



HAL
open science

**Influence de facteurs abiotiques, la photopériode et
l'intensité lumineuse, sur la survie et la croissance de
larves, post-larves et juvéniles de perche commune *Perca
fluviatilis***

Stéphane Jourdan

► **To cite this version:**

Stéphane Jourdan. Influence de facteurs abiotiques, la photopériode et l'intensité lumineuse, sur la survie et la croissance de larves, post-larves et juvéniles de perche commune *Perca fluviatilis*. Biologie animale. Institut National Polytechnique de Lorraine, 1999. Français. NNT : 1999INPL117N . tel-01749916

HAL Id: tel-01749916

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749916v1>

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 : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.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>

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

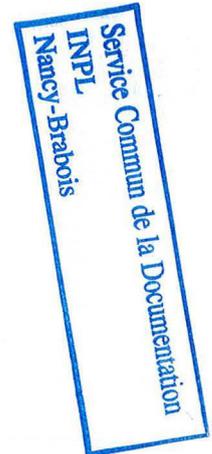
**Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires
Laboratoire de Sciences Animales**

[M] 1993 JOURDAN, St.

THÈSE
présentée à
l'Institut National Polytechnique de Lorraine

en vue de l'obtention du
DOCTORAT de l'INPL
par

Stéphane Jourdan



**INFLUENCE DE FACTEURS ABIOTIQUES, LA PHOTOPÉRIODE ET
L'INTENSITÉ LUMINEUSE, SUR LA SURVIE ET LA CROISSANCE DE
LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE PERCHE COMMUNE *PERCA
FLUVIATILIS L.***

Soutenue publiquement le mardi 9 novembre 1999 devant la commission d'examen

Membres du jury

Jean **Brun-Bellut** (Directeur de thèse, Président du jury)
Charles **Mélard** (Rapporteur)
Pierre **Luquet** (Rapporteur)
Patrick **Kestemont** (Examineur)
Thierry **Boujard** (Examineur)
Pascal **Fontaine** (Examineur)

ECOLE DOCTORALE BIOLOGIE ET SANTE DE NANCY

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

1	INTRODUCTION	7
2	SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	11
2.1	LUMIÈRE ET PERCEPTION PHYSIQUE DE L'ENVIRONNEMENT PAR LES POISSONS	11
2.1.1	<i>Caractéristiques de la lumière dans le milieu aquatique</i>	<i>11</i>
2.1.2	<i>Les organes photosensibles chez les poissons téléostéens</i>	<i>12</i>
2.2	INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LE COMPORTEMENT ET LES RYTHMES ALIMENTAIRES, LA SURVIE ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE POISSON TÉLÉOSTÉEN	18
2.2.1	<i>Durée du jour, alimentation et développement des larves</i>	<i>18</i>
2.2.2	<i>Rôle de la photopériode sur l'alimentation et la croissance des juvéniles et adultes de poisson téléostéen</i>	<i>21</i>
2.2.3	<i>Influence de la photopériode sur les rythmes alimentaires des juvéniles de poisson téléostéen</i>	<i>24</i>
2.3	INFLUENCE DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE ET DU CONTRASTE SUR LE COMPORTEMENT ET LES RYTHMES ALIMENTAIRES, LA SURVIE ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE POISSON TÉLÉOSTÉEN	28
2.3.1	<i>Influence de l'intensité lumineuse et du contraste sur la distance de réaction et l'efficacité alimentaire, la survie, la croissance et le développement des larves</i>	<i>28</i>
2.3.2	<i>Influence de l'intensité lumineuse et du contraste sur le comportement alimentaire des juvéniles et des adultes</i>	<i>35</i>
2.4	INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES LARVES, JUVÉNILES ET ADULTES DE PERCHE	39
2.4.1	<i>En milieu naturel</i>	<i>39</i>
2.4.2	<i>En élevage</i>	<i>41</i>
3	ETUDE EXPÉRIMENTALE	46
3.1	INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE SUR LA SURVIE, LA CROISSANCE ET L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES LARVES ET POST-LARVES DE PERCHE	47
3.1.1	<i>Introduction</i>	<i>47</i>
3.1.2	<i>Matériel et méthodes</i>	<i>47</i>
3.1.3	<i>Résultats</i>	<i>54</i>
3.2	INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE SUR LA SURVIE, LA CROISSANCE ET SA VARIABILITÉ, LES RYTHMES ALIMENTAIRES DES JUVÉNILES DE PERCHE	61
3.2.1	<i>Introduction</i>	<i>61</i>
3.2.2	<i>Matériel et méthodes</i>	<i>61</i>
3.2.3	<i>Résultats</i>	<i>70</i>

4	DISCUSSION.....	78
4.1	INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA SURVIE, LE CANNIBALISME ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE PERCHE	78
4.1.1	<i>Première alimentation des larves.....</i>	78
4.1.2	<i>Sevrage des post-larves.....</i>	83
4.1.3	<i>Grossissement des juvéniles de perche.....</i>	88
4.2	RYTHMES ALIMENTAIRES ET VARIABILITÉ DE CROISSANCE DES JUVÉNILES DE PERCHE	96
4.2.1	<i>Effet des facteurs environnementaux sur les rythmes alimentaires des juvéniles de perche.....</i>	96
4.2.2	<i>Rythmes alimentaires et composition corporelle.....</i>	98
4.2.3	<i>Rythmes alimentaires et dimorphisme sexuel de croissance</i>	100
5	CONCLUSIONS.....	104
6	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	109

REMERCIEMENTS

Cette étude a été menée avec le soutien financier de la commission de l'Union Européenne, Agriculture and Fisheries (FAIR), dans le cadre du programme FAIR CT96-1572, intitulé « Etude des phénomènes de compétitions interindividuelles en relation avec la physiologie alimentaire et le comportement en élevage des poissons prédateurs ».

