artificial hatching substrateŁ effect on zolk absorption, mortalitz and growth during first feeding of sea trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture* 46: 275-285.

- Hansen, T.J. and Møller, D. (1985). Yolk absorption, yolk sac constrictions, mortality, and growth during first feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar*) incubated on astro-turf. *An. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 1073-1078.
- Hardy, R. & Litvak, M.K. (2004). The effect of temperature on the early development of larval shortnose and Atlantic sturgeon. *Environ. Biol. Fish.* 70: 145-154.
- Hart, P.R., Purser, G.J. (1995). Effects of salinity and temperature on eggs and yolk sac larvae of the greenback flounder (*Rhombosolea tapirina* Günther, 1862). *Aquaculture.* 136: 221-230.
- Hawkins, A.J.S. (1991). Protein turnover: a functional appraisal. *Funct.Ecol.* 5: 222-233.
- Hay, D.E. (1985). Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1): 111-126.
- Hecht, T. & Pienaar, A.G. (1993). A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *J. World Aquac. Soc.* 24: 246-261.
- Heming, T.A. (1982). Effects of temperature on utilisation of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 184-190.
- Heming, T. A., Buddington, R. K. (1988). Yolk Absorption in Embryonic and Larval Fishes. In: *Fish Physiology*, Randall, D.J. and W.S. Hoar (Eds.). Academic Press, New York.
- Hiroi, J., Kaneko, T., Uchida, K., Hasegawa, S. and Tanaka, M. (1998) (a). Immunolocalization of vacuolar-type H⁺-ATPase in the yolk-sac membrane of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) larvae. *Zool. Sci.* 15: 447-453.
- Hiroi, J., Kaneko, T., Seikai, T., Tanaka, M. (1998) (b). Developmental sequence of chloride cells in the body skin and gills of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae. *Zool. Sci.* 15: 455-460.
- Holliday, F.G.T & Blaxter, J.H.S. (1960). The effects of salinity on the developing eggs and larvae of the herring. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 39: 591-603.
- Horwood, J.W. (1990). Fecundity and maturity of plaice (*Pleuronectes platessa*) from Cardigan Bay. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 70: 515-529.
- Houde, E.D., Schekter, R.C. (1980). Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environ Biol Fish.* 5:315-334.
- Houde, E.D. & Schekter, R.C. (1983). Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* 72: 283-293.
- Hubbs, C.L., Kampa, E.M. (1946). The early stages (egg, prolarva and juvenile) and the classification of the California flyingfish. *Copeia* 4: 188-218.
- Hunt, B.P., Carbine, W.F. (1951). Food of young pike, *Esox lucius* L. and associated fishes in Peterson's ditches, Houghton Lake, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 80: 67-83.
- Huntingford, F.A. (1993). Development of behaviour in fish. In: *Pitcher, T.J. (Ed.), Behaviour of Teleost Fishes, Second Edition.* Chapman and Hall, London, pp. 57-83.
- Hwang, P.P., Wu, S.M., Lin, J.H., Wu, L.S. (1992). Cortisol content of eggs and larvae of teleosts. *Gen. Comp. Endocrinol.* 86: 189-196.
- Hwang, P.P. & Wu, S.M. (1993). Role of cortisol in hypo-osmoregulation in larvae of tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 92: 318-324.
- Ivanova, M. N., Svirskaya, A. N. (2009). Growth and Feeding of Juvenile Pike *Esox lucius* (Esocidae) of Different Hatching Dates during Its First Months of Life. *J. Ichtyol.* 49 (7): 516-526.
- Iwamatsu, T. (2004). Stages of normal development in the medaka *Oryzias latipes*. *Mech. Develop.* 121: 605-618.
- Izquierdo, M.S., Fernández-Palacios, H., Tacon, A.G.J.(2001). Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture* 197, 25-42.
- Jankovic, D. (1971). Reproduction of Carp (*Cyprinus carpio carpio* L.) in Lake Skadar. *Arhiv Bioloskih Nauka, Beograd.* 23: 73-92.

- Jardine, D. & Litvak, M.K. (2003). Direct yolk sac volume manipulation of zebrafish embryos and the relationship between offspring size and yolk sac volume. *J. Fish. Biol.* 63: 388-397.
- Jaworski, A., Kamler, E. (2002). Development of a bioenergetics model for fish embryos and larvae during the yolk feeding period. *J. Fish. Biol.* 60, 785-809.
- Jeziarska, B., Lugowska, K., Witeska, M., Sarnowski, P. (2000). Malformations of newly hatched common carp larvae. *Electron. J. Pol. Agric. Univ., Fisheries* 3 (2): 1-14.
- Job, S.D. & Shand, J. (2001). Spectral sensitivity of larval and juvenile coral reef fishes: implications for feeding in a variable light environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214: 267-277.
- Jobling, M. (1997). Temperature and growth: modulation of growth rate *via* temperature change. In *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish* (ed. C. M. Wood and D. G. McDonald). Cambridge: Cambridge University Press: 225-253.
- Johnson, D.W. & Katavic, I. (1986). Survival and growth of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae as influenced by temperature, salinity, and delayed initial feeding. *Aquaculture.* 52: 11-19.
- Johnston, T. A., & Mathias, J. A. (1994). Feeding ecology of walleye, *Stizostedion vitreum*, larvae: effects of body size, zooplankton abundance, and community composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51:2077-2089.
- Johnston, T.A. (1997). Within-population variability in egg characteristics of walleye (*Stizostedion vitreum*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1006-1014.
- Johnston, I. A., Vieira, V. L. A., Temple, G. K. (2001). Functional consequences and population differences in the developmental plasticity of muscle to temperature in Atlantic herring *Clupea harengus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213: 285-300.
- Jonsson, N., Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *J. Fish Biol.* 55: 767-783.
- Jordaan, A., Hayhurst, S.E., Kling, L.J. (2006). The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared *Gadus morhua* and implications for comparisons of length and morphology. *J. Fish. Biol.* 68: 7-24.
- Jourdan, S. (1999). Influence des facteurs abiotiques, la photopériode et l'intensité lumineuse, sur la survie et la croissance de larves, post-larves et juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. *Thèse de l'I.N.P.L., Nancy, 147 p.*
- Kamiński, R., Kamler, E., Korwin-Kossakowski, M., Myszkowski, L., Wolnicki, J. 2006. Effects of different incubation temperatures on the yolk-feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas). *J. Fish Biol.* 68: 1077-1090.
- Kamler, E. & Kato, T. (1983). Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 30, 271-306.
- Kamler, E. (1992). *Early Life History of Fish: an Energetics Approach.* London: Chapman & Hall. 267 p.
- Kamler, E., Szlaminska, M., Hamackova, J., Kouril, J., Vachta, R., Stibranyiova', I. Muñ oz Asenjo, C. (1995). Growth and metabolism during development of tench (*Tinca tinca* L.) embryos and larvae at 22° C. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 42, 97-108.
- Kamler, E., Keckeis, H., Bauer-Nemeschkal, E. (1998). Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. *J. Fish Biol.* 53: 658-682.
- Kamler, E. (2002). Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. *Rev. Fish Biol. Fish.* 12: 79-103.
- Kamler, E. (2005). Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 15: 399-421.
- Kamler E. (2008). Resource allocation in yolk-feeding fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 18: 143-200.