Ce document constitue l'aboutissement d'un travail commencé en novembre 1996. Au cours de ces trois années passées au sein du Laboratoire de Sciences Animales de l'École Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires - Institut National Polytechnique de Lorraine (ENSAIA-INPL), de nombreuses personnes m'ont permis de mener à bien la tâche qui m'était impartie.

Je tiens à remercier Monsieur Jean Brun-Bellut, Professeur à l'UHP-Nancy I, pour son encadrement. Je lui suis reconnaissant des perspectives qu'il m'a offertes, de son soutien et de ses conseils lors de la rédaction du document. Je remercie également M. François Laurent, Professeur au Laboratoire de Sciences Animales et Directeur de l'ENSAIA, et toute l'équipe de recherche, pour leur accueil au LSA. Je souhaite associer à ces remerciements Monsieur Pascal Fontaine, Maître de Conférences à l'UHP-Nancy I, pour l'aide et le soutien indéfectibles qu'il m'a apportés au cours des trois années écoulées. Je lui suis reconnaissant d'avoir accepté de me confier la responsabilité de ce projet. Son encadrement, sa disponibilité, sa confiance, son soutien lors de la rédaction et son amitié, m'ont également permis de mener cette étude à son terme. Je remercie vivement Monsieur Jean-Noël Gardeur, Maître de Conférences à l'IUT-UHP Nancy I, pour son aide dans la mise au point des modèles et dans la réalisation des traitements statistiques. Sa compétence, sa rigueur et son perfectionnisme m'ont été d'un grand secours.

J'adresse mes remerciements chaleureux aux partenaires scientifiques du projet de recherche européen, qui directement ou indirectement, ont tous contribué à ce travail. J'exprime toute ma gratitude à Monsieur Patrick Kestemont, Coordinateur du projet et Chargé de cours au Laboratoire d'Ecologie des Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix de Namur (Belgique),

pour l'aide apportée au cours du projet et pour avoir accepté de juger ce travail. A cette occasion, je me dois d'associer également, Messieurs Marc Houbart et Eric Vandeloise.

Monsieur Thierry Boujard, Directeur de Recherches à l'Institut National de Recherche Agronomique de Saint-Pée sur Nivelles, m'a apporté une aide importante par la réalisation des bilan Azote - Phosphore, et je suis honoré de sa présence parmi les membres du jury. De même, je suis reconnaissant des remarques constructives de Monsieur Charles Mélard, Maître de Conférences au Laboratoire de Démographie des Poissons et Aquaculture de l'Université de Liège (Belgique). Je suis heureux qu'il ait accepté de juger ce travail. Je remercie enfin Monsieur Michel Anthouard, Maître de Conférences à l'Université de Strasbourg, pour l'aide apportée lors de l'utilisation des nourrisseurs à la demande et dans l'exploitation des données relatives aux rythmes d'alimentation.

Je souhaite exprimer ma gratitude à Monsieur Pierre Luquet, directeur de la Station d'Hydrobiologie Lacustre (INRA) de Thonon-les-Bains, qui a accepté de juger mon travail en tant que rapporteur.

Je remercie également Monsieur Bruno Capdeville, pour la mise à disposition du matériel biologique (collecte des pontes du milieu naturel, transport des juvéniles utilisés au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse...). De même, je remercie Messieurs Christian Gillet, Chargé de Recherches à l'INRA de Thonon-les-Bains (Haute Savoie), Lakhdar Tamazouzt, gérant de pisciculture à Vaux-Varnimont (Meurthe et Moselle), et François Jacquemond, professeur au lycée agricole (section aquacole) de Poisy-Chavannod (Haute Savoie), pour l'apport du matériel biologique utilisé lors de ce travail.

J'associe à ses remerciements Monsieur Denis Terver, Maître de Conférences à l'Université Henri Poincaré Nancy I, Directeur du Musée de Zoologie et de l'Aquarium Tropical, Monsieur André Georges, Professeur émérite, et l'ensemble du personnel du Musée et Aquarium de Nancy, pour leur gentillesse et leur soutien lors de ma présence à l'aquarium. Je tiens à remercier plus particulièrement Monsieur Rémi Bienfait pour le support technique apporté dans l'aménagement des structures expérimentales et Monsieur Bruno Alenda, pour son amitié et son aide dans la réalisation des illustrations. Mes remerciements s'adressent également à l'ensemble du personnel du Laboratoire de Sciences Animales, notamment à Madame Liliane Laurent pour l'aide apportée dans la gestion administrative.

Je remercie tous mes collègues du laboratoire, qui ont achevé leur thèse, Monsieur Isdy Sulisty, ou qui la débutent, Messieurs Hervé Migaud et Nicolas Mathis, pour leurs contributions, leur bonne humeur et leurs encouragements. Je tiens également à remercier Monsieur Laurent Fordoxcel pour sa compétence technique, qui s'est avérée indispensable tout au long de ce travail. Je remercie l'ensemble des stagiaires du laboratoire qui m'ont aidé au cours du projet, et plus spécialement Monsieur Thierry Desmoulins et Mademoiselle Laurence Kopfer, pour leur contribution directe aux expériences.

Enfin, que Laurence, l'ensemble de ma famille et plus spécialement ma sœur et mes parents, soient convaincus, qu'ils sont à l'origine de la motivation qui m'a animée durant ce travail.

Tableau 1. Position systématique de la perche (Collette *et al.* 1977, Craig 1987, Fiogbé 1996).

Règne :	ANIMALIA
Phylum :	CHORDATA
Subphylum :	CRANIATA
Super-Classe :	GNATOSTOMA
Grade :	PISCES
Classe :	OSTEICHTHYES
Sous-Classe :	ACTINOPTERYGII
Infra-Classe :	NEOPTERYGII
Division :	HALECOSTOMI
Subdivision :	TELEOSTEI
Infra-Division :	EUTELEOSTEI
Superordre :	ACANTHOPTERYGII
Ordre :	PERCIFORMES
Sous-Ordre :	PERCOIDEI
Famille :	PERCIDAE
Sous-Famille :	PERCINAE
Tribu :	PERCINI
Genre :	<i>Perca</i>
Espèce :	<i>Perca fluviatilis</i>

1 INTRODUCTION

La perche commune *Perca fluviatilis* L., poisson de la famille des Percidae (tableau 1), est une des espèces dulçaquicoles les plus répandues dans les eaux continentales (Craig 1987). La perche présente une grande plasticité écologique (Collette *et al.* 1977, Thorpe 1977 b, Craig 1987) : elle tolère des salinités de l'ordre de 10 ‰, ce qui explique son abondance dans les eaux légèrement salées des estuaires et dans la mer Baltique (Collette *et al.* 1977), s'adapte à un large spectre thermique (- 4°C à + 29°C ; Hokanson 1977) et se caractérise par son opportunisme alimentaire (Collette *et al.* 1977, Craig 1987). De ce fait, la distribution de la perche couvre la majorité des eaux tempérées de l'hémisphère Nord (Collette *et al.* 1977) ; cette espèce a aussi été introduite au Maroc (Tamazouzt *et al.* 1993), en Afrique du Sud (Craig 1987), en Australie et en Nouvelle-Zélande (Jellyman 1980). La perche présente par ailleurs de nombreuses similitudes morphologiques, physiologiques et écologiques avec la perchaude, *Perca flavescens* (Thorpe 1977 b, Collette *et al.* 1977), qui peuple les eaux nord-américaines. Deux critères, anatomique (position de l'os pré-dorsal ; Thorpe 1977 a) et génétique (Marsden *et al.* 1995), ont permis de montrer que la perche commune et la perchaude étaient deux espèces distinctes.

Comme la perchaude, la perche présente un vif intérêt sur le plan de la pêche sportive (Pollet 1978) et de la gastronomie (Tamazouzt *et al.* 1993, Sulistyo 1998) ; elle est très prisée en France et en Europe pour la délicatesse et la couleur de sa chair. La qualité de sa chair (faible teneur en graisses, rendement au filetage supérieur à 40 %) rend la perche très attractive pour la transformation et la consommation (tableau 2 ; Tamazouzt *et al.* 1993). Son exploitation halieutique dans le cadre de la pêche professionnelle intensive de lacs ou de fleuves lui confère une importance capitale dans l'économie de certaines régions (Tamazouzt *et al.* 1993, Jourdan 1995). La perche fait également l'objet d'une production aquacole en polyculture d'étangs, en tant que carnassier d'accompagnement (Tamazouzt *et al.* 1993), notamment en Lorraine (10 tonnes par an) et dans plusieurs pays de l'Europe de l'Est. Depuis la fin des années 1970, la dégradation de la qualité de l'environnement aquatique et un effort de pêche inadapté ont conduit à une diminution des stocks halieutiques (Tamazouzt *et al.* 1993). De plus, la perche présente une grande variabilité inter-annuelle dans le recrutement liée aux facteurs environnementaux. De ce fait, le marché de consommation de la perche est déséquilibré avec une demande forte sur les marchés traditionnels et une offre insuffisante (Goubier 1990,

Tableau 2. Les différentes formes de consommation de la perche en Europe (Tamazouzt et al. 1993).

Régions ou pays	Taille / Poids des perches	Type de produit
Lorraine, Lac du Bourget	5 – 10 g	Poisson entier (friture)
Suisse romande, Haute-Savoie	80 – 100 g	Petit filet avec la peau (15 g)
Suisse alémanique, Autriche	150 – 200 g	Filet de taille moyenne avec ou sans la peau (40 g)
Norvège	150 – 200 g	Poisson entier
Suède, Finlande	> 25 cm	Grand filet ou poisson entier
Alsace	< 300 g	Poisson entier
Lorraine, Belgique, Luxembourg	300 – 400 g	Grand filet (100 – 120 g) ou poisson entier

Tableau 3. Facteurs qui peuvent engendrer la bimodalité de croissance (Huston et DeAngelis 1987).

	<i>Non interactifs</i>	<i>Interactifs</i>
<i>Inhérents à l'espèce</i>	Dimorphisme sexuel Variations génétiques Limites max. de taille	Changement sexuel Transitions matures / immatures Changements morphologiques
<i>Imposés (élevage)</i>	Hétérogénéité temporelle Date d'éclosion Cohortes Température Hétérogénéité spatiale Facteurs abiotiques Disponibilité alimentaire / taille Température Mortalité Prédation Facteurs densité indépendants	Compétition Symétrique Asymétrique Mortalités Cannibalisme Facteurs densité dépendants

Tamazouzt *et al.* 1993). La perche pourrait en outre générer de nouveaux marchés, tant pour le repeuplement des cours d'eau que pour la consommation.