- Kendall, A.W. Jr., Ahlstrom, E.H., Moser, H.G. (1984). Early life history stages of fishes and their characters. In: Moser, H.G., Richards, W.J., Cohen, D.M., Fahay, M.P., Kendall, A.W.Jr. & Richardson, S.L. (eds), *Ontogeny and Systematics of Fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication, USA 1984 .1: 11-22.*
- Kennedy, J., Geffen, A. J., and Nash, R. D. M. (2007). Maternal influences on egg and larval characteristics of plaice (*pleuronectes platessa* l.). *J.S.R. 58: 65-77.*
- Kerrigan, B.A. (1997). Variability in larval development of the tropical reef fish *Pomacentrus amboinensis* (Pomacentridae): the parental legacy. *Mar Biol. 127:395-402.*
- Kestemont, P. & Philippart, J.C. (1991). Considérations sur la croissance ovocytaire chez les poissons à ovogenèse synchrone et asynchrone. *Belgian J. Zool. 121 : 87-98.*
- Kestemont, P., Melard, C., Fiogbe, E., Vlavourou, R., Masson, G. (1996). Nutritional and animal husbandry aspects of rearing early life stages of Eurasian perch *Perca fluviatilis* . *J. Appl. Ichtyol. 12: 157-165.*
- Kestemont, P., Cooremans, J., Abi-Ayad, S.M., Melard, C. (1999). Cathepsin L in eggs and larvae of perch *Perca fluviatilis*: variations with developmental stage and spawning period. *Fish. Physiol. Biochem. 21: 59-64.*
- Kestemont P. & Mélard, C. (2000). Chap. 11: Aquaculture. In: J.F. Craig (ed), *Percids Fish. Systematics, Ecology and Exploitation, 191-224. Blackwell Sciences, Fish and Aquatic Resources Series 3.*
- Kestemont, P., Mélard, C., Fontaine, P., Anthouard, M., Boujard ,T., Kentouri, M. (2000). An integrated study of interindividual competition and its relationships with feeding physiology and behaviour in cultured predatory fish. *Final report FAIR CT96-1572 (1/1/97-31/12/99), 148 p.*
- Kestemont, P., Jourdan, S., Houbart, M., Melard, C., Paspatis, M., Fontaine, P., Cuvier, A., Kentouri, M., Baras E. (2003). Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture. 227: 333-356.*
- Kim, E.D. (1974). Changes in the cholesterol and phospholipid content in carp mature sexual products in relation to year of collection and age. In: Vladimirov, V.I. (ed.), *Raznokachest vennost Rannego Ontogeneza u Ryb. Naukova Dumka, Kiev. 114-126 (in Russian).*
- Kingsford, M.J. (1988). The early life history of fish in coastal waters of northern New Zealand: A review. *New Zealand J.Mar. FW Res. 22: 463-479.*
- Kinnison, M.T., Unwin, M.J., Hershberger, W.K. and Quinn, T.P. (1998). Egg size, fecundity, and development rate of two introduced New Zealand chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 1946-1953.*
- Kjesbu, O.S. (1989). The spawning activity of cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol. 34: 195-206.*
- Kjesbu, O.S., Kryvi, H., Sunby, S. and Solemdal, P. (1992). Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations. *J. Fish Biol. 41: 581-599.*
- Kjesbu, O.S., Solemdal, P., Bratland, P., Fonn, M. (1996). Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 610-620.*
- Kjørsvik, E., Mangor-Jensen, A., Holmefjord, I. (1990). Egg quality in fishes. *Adv. Mar. Biol. 26: 71-113.*
- Kocan, R. M., Hose, J. E., Brown, E. D., Baker, T. T., (1996). Pacific herring (*Clupea pallasii*) embryo sensitivity to Prudhoe Bay petroleum hydrocarbons: laboratory evaluation and in situ exposure at oiled and unoled sites in Prince William Sound. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 2366- 2387.*
- Korwin-Kossakowski, M. (2008). The influence of temperature during the embryonic period on larval growth and development in carp, *Cyprinus carpio* L., and grass carp,

- Ctenopharyngodon idella* (Val.): Theoretical and practical aspects. *Arch. Pol. Fish.* 16: 231-314.
- Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M. (2001). The effect of rearing conditions on development of saddleback syndrome and caudal fin deformities in *Dentex dentex* L. *Aquaculture*. 200: 285- 304.
- Kovac, V. & Copp, G.H. (1999). Prelude: looking at early development in fishes. *Environ. Biol. Fish.* 56: 7-14.
- Krupka, I. (1988). Early development of the barbel [*Barbus barbus* (Linnaeus, 1758)]. *Prace Ustavu Rybarstva A Hydrobiologia* 6: 115–138.
- Kryzhanovski, S.G. (1949). Eco-morphology of development in carps, loaches and catfishes (Cyprinoidei and Siluroidei). *Trudy Inst. Morf. Zhiv. Severtsova 1* : 5-332 (in Russian).
- Kucharczyk, D., Luczynski, M., Kujawa, R., Czerkies, P. (1997). Effect of temperature on embryonic and larval development of bream (*Abramis brama* L.). *Aquat Sci* 59:214-224.
- Kumar, K., Ansari, B.A. (1984). Malathion toxicity: skeletal deformities in zebrafish (*Brachydanio rerio*). *Pestic. Sci.* 15:107-111.
- Kunz, Y.W. (2004). Developmental biology of teleost fishes. *Netherlands: Springer*, 636.
- Kuyawa, R., Mamcarz, A., Kucharczyk, D. (1997). Effect of temperature on embryonic development of asp (*Aspius aspius* L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 44:139-143.
- Kwain, W. (1975). Embryonic development, early growth and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. *J. Fish. Res. Bd Canada.* 32: 397-402.
- Lall, S.P. (2002). The minerals. In *Fish Nutrition 3rd Edn* (Halver, J.E. & Hardy, R.W., eds), pp.259-308. San Diego, CA: Elsevier.
- Lange, N.O., Dmitrieva, E.N., Smirnova, E.N. (1972). Methods of studying the morphological and ecological peculiarities of fish development during the embryonic, larval and juvenile periods. In: *Methods of Investigating the Productivity of Fish Species Within Their Areas. Proceedings of the II Conference on the Studies of the Biology and Fisheries of Fishes Within the Area, Vilnius, 4-6 October, 1972. Academy of Sciences of the Lithuanian SSR, Institute of Zoology and Parasitology, Vilnius 1972: 140-148.*
- Laurence, G.C. (1977). A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder. *Pseudopleuronectes americanus* larvae during the period from hatching to metamorphosis. *U.S. Fish. Bull* 75: 529-546.
- Laurel, B.J., Hurst, T.P., Copeman, L.A., Davis M.W. (2008). The role of temperature on the growth and survival of early and late hatching Pacific cod larvae (*Gadus macrocephalus*). *J. Plankton Res.*30:1051-1060.
- Lecyk M., (1965). Effect of temperature on the rate of embryonic development of *Esox lucius* L. *Zoologica Poloniae* 15 (2): 101-110.
- Leitritz, E. & Lewis, R.C. (1976). Trout and salmon culture. State of California, Department Fish Game. *Fish Bull.* 164: 1-196.
- Lelong, A., Bolliet, V., Bancel, D., Gaudin, P. (2008). Detection of elemental composition and caloric value variability at individual level in newly emerged brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish. Biol.* 72 (10), 2695-2699.
- Li, X., Jenssen, E., Fyhn, H.J. (1989). Effects of salinity on egg swelling in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 76: 317-334.
- Lillelund Von K. (1967). Versuche zur Erbrütung der Eier vom Hecht, *Esox lucius* L. in Abhängigkeit von Temperatur und Licht. *Arch. Fischereiwiss.* 27: 95-113.
- Lindstrom, T. (1989). On the morphological differentiation of juvenile whitefish (0+, 1+), *Coregonus* sp., and juvenile char (1+), *Salvelinus* sp., with particular regard to population ecology of closely related species. *Nordic J. Freshwat. Res.* 65: 5-33.