De ce fait, et face aux difficultés actuelles de la filière salmonicole nationale, la perche présente un grand attrait en terme de diversification de la production. Elle a été récemment décrite comme une nouvelle espèce pour l'aquaculture intensive (Tamazouzt *et al.* 1993, Kestemont et Dabrowski 1996). En terme de production, le développement d'une filière aquacole *perche* telle que cela est souhaité localement par la Filière Lorraine d'Aquaculture Continentale (FLAC), dépend de la maîtrise complète du cycle de développement. Or, des points de blocage demeurent. Ainsi, à l'heure actuelle, la maîtrise de la reproduction de la perche est incomplète ; malgré les avancées récentes dans la connaissance des facteurs gouvernant la reproduction de la perche, notamment les fluctuations hormonales (Sulistyo *et al.* 1998, Sulistyo 1998), l'obtention de pontes hors saison de qualité n'est pas encore possible.

Par contre, les développements récents dans l'élevage larvaire (Kestemont *et al.* 1996, Fiogbé 1997, Tamazouzt *et al.* 1998, Vlavonou *et al.* 1999, Tamazouzt *et al.* 1999), le sevrage des post-larves (Mélard *et al.* 1995, Fiogbé 1996) et le grossissement à forte densité des juvéniles de perche (Mélard *et al.* 1996) permettent d'envisager une production intensive de l'espèce à l'échelle commerciale. Il ressort néanmoins de la plupart des travaux qu'une forte variabilité de croissance de la perche, également observée en milieu naturel au sein d'une même cohorte (nanisme ; Chodorowski 1975, Hoestland 1980, Boujard 1987, Craig 1987), existe dans les élevages de perche (Mélard *et al.* 1995). Elle s'accompagne de mortalités significatives liées au cannibalisme (Mélard et Philippart 1984) et à l'agressivité notamment durant les premiers stades de développement (Kestemont *et al.* 1995). On désigne par cannibalisme « l'acte de tuer et de consommer tout ou partie d'un individu de même espèce, quel que soit son stade de développement. C'est une forme spéciale de prédation, qui, au niveau évolution pose d'intrigantes questions et qui intervient dans la régulation densité - dépendante de l'abondance des populations ». Il peut entraîner des pertes économiques importantes en aquaculture (Smith et Reay 1991).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la variabilité de croissance intra-cohorte (tableau 3, Huston et DeAngelis 1987). Il est suggéré que l'hétérogénéité de taille découle principalement de fortes variations dans la prise alimentaire (Koebele 1985). Chez la perche, il a ainsi été démontré que

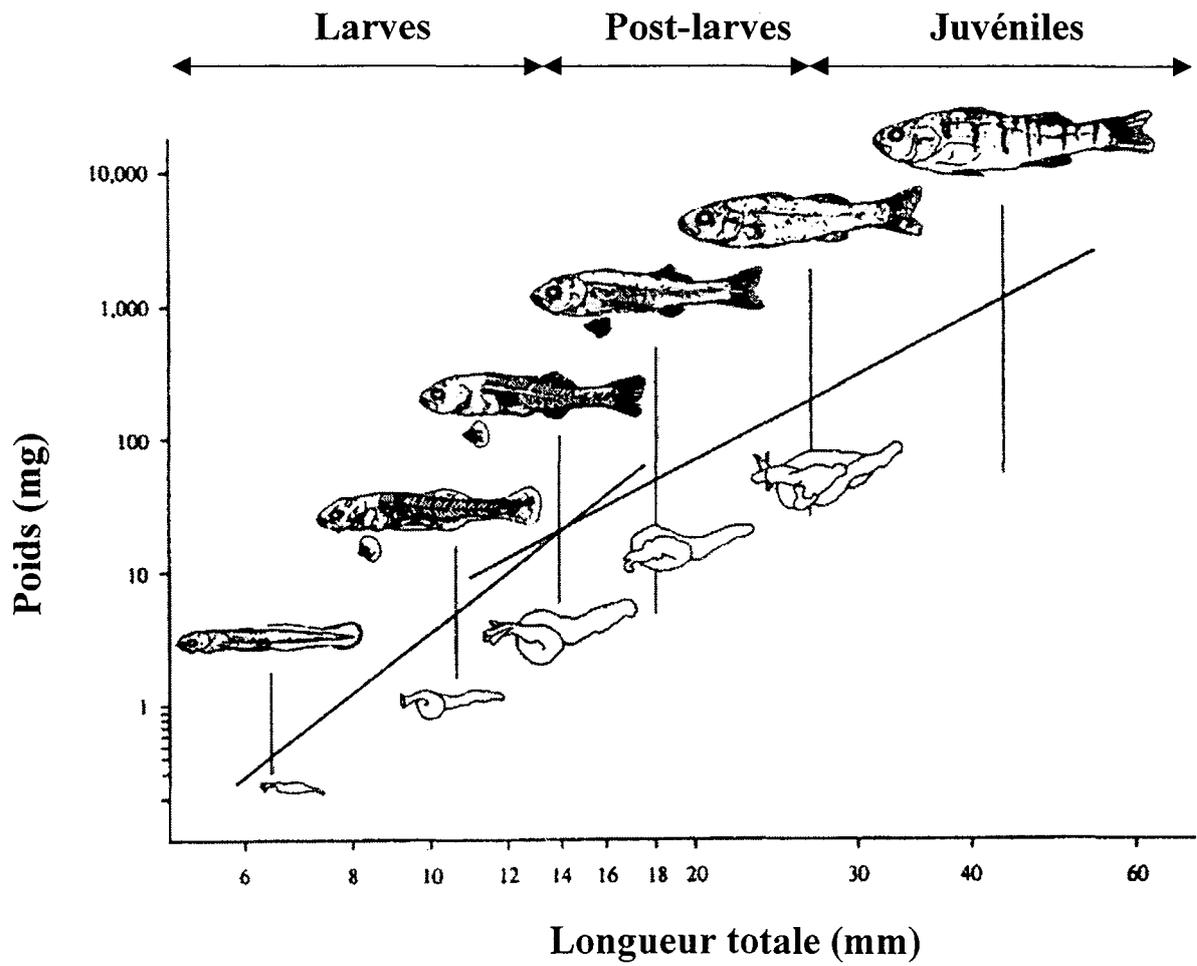


Figure 1. Relation allométrique de la croissance taille – poids chez la perchaude *Perca flavescens* L. et description des stades physiologiques avec représentation du poisson et du système digestif (Dabrowski *et al.* 1993).

le taux de rationnement (Fontaine *et al.* 1997 b), la composition de l'aliment (Fiogbé *et al.* 1996), la fréquence d'alimentation (Mélard *et al.* 1996) et le mode de distribution de la ration alimentaire (Fontaine *et al.* 1997 a, Anthouard et Fontaine 1998) influencent significativement la variabilité de croissance et le cannibalisme. De même, l'hétérogénéité de croissance peut être la conséquence de l'effet de variables de population comme l'hétérogénéité initiale de taille (Brabrand 1995, Vlavonou *et al.* 1999), la densité (Mélard *et al.* 1996), les interactions sociales et le dimorphisme sexuel de croissance (Fontaine *et al.* 1997 b). Les structures d'élevage (Fontaine *et al.* 1996 a) ou la température (Mélard *et al.* 1995, 1996, 1997) influencent également la variabilité de croissance.

Un projet européen FAIR CT96-1572 visant à limiter la variabilité de croissance et le cannibalisme de la perche en élevage a été mis en place dans le cadre d'une collaboration entre plusieurs équipes de recherche, belges (Universités de Liège et de Namur) et françaises (Universités de Strasbourg et de Nancy, INRA Saint-Pée sur Nivelles). Ce projet, intitulé « Etude des phénomènes de compétitions inter-individuelles en relation avec la physiologie alimentaire et le comportement en élevage des poissons prédateurs », a pour objectif de mieux comprendre comment plusieurs variables (de population, alimentaires ou environnementales) affectent les mécanismes qui facilitent l'émergence de la compétition inter-individuelle et modulent son intensité.

La problématique de ce travail, contribution du Laboratoire de Sciences Animales au projet, est d'étudier l'influence de deux facteurs environnementaux, la photopériode et l'intensité lumineuse, sur la survie, la croissance et la variabilité de croissance chez la perche eurasienne, élevée en circuit fermé à différents stades physiologiques de développement (figure 1) :

- larve : la période larvaire s'étend de l'éclosion jusqu'à une taille d'environ 14 mm. Elle correspond à une période où le développement des organes visuels et digestifs est incomplet (Kestemont *et al.* 1996)
- post-larve : les post-larves (14-24 mm) présentent un tube digestif bien différencié avec un estomac fonctionnel ; à ce stade, les post-larves sont capables de digérer un aliment composé (Fiogbé 1996, Vlavonou 1996). En terme de pigmentation, de développement des organes visuels, digestifs ou excréteurs, la différenciation est encore incomplète (Vlavonou 1996). A la fin de ce stade, on parle de métamorphose (Wahl *et al.* 1993)
- juvénile : les juvéniles présentent toutes les caractéristiques de l'adulte mais sont sexuellement immatures.

Dans la première partie de ce travail, une synthèse bibliographique décrit l'influence de la lumière sur les poissons téléostéens. Les principaux organes photorécepteurs sont succinctement présentés. Puis, les effets de la lumière, en terme de spectre, d'intensité et de durée (photopériode), sont décrits pour les différents stades de développement des poissons téléostéens. Enfin, l'état des connaissances actuelles sur les effets de la lumière chez les Percidés, notamment le doré jaune *Stizostedion vitreum*, la perchaude et la perche, est réalisé.

La deuxième partie présente les résultats de l'étude expérimentale où les effets de la photopériode et de l'intensité lumineuse sont déterminés. Volontairement, les données sur les larves et post-larves d'une part, et les juvéniles d'autre part, sont dissociées, car les structures expérimentales et les méthodologies diffèrent sensiblement. Pour les larves et les post-larves, cette étude a pour objet de déterminer les valeurs optimales de photopériode et d'intensité lumineuse, permettant d'améliorer la prise alimentaire. D'une gestion correcte de l'alimentation des larves dépendent en effet la survie et la croissance, mais aussi l'intensité des phénomènes agressifs et du cannibalisme. Pour les juvéniles élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande, l'investigation des effets de la lumière est effectuée en reliant les résultats zootechniques aux données comportementales (rythmes alimentaires) et physiologiques (efficacité alimentaire, bilan azote - phosphore).