- Ljunggren, L. (2002). Growth response of pikeperch larvae in relation to body size and zooplankton abundance. *J. Fish Biol.* 60: 405-414.
- Lovell, R.T. (1975). Fish feeds and nutrition. How much protein in feeds for channel catfish? *Commercial Fish Farmer Aquac. News.* 1: 40-41.
- Luczynski, M., Falkowski, S., Kopecki, T., (1988). Larval development in four coregonid species (*Coregonus albula*, *C. lavaretus*, *C. muskun*, *C. peled*). *Finn. Fish. Res.* 9: 61 -69 (In Ludsin, S.A. & DeVries, D.R. (1997). *First-year recruitment of largemouth bass: the interdependency of early life stages. Ecological Applications* 7: 1024-1038.
- Luczynski, M. & Kirklewska, A. (1984). Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature. *Aquaculture.* 42: 43-55 In Kamler, E. (2002). *Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev Fish Biol Fish.* 12: 79-103.
- MacCrimmon, H.R. & Kwain, W. (1969). Influence of light on early development and meristic characters in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Can. J. Zool.* 47: 631-637. In Kamler, E. (2002). *Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev Fish Biol Fish.* 12: 79-103.
- Mann, R.H.K., Mills, C.A. (1979). Demographic aspects of fish fecundity. In: Miller, P.J. (ed.) *Fish phenology. Academic Press, London.* 161-178
- Mann, R.H.K., Mills, C.A. (1985). Variations in the sizes of gonads, eggs and larvae of the dace, *Leuciscus leuciscus*. *Environ. Biol. Fishes* 13: 277-287.
- Mansueti, A.J., Hardy, Jr. J.D. (1967). Development of fishes of the Chesapeake Bay Region. An atlas of egg, larval and juvenile stages. *Part 1- Natural Resources Institute, University of Maryland, Cambridge,* 202 p.
- Marteinsdottir, G. & Steinarsson, A. (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J Fish Biol.* 52:1241-1258.
- Marty, G.D., Hinton, D.E., Summerfelt, R.C. (1995). Histopathology of swimbladder noninflation in walleye (*Stizostedion vitreum*) larvae: role of development and inflammation. *Aquaculture* 138: 35-48.
- Mathers, E.M., Houlihan, D.F. and Cunningham, M.J. (1992). Nucleic acid concentration and enzyme activity as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: growth-rate estimates of open-sea fish. *Mar. Biol.* 112: 363-369.
- Mathers, E.M., Houlihan, D.F., McCarthy, I.D., Burren, L.J. (1993). Rates of growth and protein synthesis correlated with nucleic acid content in fry of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: effects of age and temperature. *J. Fish Biol.* 43: 245-263.
- McCormick, M.I., Nechaev, I.V. (2002). Influence of cortisol on developmental rhythms during embryogenesis in a tropical damselfish. *J. Exp. Zool.* 293: 456-466.
- McCormick, M.I. (2003). Consumption of coral propagules after mass spawning enhances larval quality of damselfish through maternal effects. *Oecologia* 136, 37-45.
- McGinley M.A., Temme, D.H., Geber M.A. (1987). Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130, 370-398.
- Mercy, T.V.A., Nair, J.R., Kurup, B.M. (2000). An evaluation of a six day Cyprinid embryo-larval test for estimating maximum allowable toxicant concentration of pesticide under tropical conditions. *Asian Fish. Sci.* 13: 307-315.
- Methven, D.A. & Brown, J.A. (1991). Time of hatching affects development, size, yolk volume, and mortality of newly hatched *Macrozoarces americanus* (Pisces: Zoarcidae). *Can. J. Zool.* 69: 2161-2167.
- Migaud H. (2002). Influence des variations de la température et de la photopériode sur le cycle de reproduction et la qualité des pontes de la perche commune *Perca fluviatilis*. *Thèse, Université Henry Poincaré, Nancy-1.* 166p.

- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A., Marschall, E.A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1657-1670.
- Miwa, S., Yamano, K., Inui, Y. (1992). Thyroid hormone stimulates gastric development in flounder larvae during metamorphosis. *J. Exp. Zool.* 261: 424-430.
- Mommsen, T.P. & Moon, T.W. (2001). Hormonal regulation of muscle growth. In: *Muscle Development and Growth* (Sänger A.M. & W. Stoiber, eds), pp. 251-308. San Diego: Academic Press.
- Moodie, G.E.E., Loadman, N.L., Wiegand M.D, Mathias, J.A. (1989). Influence of egg characteristics on survival, growth, and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 516-521.
- Morineau, A., Aluja-Banet, T. (2000). Analyse en composantes principales (avec illustrations SPAD). *Montreuil : Cisia-Ceresta; 150p.*
- Moser, H.G. (1984). Morphological and functional aspects of marine fish larvae. In: *Lasker, R. (ed.), Marine Fish Larvae. Washington Sea Grant Program, Seattle.* 89-131.
- Murry, B.A., Farrel, J.M., Schulz, K.L., Teece, M.A. (2008). The effect of egg size and nutrient content on larval performance: implications to protected spawning in northern pike (*Esox lucius* Linnaeus). *Hydrobiologia.* 601: 71-82.
- Nagiec, C. & Nagiec, M. (1995). Osteological structure of the feeding mechanism in whitefish (*Coregonus lavaretus*) larvae and fry. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc.Limnol.* 46: 137-145.
- Napier, I.R. (1993). The organic carbon content of gravel bed herring spawning grounds and the impact of herring spawn deposition. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 73:863-870.
- Nash, J.P. (1999). Seasonal reproduction of fish. In *E Knobil, J.P Neill, eds. Encyclopedia of reproduction. Vol. 4. San Diego, London, Boston, New York, Sidney, Tokyo, Toronto: Academic Press, pp. 329-340.*
- Nathanailides, C., Lopez-Albors, O., Stickland, N.C. (1995). Influence of prehatch temperature on the development of muscle cellularity in posthatch Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 675-680.
- Nathanailides, C., Tsoumani, M., Papazogloy, A., Paschos, I. (2002). Hatching time and post-hatch growth in Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*. *J. Appl. Ichthyol.* 18 : 651-654.
- Nelson, S.G. & Wilkins, S.D. 1994. Growth and respiration of embryos and larvae of the rabbitfish *Siganus randalli* (Pisces, Siganidae). *J. Fish Biol.* 44(3):513-525.
- Neudecker, T. (1976). Die Embryonalentwicklung des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.). *Arch. FishWiss.* 27: 25-35.
- Nikolsky, G.V. (1963). The Ecology of Fishes, (Translated by L. Birkett). *Academic Press., London, 352 pp.* In *Kamler, E. (2002). Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. Rev Fish Biol Fish.* 12: 79-103.
- Nikolsky, G.V. (1974) Theory of Fish Population Dynamics. Pishchevaya Promyshlennost, Moscow, 447 pp (in Russian) In *Kamler, E. (2005). Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. Rev. Fish. Biol. Fish.* 15: 399-421.
- Ninness, M.M, Stevens, E.D, Wright, P.A. (2006). Energy expenditure during hatching in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) embryos. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63:1405-1413.
- Nishimura K., Hoshino N., (1999). Evolution of cannibalism in the larval stage of pelagic fish. *Evolutionary Ecology* 13: 191-209.
- Noakes, D.L.G. (1978). Social behaviour as it influences fish production. In: *Gerking, S.D. (Ed.), Ecology of Freshwater Fish Production. Blackwell, Oxford, pp. 360-382.*
- Noakes, D.L.G., Godin, J.G.J. (1988). Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes. In: *Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), Fish Physiology, vol. XI, part B. Academic Press, San Diego, pp. 345-395.*