Dans la quatrième et dernière partie, l'influence des facteurs environnementaux (photopériode et intensité lumineuse) sur la survie, la croissance et la variabilité de croissance est discutée ; des critères de choix sont établis en relation avec l'objectif initial, la limitation de la variabilité de croissance. Pour les phases juvéniles, la discussion générale s'intéresse également à l'influence des facteurs environnementaux sur les rythmes d'alimentation afin de proposer des alternatives pour une meilleure gestion de l'aliment en perculture.

Enfin, la conclusion présente les limites du travail réalisé ; un élargissement des perspectives de recherche et de développement en matière de perculture est proposé.

2 SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Les poissons sont des organismes hétéothermes ; beaucoup d'espèces modulent leur comportement, notamment alimentaire, en fonction de l'amplitude des variations, même infimes, de la température de l'eau, tant chez les larves que chez les juvéniles (Blaxter 1992, Anthouard *et al.* 1993, Boujard *et al.* 1996). Les autres stimuli environnementaux qui influent sur les organismes aquatiques sont la lumière, les modifications mécaniques, les stimuli électriques et un ensemble de substances chimiques (Britz et Pienaar 1992, Bone *et al.* 1995, Kolkovski *et al.* 1997 a). Fry (1947) in Blaxter (1992) regroupe les effets des facteurs environnementaux sur les poissons en cinq catégories :

- létaux (détruit les organismes) ; cette catégorie comprend les phénomènes sous-létaux, moins sévères,
- contrôlant (modifie le métabolisme, suscite des réponses physiologiques et des modifications du comportement),
- dirigeant (provoque une réponse stimulante d'orientation),
- limitant (restreint l'activité et la distribution), et
- masquant (interagit avec d'autres variables environnementales).

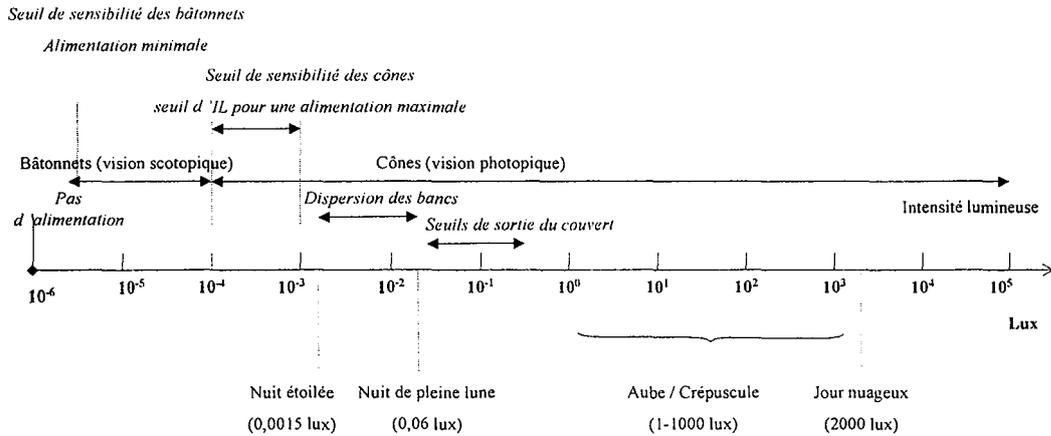
Dans le cadre de ce travail et pour reprendre la terminologie de Fry (1947), nous nous intéresserons principalement aux effets "dirigeant" et "contrôlant" de la lumière, dont l'amplitude des variations sera exprimée en terme de durée (photopériode), de couleur (spectre) ou de flux photonique (intensité lumineuse).

2.1 LUMIÈRE ET PERCEPTION PHYSIQUE DE L'ENVIRONNEMENT PAR LES POISSONS

2.1.1 Caractéristiques de la lumière dans le milieu aquatique

Quand le flux lumineux traverse la surface de l'eau, il est absorbé différemment suivant la couleur spectrale, l'intensité lumineuse et les propriétés du milieu. Une partie de la lumière irradiante est réfléchiée à la surface de l'eau ; pour la lumière pénétrante, le flux de photons décroît de manière exponentielle avec la profondeur (Aksnes et Giske 1993, Jobling 1995, Bone *et al.* 1995). Cette absorption est d'autant plus forte que des molécules dispersantes sont présentes (matières organiques, solubles ou insolubles, bactéries, phytoplancton, macro - algues

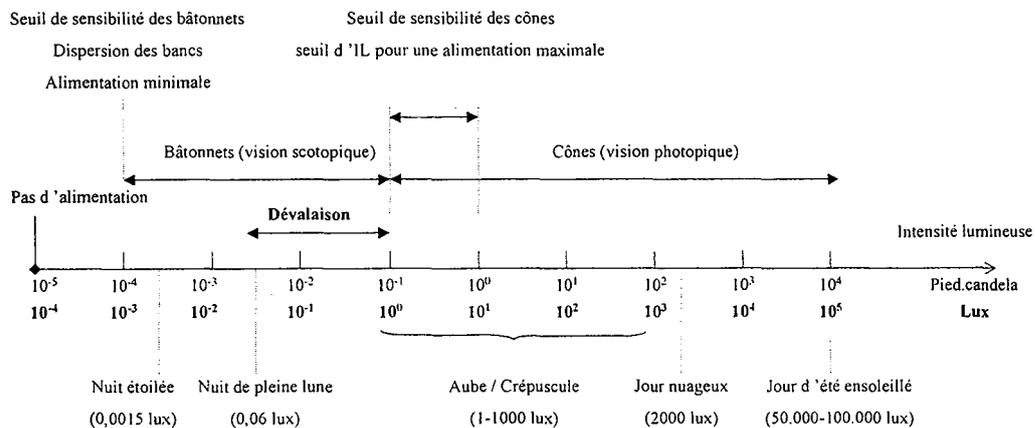
Réponses du vairon



Harden-Jones 1956

Figure 2. Réponses comportementales du vairon *Phoxinus phoxinus* en fonction des variations nyctémérales de l'intensité lumineuse (Harden-Jones 1956).