- Ojanguren, A.F., Reyes-Gavilán, F.G., Braña, F. (1996). Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*. 147: 9-20.
- Osse, J. W. M. (1990). Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Neth. J.Zool.* 40: 362-385.
- Osse, J.W.M. & Van Den Boogaart J.G.M. (1995). Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *ICES mar. Sci. Symp.* 201: 21-34.
- Osse, J.W.M. (1997). Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture*. 155:249-258
- Osse, J. W. M., van den Boogaart, J. G. M., van Snik, G. M. J., van der Sluys, L. (1997). Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture* 155: 249-258.
- Panagiotaki, P. & Geffen, A. J. (1992). Parental effects on size variation in fish larvae. *J. Fish Biol.* 41 (Suppl. B): 37-42.
- Pannevis, M.C. & Houlihan, D.F. (1992). The energetic cost of protein synthesis in isolated hepatocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Comp. Physiol.* B162 : 393-400.
- Parazo, M.M., Avila, E.M., Reyes Jr., D.M. (1991). Size- and weight-dependent cannibalism in hatchery-bred sea bass (*Lates calcarifer* Bloch). *J. Appl. Ichthyol.* 7: 1-7.
- Potapova, O.I. (1978). The “Ripus” Vendace, *Coregonus albula* L. Nauka, Leningrad (in Russian)
- Pavlov, D.A. (1999). Features of transition from larva to juvenile in fishes with different types of early ontogeny. *Environ. Biol. Fish.* 56: 41-52.
- Peck, M.A., Buckley, L.J., Caldarone, E.M., Bengtson, D.A. (2003). Effects of food consumption and temperature on growth rate and biochemical-based indicators of growth in early juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 251: 233-243.
- Peñáz, M. (1973). Embryonic development of the Barb, *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758). *Zoologicke Listy.* 2 : 363-374.
- Peñáz, M. (1975). Early development of the grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). *Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohem., Brn.* 9: 1-35.
- Peñáz, M. (1983). Ecomorphological laws and saltation in the early ontogeny of Salmonoidei. *Folia Zool.* 32: 365-373.
- Peñáz, M. (2001). A general framework of fish ontogeny: a review of the ongoing debate. *Folia Zool.* 50(4): 241-256.
- Peterson, I., & Wroblewski, J.S. (1984). Mortality rates of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1117-1120
- Pedersen, B.H., Nilssen, E.M., Hjelmeland, K. (1987). Variation in the content of trypsin and trypsinogen in larval herring *Clupea harengus* digesting copepod nauplii. *Mar. Biol.* 94: 171-181.
- Pedersen, B.H., Hjelmeland, K. (1988). Fate of trypsin and assimilation efficiency in larval herring *Clupea harengus* following digestion of copepods. *Mar. Biol.* 97: 467-476.
- Pedersen, B.H. (1997). The cost of growth in young fish larvae, a review of new hypotheses. *Aquaculture*. 155: 1-4.
- Pepin, P. (1991). Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 503-518.
- Pianka, E.R. (1970). On r- and k-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pinder, A.C., Gozlan, R.E., Beyer, K., Bass, J.A.B. (2005). Ontogenetic induced shifts in the ecology of sunbleak *Leucaspisus delineatus* during early development. *J. Fish Biol.* 67 (Suppl. B): 205-217.
- Pivňicka, K. (1987). The effect of the length composition of the roach population on the gillnet selectivity (Pisces). *Věstník Československé společnosti zoologické.* 51: 214-227.
- Pont, D., Allardi, J., Belliard, J., Boet, P., Carrel, G., Changeux, T., Oberdorff, T., Olivier, J. M., Persat, H., Poizat, G. (1995). Stratégies démographiques des poissons des rivières

- françaises : premiers résultats. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 337 : 113-120.
- Porter, S.M. & Bailey, K.M. (2007). The effect of early and late hatching on the escape response of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae. *J. Plank. Res.* 29: 291-300.
- Potter, W.A., Potter, J.M. (1981). Description of a protolarva mimic shiner (*Notropis volucellus*). *Ohio J. Sci.* 81: 135-137.
- Probst, W. N., Kraus, G., Rideout, R. M., Trippel, E. A. (2006) (b). Parental effects on early life history traits of haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *ICES Journal of Marine Science*. 63: 224-234.
- Purtscher, U., Humpesch, U.H. (2006). Egg size relationships in five species of salmonids and *Thymallus thymallus* (L.). *Arch. Hydrobiol.* 16 (4): 649-665.
- Rana, K.J. (1985). Influence of egg size on the growth of onset of feeding, point-of-no-return, survival and starved *Oreochromis mossambicus* fry. *Aquaculture*. 46: 119-131.
- Rass, T.S. (1946). Phases and stages in the ontogenesis of teleostean fishes. *Zool. Zhurnal*. 25: 137-148 (in Russian, with a summary in English).
- Raventos, N., Planes, S. (2008). Maternal size effects on early life traits of the temperate fish *Symphodus roissali*. *Aquat. Biol.* 4: 1-6.
- Rérat, R., (2008). Optimisation de l'environnement physique pour la production de juvéniles sevrés de perche commune (*Perca fluviatilis* L.) en circuit fermé. Mémoire de fin d'étude d'ingénieur, Nancy Université. 37p.
- Rice, J.A., Crowder, L.B., Holey, M.E. (1987). Exploration of mechanisms regulating larval survival in Lake Michigan bloater: a recruitment analysis based on characteristics of individual larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116: 703-718.
- Rideout, R.M., Trippel, E.A., Litvak, M.K. (2004). Paternal effects on haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) early life history traits. *J. Fish. Biol.* 64: 695-701.
- Rinchard, J., Lee, K. L., Dabrowski, K., Ciereszko, A., Blom, J.H., Ottobre, J.S. (2003). Influence of gossypol from dietary cottonseed meal on haematology, reproductive steroids and tissue enantiomer concentrations in male rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Nutr.* 9: 275-282.
- Rombough, P.J. (1988). Growth, aerobic metabolism, and dissolved oxygen requirements of embryos and alevins of steelhead, *Salmo gairdneri*. *Can. J. Zool.* 66, 651-660.
- Rombough, P.J. (1994). Energy partitioning during fish development: additive or compensatory allocation of energy to support growth? *Funct. Ecol.* 8: 178-186.
- Rombough, P.J. (1996). The effects of temperature on embryonic and larval development. *Soc. Exp. Biol. Sem.* 61: 177-223.
- Rothbard, S. (1981). Induced reproduction in cultivated cyprinids-the common carp and the group of Chinese carps: 1. The technique of induction, spawning, and hatching. *Bamidgeh.* 33(4): 103-121.
- Russell, F.S. (1976). The eggs and planktonic stages of British marine fishes. *London, Academic Press.* 524 p.
- Ryzhkov, L.P. (1976). Morpho-Physiological Peculiarities and Transformation of Matter and Energy in Early Development of Freshwater Salmonid Fishes. *Kareliya, Petrozavodsk,* 288 pp. (in Russian).
- Sabo, M.J. & Orth, D.J. (1995). Growth of age-0 smallmouth bass (*Micropterus dolomieu* Lacepede): interactive effect of temperature, spawning date, and growth autocorrelation. *Ecol. Freshw. Fish.* 4: 28-36.
- Sakakura, Y., Tsukamoto, K. (2002). Onset and development of aggressive behaviour in the early life stage of Japanese flounder. *Fish. Sci.* 68: 854-861.
- Sakakura, Y., Tsukamoto, K., Hagiwara, A. (2004). A behavioural character during the metamorphosing stage can predict the growth performance of juvenile stage in Japanese

- flounder. In: Leber, K.M., Kitada, S., Blankenship, H.L., Svåsand, T. (Eds.), *Stock Enhancement and Sea Ranching, Second Edition*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 515-524.
- Sampath-Kumar, R., Lee, S.T.L., Tan, C.H., Munro, A.D., Lam, T.J. (1997). Biosynthesis in vivo and excretion of cortisol by fish larvae. *J Exp Zool*. 277A: 337-344.
- Sanches, P.V., Nakatani, K., Bialecki, A. (1999). Morphological description of the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná River. *Rev. Brasil. Biol.* 59: 429-438.
- Schaffer, W.M. (1974). Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist*. 108: 783-790.
- Scott, W. B.; Crossman, E.J. (1973). Freshwater fishes of Canada. *Fish. Res. Board Can. Bull.*, No. 184. Ottawa, Canada, 966 pp.
- Shamardina, I.P. (1957). The developmental stages of the pike. *Trudy Instituta Morfologii Zhivotnykh Akademii Nauk SSSR*. 16: 237-298.
- Shelton, W.L. & Rothbard, S. (1993). Determination of the developmental duration (τ_0) for ploidy manipulation in carps. *Bamidgeh*. 45: 73-81.
- Shi, Y. H., Zhang, G. Y., Zhu, Y. Z., Liu, J. Z., Zang, W. L. (2010). Effects of temperature on fertilized eggs and larvae of tawny puffer *Takifugu flavidus*. *Aquac. Res.* 41: 1741-1747.
- Shireman, J.V., Smith, C.R. (1983). Synopsis of biological data on the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier and Valenciennes, 1844). *FAO Fish. Synop.* 135: 86 p.
- Shumway, D.L., Warren, C.E., Doudoroff, P. (1964). Influence of oxygen concentration and water movement on the growth of steelhead trout and coho salmon embryos. *Trans Am Fish Soc.* 93:342-356.
- Silver, S.J., Warren, C.E., Doudoroff, P. (1963). Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and Chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92(4):327-343
- In Kamler, E. (2002). *Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective*. *Rev Fish Biol Fish.* 12: 79-103.
- Sire, M.F., Babin, P.J., Vernier, J.M. (1994). Involvement of the lysosomal system in yolk protein deposit and degradation during vitellogenesis and embryonic development in trout. *J Exp Zool*. 269: 69-83.
- Skjaerven KH, Finn RN, Kryvi H, Fyhn HJ (2003) Yolk resorption in developing plaice (*Pleuronectes platessa*). In: *Browman HI, Skiftesvik AB (eds) The big fish bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference, Bergen, 22-26 July 2002*. Institute of Marine Research, Bergen :193-209.
- Slembrouck, J., Baras, E., Subagja, J., Hung, L.T., Legendre, M. (2009). Survival, growth and food conversion of cultured larvae of *Pangasianodon hypophthalmus*, depending on feeding level, prey density and fish density. *Aquaculture*. 294 : 52-59.
- Słomińska, I., Wilkońska, H., Jezierska, B. (1995). Course of incubation of vendace (*Coregonus albula*) eggs from three lakes. *Komun. Rybackie (in Polish)* 1: 8-10.
- Solemdal, P., Kjesbu, O.S., Fonn, M. (1995). Egg mortality in recruit and repeat-spawning cod – an experimental study. *International Council for the Exploration of the Sea Committee Meeting 1995/G:35, 10 pp.*
- Snyder, D. (1976). Terminologies for Intervals of Larval Fish Development. *United States Fish and Wildlife Service Biological Services Program FWS/OBS-76/23*, 41-58.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. New York. 384p.
- Snyder, D.E. (1981). Early life history terminology, Snyder terminology clarified. *Amer. Fish. Soc. ELHS Newsletter*. 2(1): 11-13.
- Steenfeldt, S., Lund, I., Höglund, E. (2010). Is batch variability in hatching time related to size heterogeneity and cannibalism in pikeperch (*Sander lucioperca*)? *Aquac. Res.* 42(5): 727-732.

- Stickland, N.C., White, R.N., Mescall, P.E., Crook, A.R., Thorpe, J.E. (1988). The effect of temperature on myogenesis in embryonic development of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Anat. Embryol.* 178: 253-257.
- Strathmann, R. R., & Vedder K. (1977). Size and organic content of eggs of echinoderms and other invertebrates as related to developmental strategies and egg eating. *Mar. Biol.* 39:305-309.
- Stratoudakis, Y., Gallego, A.G., Morrison, J.A. (1998). Spatial distribution of developmental egg ages within a herring *Clupea harengus* spawning ground. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 27-32.
- Swanson, C. (1996). Early development of milk fish: effects of salinity on embryonic and larval metabolism, yolk absorption and growth. *J. Fish. Biol.* 48 (3): 405-421.
- Tagawa, M., Suzuki, K., Specker, J.L. (2000). Incorporation and metabolism of cortisol in oocytes of tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *J. Exp. Zool.* 287:485-492.
- Takagi, Y., Hirano, J., Tanabe, H. and Yamada, J. (1994). Stimulation of skeletal growth by thyroid hormone administrations in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Exp. Zool.* 268: 229-238.
- Takahashi, H., Iwasawa, H. (1988). Intraclutch egg size variability in *Hynobius nigrescens* and *Hynobius lichenatus* (Urodela: Hynobiidae). *Sci. Rep. Niigata Univ., Ser. D: Biol.* 25: 19-29.
- Tamazouzt, L., Chatain, B., Fontaine, P. (2000). Tank wall colour and light level affect growth and survival of Eurasian perch larvae (*Perca fluviatilis* L.). *Aquaculture.* 182: 85-90.
- Terova, G., Saroglia, M., Papp, Z.G., Cecchini S. (1998). Ascorbate dynamics in embryos and larvae of sea bass and sea bream, originating from brookstocks fed supplements of ascorbic acid. *Aquaculture International.* 6: 357-367.
- Teletchea, F., Fostier, A., Le Bail, P.Y., Jalabert, B., Gardeur, J.N., Fontaine, P. (2007). STOREFISH: A new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. *Cybium.* 31(2): 237-245.
- Teletchea, F., Fostier, A., Kamler, E., Gardeur, J. N., Le Bail, P. Y., Jalabert, B., Fontaine, P. (2009). Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* 19, 403-430.
- Teletchea, F. & Fontaine, P. (2010). Comparison of early life-stage strategies in temperate freshwater fish species: trade-offs are directed towards first feeding of larvae in spring and early summer. *Journal of Fish Biology* 77, 257-278.
- Theilacker, G.H. (1981). Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 178, 432-440.
- Timmons, T.J., Shelton, W.L., Davies, W. D. (1980). Differential growth of largemouth bass in West Point Reservoir, Alabama-Georgia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109: 176-186.
- Toetz, D.W. (1966) The change from endogenous to exogenous sources of energy in bluegill sunfish larvae. *Invest. Indiana Lakes and Streams.* 7: 115-146.
- Trabelsi, A. (2007). Contribution à l'étude de la variabilité inter et intra spécifique de la qualité des larves de deux pondeurs printaniers précoces: le brochet et la perche commune. *Mémoire Master, Faculté des sciences de sfax.* 74p
- Trippel, E. A. (1998). Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.* 127: 339-359.
- Turner, R.L. & Lawrence, J. (1979). Volume and composition of echinoderm eggs: implications for the use of egg size in life history models. In: *Stancyk SC (ed) Reproductive ecology of marine invertebrates. University of South Carolina Press, Columbia, pp 25-40*
- Crump, M.L. (1984). Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia:* 302-308.