Réponses de juvéniles d '*Oncorhynchus* sp.



Ali 1959

Figure 3. Réponses comportementales de juvéniles de saumons du Pacifique *Oncorhynchus* sp. en fonction des variations de l'illumination et du développement rétinien (Ali 1959).

et plantes) et elle est importante pour les couleurs violet et bleu du spectre lumineux (Otten 1981, Bone *et al.* 1995, Losey *et al.* 1999). En milieu dulçaquicole, la couleur dominante du spectre est, soit le vert - jaune à 540 - 560 nm, soit le rouge (> 600 nm) en cas de présence d'acides humiques (Bone *et al.* 1995). Dans ces milieux (marais, ruisseaux ou lacs), la quasi - totalité du flux de lumière est absorbée dès les 2 à 3 premiers mètres (Dabrowski et Jewson 1984). De plus, le flux de photons qui atteint la surface de l'eau va varier suivant le moment de la journée et décroître de manière importante en fonction de la couverture nuageuse (figures 2 et 3, Harden-Jones 1956, Ali 1959, Dabrowski 1982 a et b, Dabrowski et Jewson 1984, Contor et Griffith 1995, Valdimarsson *et al.* 1997, Young 1999).

2.1.2 Les organes photosensibles chez les poissons téléostéens

2.1.2.1 Organisation structurale de l'œil de poisson

Le rayon lumineux incident passe au travers de la cornée puis de la lentille (figure 4) qui, associées, jouent le rôle de filtre dans la transmission de la lumière ; la lentille et la cornée sont transparentes pour la plupart des espèces (Otten 1981, Jobling 1995, Bone *et al.* 1995). Cependant, la lentille et la cornée de la perche ont la particularité de posséder des pigments jaunes (Ali *et al.* 1977, Sroczynski 1979, Otten 1981, Cameron 1982). La sensibilité spectrale de ces pigments caroténoïdes a été révélée par Cameron (1982) avec 1 pic d'absorption à 405 nm pour la lentille et 3 pics d'absorption à 435, 455 et 485 nm pour la cornée. Leur rôle principal serait d'atténuer la lumière des longueurs d'onde inférieures à 500 nm, afin d'augmenter l'acuité visuelle (Otten 1981, Bone *et al.* 1995).

La lumière qui pénètre au sein de la lentille est mise au point par de légers mouvements vers l'arrière ou l'avant de la lentille, sous l'action d'un muscle rétracteur. Lorsque la lumière a traversé la lentille et le milieu pré-rétinien, elle est réfléchiée sur les tissus rétiniens et choroïdiens (Bone *et al.* 1995). La choroïde a la double fonction de nourrir la rétine et d'absorber ou de réfléchir le rayon lumineux incident vers la rétine (rétine inversée). Chez certaines espèces, au sein de la rétine, une structure réfléchissante, le *tapetum lucidum*, a été révélée. Composée de rectangles granuleux lipidiques, elle permet au poisson de repérer les proies sous des intensités lumineuses très faibles (chez le sandre et les dorés, *Stizostedion* sp., Zyznar et Ali 1975, Ali *et al.* 1977 et chez le bar *Dicentrarchus labrax*, Mani-Ponset *et al.* 1993).

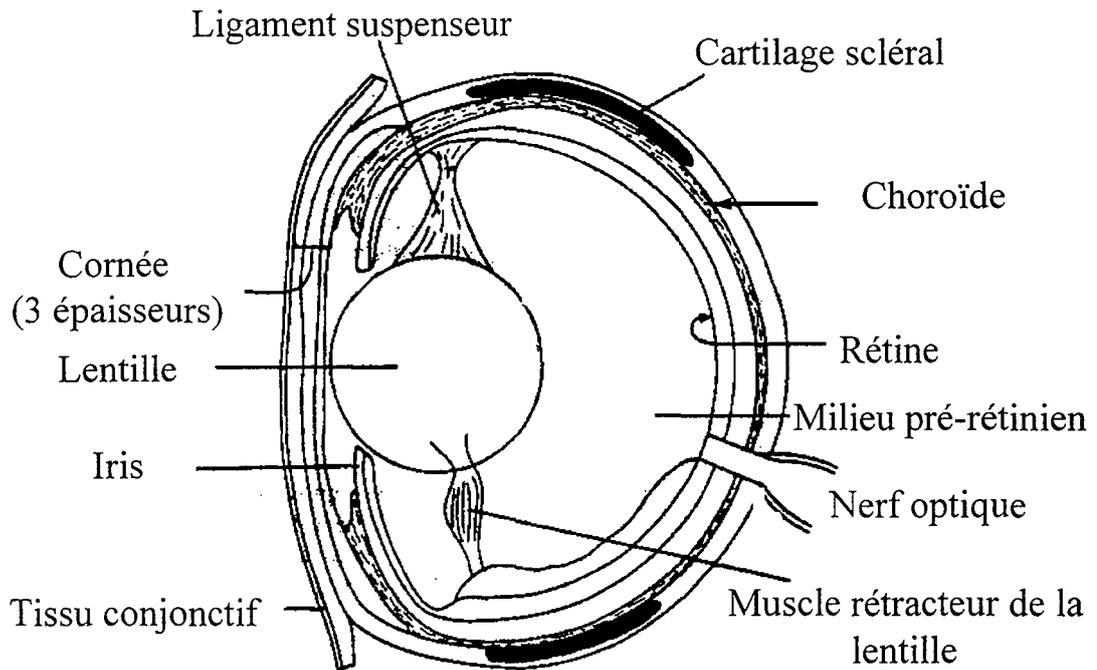


Figure 4. Représentation schématique d'un œil de poisson téléostéen en section transverse montrant les structures générales (Bone *et al.* 1995).