- Urho, L. & Hilden, M. (1990). Distribution patterns of Baltic herring larvae, *Clupea harengus* L., in the coastal waters of Helsinki, Finland. *J. Plankton Res.* 12: 41-54.
- Urho, L. (1992). Morphological and ecological differences in the development of smelt and herring larvae in the northern Baltic Sea. *Sarsia.* 77: 1-10.
- Urho, L. (1996) (a). Identification of perch (*Perca fluviatilis*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) larvae. *Ann. Zool. Fenn.* 33: 659-667.
- Urho, L. (1999). Relationship between dispersal of larvae and nursery areas in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science.* 56: 114-121.
- Urho, L. (2002). Characters of larvae – What are they? *Folia Zool.* 51: 161-186.
- Usher, M. L., Stickland, N. C., Thorpe, J. E. (1994). Muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos and the effect of temperature on muscle cellularity. *J. Fish Biol.* 44: 953-964.
- Van Damme, P., Appelbaum, S., Hecht, T. (1989). Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *J. Fish Biol.* 34: 855-863.
- Varsamos, S., Nebel, C., Charmantier, T.G. (2005). Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: A review. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 141: 401- 429.
- Van Snik, G.M.J., Van Den Boogaart, J.G.M., Osse, J.W.M. (1997). Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to the finfold. *J. Fish. Biol.* 50: 1339-1352.
- Vasnecov, V.V. 1948. Steps in the development of feeding organs in bream, roach and common carp – In: *Morfologicheskie osobennosti opredelyayushchie pitanie leshcha, vobly i sazana na vsekh stadiakh razvitiya* (Ed.) V.V. Vasnecov, Vyd. Akad. Nauk SSSR: 234-253 (in Russian).
- Vladimirov, V.I. (1974). Variability of size and mortality in the fish early life stages. Raznokachestvennost' rannogo ontogeneza u ryb (The different quality in the fish early ontogeny). *Publ. Hous "Naukova Dumka", Kiev.*
- Wake, M.H., Hall, B.K. (1999). Epilogue: Prospects for research on the origin and evolution of larval forms. In: *Hall BK, Wake MH, eds. The origin and evolution of larval forma.* San Diego: Academic Press, 411-416.
- Wallace, J.C. & Aasjord, D. (1984). The initial feeding of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) alevins at different temperatures and under different feeding regimes. *Aquaculture.* 38:19-33.
- Ware, D.M. (1975). Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Bd Can.* 32: 2503-2512.
- Watanabe, T., Kiron, V. (1 995). Broodstock management and nutritional approaches for quality offsprings in the Red Sea Bream. In: *Bromage N.R. and Roberts, R. J. (Eds), Broodstock management and egg and larval quality.* University Press, Cambridge. 424p.
- Webb, P.W. (1986). Effects of body form and response threshold on the vulnerability of four species of teleost prey attacked by largemouth bass (*Microphrrus .sn/moides*). *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 43: 763-771.
- Weis, J.S., Weis, P. (1977). Effects of heavy metals on development of the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *J. Fish Biol.* 11: 49-54.
- Werner, R. G., Blaxter, J. H. S. (1980). Growth and survival of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to prey density. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 37: 1063-1069.
- While, G.M. & Wapstra, E. (2008). Are there benefits to being born asynchronously: an experimental test in a social lizard. *Behav. Ecol.* 19 : 208-216.
- Wicker, A. M. & Johnson, W. E. (1987). Relationships among fact content, condition factor, and first-year survival of Florida largemouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116: 264-271.
- Wieser, W., Forstner, H., Medgyesy, N., Hinterleitner, S. (1988). To switch or not to switch: partitioning of energy between growth and activity in larval cyprinida (cyprinidae: teleostei). *Funct. Ecol.* 2: 499-507.

- Wieser, W. & Medgyesy, N. (1990). Cost and efficiency of growth in the larvae of two species of fish with widely differing metabolic rates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 242: 51-56.
- Wieser, W. (1991). Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications. *Funct. Ecol.* 5: 234-240.
- Wieser, W., Laich, A., Medgyesy, N., (1992). Energy allocation and yield and cost of growth in young *Esox lucius* and *Corrgonus lavaretus* (teleostei: influence of species, prey type and body size. *J. Exp. Biol.* 169: 165-179.
- Wilkońska, H., Zuromska, H., Backiel, T. (1995). Reproductive traits and their effects on embryos and larvae of vendace, *Coregonus albula* (L.). Part III. Size and viability of larvae. *Arch. Pol. Fish.* 3: 19-36.
- Winemiller, K.O. (1989). Patterns of variation in life history among South America fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81:228-241
- Winemiller, K.O. (1992). Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *OIKOS.* 63(2): 318-327.
- Winemiller, K.O. et Rose, K.A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes - Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 49(10): 2196-2218.
- Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1993). Why do most fish produce so many tiny offspring. *American Naturalist.* 142:585-603.
- Witkowski, A., Kokurewicz, B. (1978). The embryonal and postembryonal development of European grayling *Thymallus thymallus* (L.) from Dunajec river basin. *Poland. Zool. Pol.* 27: 5-27.
- Woodhead, A.D. (1966). Effects of thyroid drugs on the larvae of the brown trout, *Salmo trutta*. *J. Zool., London*, 149, 394-413 (In Mellinger, J. (1994). *La flottabilité des oeufs de Téléostéens. L'Année Biol.* 33 : 117-138.
- Wootton R.J. (1979). Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 4: 133-159.
- Wootton, R.J. (1984). Introduction: Strategies and tactics in fish reproduction. In: Potts, G.W, Wootton, R.J. (eds) *Fish reproduction: strategies and tactics.* Academic Press, Oxford, pp 1-12.
- Wootton, R. J. (1999). *Ecology of Teleost Fishes.* London: Kluwer Academic Publishers. 386p.
- Xu, X., Maboudou, J., Tok, I.I., Kestemont, P. (2003). Larval study on pikeperch *Sander lucioperca*, Effects of weaning age and diets (live and formulated) on survival, growth, cannibalism, deformity and stress resistance [in: *Percid III. Ed. T.P. Barry and J.A. Malison*]. *The Third International Percid Fish Symposium, University of Wisconsin Sea Grant Institute,* 55-56.
- Yamagami, K. (1988). Mechanisms of hatching in fish. In Hoar, W. S. & Randall, D. J. (eds.) *Fish physiology.* Vol. XLA. *The physiology of developing fish,* pp. 447-499. Academic Press, San Diego.
- Yanes-Roca, C., Rhody, N., Nystrom, M., Main, K.L. (2009). Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*). *Aquaculture* 287: 335-340.
- Youson, J.H. (1988). First metamorphosis, p. 35-196. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (eds.), *Fish Physiology, Vol. VIII, Bioenergetics and Growth.* Academic Press, New York.
- Zastrow, C.E., Houde, E.D., Saunders, E.H. (1989). Quality of striped bass (*Morone saxatilis*) eggs in relation to river source and female weight. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer.* 191: 34-42.
- Zhukinskij, V.N. (1986). Influence of abiotic factors on variability and viability of fishes during early ontogenesis, *Agropromizdat, Moscow (In Russian).*

Žiliukienė, V., Žiliukas, V. (2005). Feeding of early larval pike *Esox lucius* L. reared in illuminated cages. *Aquaculture*. 258 : 378-387.

Zohar, Y., Harel, M., Kissil, G. Tandler, A., (1995). Gilthead seabream. *In: Bromage, N.R. & Roberts, R. J. (Eds), Broodstock management and egg and larval quality. University Press, Cambridge, 424p.*

[1]: <http://www.blog-city.info/fr/peche.php>

[2]: <http://www.greekfish.com.gr/fresh-water-fish?lang=en>

Liste des figures

Figure 1 : Schéma de la structure d'un ovocyte de poisson (Kunz, 2004).....	21
Figure 2 : Distribution des glandes de l'éclosion chez les larves de tilapia du Mozambique <i>Oreochromis mossambicus</i> (Kunz, 2004).....	22
Figure 3 : Les différentes phases de développement du sandre <i>Sander sp</i> et les différents stades vitaux de ce percidé (D'après Balon, 1975a)	29
Figure 4 : Cannibalisme chez les larves de perche (9 jours post éclosion) (Rérat, 2008).....	36
Figure 5 : Représentation schématique du partitionnement de l'énergie de l'œuf pendant la phase d'alimentation endogène. eo + fp correspondent à l'énergie de l'enveloppe de l'œuf et du fluide (reproduite de Jaworski et Kamler, 2002).....	37
Figure 5 : Simulations de l'énergie totale embryo-larvaire (-), l'énergie dans le vitellus (---) et dans les tissus (...) chez les embryons et larves de carpe commune (Température moyenne de 22.9°C) par le modèle de Gompertz. Fe : fécondation, E : éclosion, Re : résorption (reproduite de Jaworski et Kamler, 2002)	39
Fig. 5 : Différents types de malformation chez des larves de carpe (Jeziarska <i>et al.</i> , 2000) ...	41
A1: lordose; A2: scyphose; D2, D3: malformations des yeux ; E1, E2: malformations du sac vitellin; F1, F2: œdèmes cardiaques; G6, G7: raccourcissements du corps ; H : Siamois.	41
Figure 6 : Facteurs susceptibles d'influencer la qualité d'une larve agissant avant la fécondation (I), entre la fécondation et l'éclosion (II) et après l'éclosion (III). Spz : spermatozoïde, j : jour, fact nut : facteurs nutritionnels, fact env : facteurs environnementaux.....	48
Figure 7 : Evolution du taux d'éclosion des pontes de perche prélevées en milieu naturel au cours de la période de ponte en avril-mai 2000 (Migaud, 2002)	52
Figure 8 : Profil en acides gras des œufs de <i>Centropomus undecimalis</i> en fonction de la date de ponte (Yanes-Roca <i>et al.</i> , 2009). AGPI : acides gras poly-insaturés ; ADH : acide docosa-hexaénoïque, n-3 : oméga 3.	53
Figure 9 : Le brochet <i>Esox Lucius</i> [1]	65
Figure 10 : La carpe <i>Cyprinus carpio</i> [2]	67
Figure 11 : Incubation des œufs de brochet dans les bouteilles de Zoug (16 Mars 2009).....	72
Figure 12 : Incubation des œufs de brochet dans les clayettes (16 Mars 2009).....	73

Figure 13 : Incubation individuelle des œufs de brochet dans les piluliers	74
Figure 14 : Paramètres morphométriques mesurés directement sur une larve de brochet. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, HSV : hauteur du sac vitellin, LSV : longueur du sac vitellin.....	74
Fig. 15 : Distribution des éclosions des larves de brochet en fonction du temps (n = 25 larves). ME : moment d'éclosion, 1, 2, 3 : précoce, intermédiaire, tardif.	77
Figure 16 : Cercle des corrélations entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin, et les paramètres de performance mesurée chez les larves de brochet. En trait plein : les variables actives ; en trait pointillé : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV : hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, 15 : à J15 pst éclosion. En caractères bleus, les variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.	79
Figure 17 : Projection sur le plan 1-2 de la classification ascendante hiérarchique chez le brochet. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV : hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, C1, C2, C3 : classes, ME : moment d'éclosion, F : femelle. 1 : larves à éclosion précoce, 2 : larve à éclosion intermédiaire, 3 : larves à éclosion tardive.	80
Figure 18 : Effet de l'interaction F*ME sur la hauteur du myotome (HM0) chez les larves de brochet à l'éclosion.	82
Figure 19 : Effet de l'interaction ME*A sur les paramètres du corps des larves de brochet. (a) Longueur totale ; (b) Aire du corps ; (c) Périmètre du corps ; (d) Hauteur du myotome.	84
Figure 20 : Effet de l'interaction ME*A sur les paramètres du sac vitellin au cours de la période J0-J5. (a) Longueur du sac vitellin ; (b) Périmètre du sac vitellin.	85
Figure 21 : Effet du moment d'éclosion sur les valeurs moyennes des paramètres du sac vitellin au cours de la période J0-J15 : (a) Hauteur du sac vitellin ; (b) Aire du sac vitellin, (c) Volume du sac vitellin.....	85
Figure 22 : Effet de l'interaction ME*A sur le ratio <i>LT/YSP</i> au cours de la période J0-J5. ...	86
Figure 23 : Effet de l'interaction ME*A sur le taux de croissance spécifique en longueur des larves de brochet. TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, ME : moment d'éclosion.....	86
Figure 24 : Effet du moment d'éclosion sur le taux de croissance spécifique en longueur des larves de brochet au cours de la période J0-J15. TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, ME : moment d'éclosion.	86

Figure 25 : Effet du moment d'éclosion sur l'efficacité d'utilisation du vitellus chez les larves de brochet au cours de la période J0-J15. EUV : efficacité d'utilisation du vitellus, ME : moment d'éclosion.....	87
Figure 26 : Dispositif expérimental pour l'incubation individuelle des œufs de carpe	95
Fig. 27 : Distribution des éclosions des larves de carpe en fonction du temps (n =19 larves). ME : moment d'éclosion, 1, 2 : précoce, tardif.....	96
Figure 28 : Cercle des corrélations entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin chez les larves de carpe commune. En trait plein : les variables actives; en traits pointillés : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, 3 : à J3 post éclosion. En caractères bleus, les variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.	98
Figure 29 : Projection sur le plan 1-2 de la classification ascendante hiérarchique. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, 0 : à l'éclosion, C1, C2, C3 : classes, ME : moment d'éclosion, F : femelle. 1 : larves à éclosion précoce, 2 : larve à éclosion tardive.....	98
Figure 30 : Effet de l'interaction ME*Age sur le périmètre du sac vitellin chez les larves de carpe commune (expérience 2).	100
Figure 31 : Effet du moment d'éclosion sur l'aire du corps chez les larves de carpe commune (expérience 2).....	101
Figure 32 : Effet de l'interaction F*ME sur l'aire (a) et le périmètre (b) du sac vitellin chez les larves de carpe commune.....	101
Figure 33 : Effet de l'interaction F*ME sur le taux de croissance spécifique en longueur (a) et l'efficacité d'utilisation du vitellus (b) sur la période J0-J3 chez les larves de carpe commune.....	102
Figure 34 : Cercle de corrélation entre les variables morphométriques du corps et du sac vitellin chez les larves de brochet et de carpe commune. En trait plein : les variables actives ; en trait pointillé : les variables explicatives. Lt : longueur totale, HM : hauteur du myotome, DO : diamètre de l'oeil, LSV : longueur du sac vitellin, HSV: hauteur du sac vitellin, PC : périmètre du corps, PSV : périmètre du sac vitellin, AC : aire du corps, ASV : aire du sac vitellin, TCSL : taux de croissance spécifique en longueur, EUV : efficacité d'utilisation du vitellus, i : initial à l'éclosion, f : final à la résorption du sac vitellin. En caractères bleus, les variables portées par l'axe 1, en rouge celles portées par l'axe 2 et en violet celles portées par les 2 axes.	106

Figure 35 : Classification Ascendante Hiérarchique des larves de brochet (B) et de carpe commune (C). Larves à éclosion précoce : 1B et 1C, Larves à éclosion intermédiaire : 2B, Larves à éclosion tardive : 3B et 2C. ME : moment d'éclosion, C1, C2, C3, C4, C5 : classes	107
Figure 36 : Schéma présentant la démarche expérimentale et la stratégie d'échantillonnage	112
Figure 37 : Effet de l'âge post éclosion sur le taux de protéines P dans les tissus (a) et la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).	117
Figure 38 : Effet de l'âge sur la valeur calorique totale de la larve entière chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).	118
Figure 39 : Effet du moment d'éclosion sur le poids sec du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	119
Figure 40 : Effet de l'âge post éclosion sur le poids sec (PS) du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	119
Figure 41 : Effet de l'interaction F*ME sur le poids sec du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	120
Figure 42 : Effet de l'interaction ME*A sur le poids sec des tissus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	120
Figure 43 : Effet de l'interaction F*ME sur le poids sec de la larve entière chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	121
Figure 44 : Effet de l'âge post éclosion sur la masse de cendres du vitellus (a) et des tissus (b) chez les larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	121
Figure 45 : Effet de l'interaction ME*A sur la masse de protéines (P, mg ind. ⁻¹) dans les tissus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	122
Figure 46 : Effet de l'âge sur la masse de protéines (P, mg ind. ⁻¹) du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$).	122

- Figure 47 : Effet du moment d'éclosion sur la masse de protéines (P, mg ind.⁻¹) du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 123
- Figure 48 : Effet de l'interaction F*ME sur la masse de protéines du vitellus chez les larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 123
- Figure 49 : Effet de l'âge (a) et du moment d'éclosion (b) sur la valeur énergétique du vitellus des larves de brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 124
- Figure 50 : Effet de l'interaction ME*Age sur la valeur énergétique des tissus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 124
- Figure 51 : Effet de l'interaction F*ME sur la valeur énergétique du vitellus (a) et de la larve entière (b) chez le brochet. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 125
- Figure 52 : Changements du poids sec (a) et du contenu en énergie (b) du vitellus (----, ○), de la larve entière (-, ●) et des tissus (....., x) chez le brochet *E. lucius*. Les points correspondent aux données expérimentales, les traits décrivant le vitellus et la larve entière sont ajustés par le modèle de Gompertz, les courbes correspondant aux tissus sont calculées par la différence. PS : poids sec, VE : valeur énergétique, F : femelle, ME : moment d'éclosion..... 126
- Figure 53 : Shémas récapitulatif de l'état d'art sur l'effet du moment d'éclosion sur la taille initiale des larves au niveau intra-ponte. ME : moment d'éclosion. Hareng (Geffen, 2002) ; Colin d'Alaska (Porter et Bailey, 2007) ; Brochet 1 (la présente étude) ; Perche (Trabelsi, 2007) ; Sandre (Steenfeldt *et al.*, 2010) ; Brochet 2 (Ivanova et Svirskaya, 2009) ; Capucette de l'Atlantique (Bengtson, 1987) ; Esturgeon du Danube (Nathanailides, 2002) et carpe (la présente étude)..... 137

Liste des tableaux

Tableau I. Différentes appellations de l'individu qui sort de l'œuf (modifié d'après Korwin-Kossakowski, 2008).....	19
Tableau II. Termes appliqués aux poissons entre l'éclosion et le stade juvénile.....	19
Tableau III. Principaux changements accompagnant le passage du stade larvaire au stade juvénile (D'après Bruslé et Quignard, 2004).....	24
Tableau IV : Développements direct et indirect dans l'ontogénie saltatoire (Balon, 1990)	29
Tableau V. Comparaison des caractéristiques morphométriques et des performances des larves de brochet (expérience 1) en fonction du moment d'éclosion. n : nombre de larves ; ME1 : larves à éclosion précoce ; ME2 : larves à éclosion intermédiaire ; ME3 : larves à éclosion tardive ; CVetr : coefficient de variation de l'écart type résiduel ; Pui : puissance : a, b, c : lettres de signification ;* : différence significative ($p < 0,05$).	81
Tableau VI. Présentation globale des effets F (femelle), ME (moment d'éclosion), A (âge) et de leurs interactions sur les variables morphométriques et les performances mesurées chez les larves de brochet	83
Tableau VII. Comparaison des caractéristiques morphométriques et des performances des larves de carpe commune (expérience 1) en fonction du moment d'éclosion n : nombre de larves ; CVetr : coefficient de variation de l'écart type résiduel ; Pui : puissance : a, b, c : lettres de signification ;* : différence significative ($p < 0,05$).....	99
Tableau VIII. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et de leurs interactions sur les variables morphométriques chez les larves de carpe commune (expérience 2).....	100
Tableau IX. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et des interactions (moment d'éclosion * âge) et (femelle * moment d'éclosion) sur le taux de cendres (% PS), le taux de protéines (% PS) et la valeur calorique ($J\ mg^{-1}\ PS$) des tissus, du vitellus et de la larve entière (ANOVA). F : femelle, ME : moment d'éclosion, PS : poids sec, S : significatif, NS: non significatif, $P < 0,05$	116
Tableau X. Effets de la femelle (F), du moment d'éclosion (ME), de l'âge (A) et des interactions ME*A et F*ME sur la composition biochimique du corps et du sac vitellin chez les larves de brochet	118
Tableau XI. Effet du moment d'éclosion sur le temps pour atteindre le poids et la valeur énergétique maximaux des tissus (TMT) et le poids sec et la valeur énergétique des tissus au TMT chez les larves de brochet. PS : poids sec ; VE : valeur énergétique ; ME : moment d'éclosion ; CVetr : coefficient de variation de l'écart type résiduel, Pui :	

puissance. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 126

Tableau XII. Effet du moment d'éclosion sur l'efficacité d'utilisation de l'énergie absorbée du vitellus (K1) chez les larves de brochet en fonction du moment d'éclosion. PS : poids sec ; VE : valeur énergétique ; ME : moment d'éclosion ; CV_{etr} : coefficient de variation de l'écart type résiduel, Pui : puissance. Les moyennes ajustées suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p < 0,05$)..... 127

Abstract

Based on the analysis of 11 and 8 morphometric variables of body and yolk sac for pike and common carp larvae, we have shown the existence of a significant hatching time effect dependent on the species. For pike, early hatched larvae have a smaller body size at hatch, faster growth rate and higher yolk use efficiency than late hatched ones. In carp, the initial morphometry of larvae at hatch is more homogenous but growth rate was higher in early late hatched larvae compared to larvae hatched earlier.

At hatch, the body of early hatched pike larvae was smaller (total length: 8.1 mm HT1 vs 9.5mm HT3 ; $p < 0.05$), their tissues were less abundant (dry weight 0.25 mg ind⁻¹ HT1 vs 0.32 mg ind⁻¹ HT3 ; $p < 0.05$) less energetic (5.98 J. ind⁻¹ HT1 vs 8.,46 J. ind⁻¹ HT3 ; $p < 0.05$) with less protein content (0.17 mg ind⁻¹ HT1 vs 0.22 mg ind⁻¹ HT3; $p < 0,05$) but yolk was more important (poids sec 1.44 mg ind⁻¹ HT1 vs 1.33 mg ind⁻¹ HT3; $p < 0.05$) more energetic (38.55 J. ind⁻¹ HT1 vs 36.29 J. ind⁻¹ HT3 ; $p < 0.05$) with higher protein content (0.98 mg ind⁻¹ HT1 vs 0.90 mg ind⁻¹ HT3; $p < 0.05$) compared to larvae hatched at the end of the hatching period (ME3).

Keywords: pike, carp, hatching time, morphology, growth, metabolic efficiency.