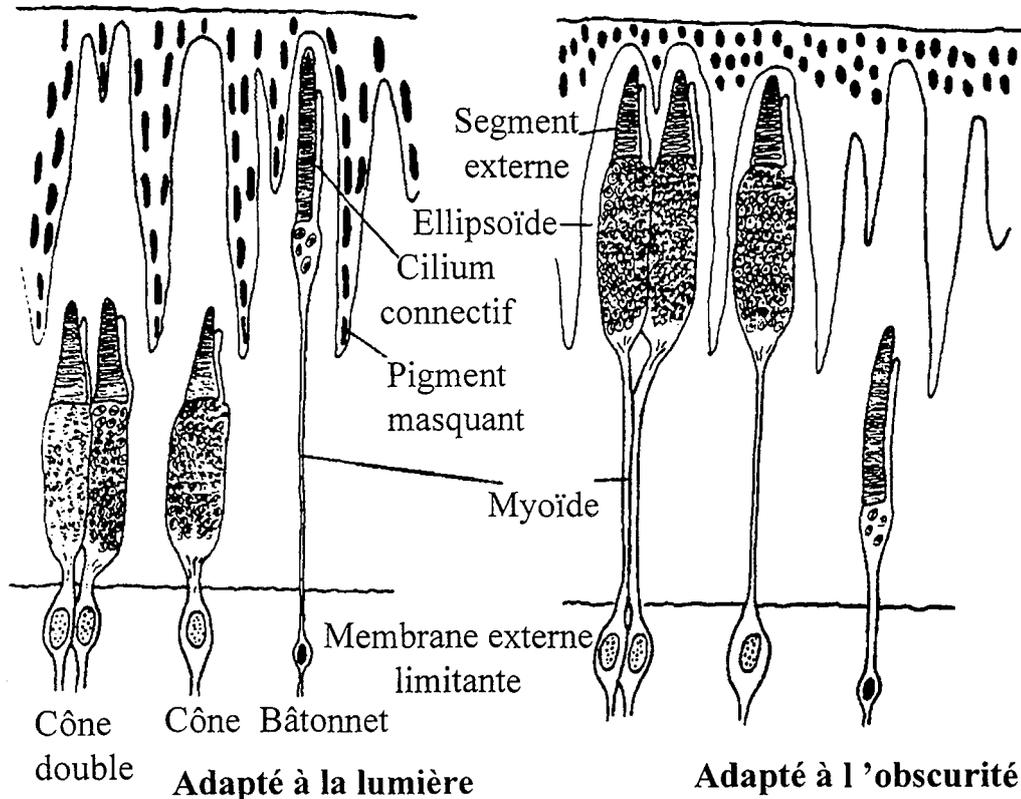


Figure 5. Représentation schématique des réponses rétinomotrices chez un poisson téléostéen (Jobling 1995).

2.1.2.2 Le principal organe photosensible : la rétine

Organisation fonctionnelle des structures histologiques au cours d'un cycle de développement

La rétine comprend à la fois des cellules réceptrices et des éléments neuronaux (Ali 1959, Engström et Ahlbert 1963, Bone *et al.* 1995). La rétine de la majorité des espèces de poissons téléostéens contient deux types de cellules réceptrices, les cônes et les bâtonnets ; la rétine de certaines espèces des grands fonds ne contient cependant que des bâtonnets (Bone *et al.* 1995, Jobling 1995).

Au cours du développement larvaire, les cônes jouent un rôle prépondérant dans la vision (Blaxter et Staines 1970). Le seuil de sensibilité photonique des cônes diminue avec le développement, c'est-à-dire le degré d'organisation et la densité des cônes (Ali 1959, Guma'a 1982). En effet, ces cônes s'organisent ensuite en structures répétitives, cônes doubles (Engström et Ahlbert 1963), triples ou quadruples (Ali 1971, Mani-Ponset *et al.* 1993, Flamarique et Hawryshyn 1996). Ces structures ne sont pas encore des unités fonctionnelles puisque chaque cône présente des pigments différents (tableau 4, Loew et Lythgoe 1978, Bowmaker 1990). L'acquisition au sein de la rétine de structures plus complexes d'intégration du flux lumineux, les mosaïques carrées, a lieu plus tardivement dans le développement (Engström et Ahlbert 1963, Mani-Ponset *et al.* 1993, Flamarique et Hawryshyn 1996). A ce stade, l'acuité visuelle est proche de celle de l'adulte (Mani-Ponset *et al.* 1993, Wahl *et al.* 1993). Les cônes sont divisés en population, chacune présentant des pigments visuels différents ; lorsque la mosaïque carrée est fonctionnelle (Engström et Ahlbert 1963, Bowmaker 1990, Bone *et al.* 1995), les cônes doubles (ou jumelés) contiennent un pigment adapté à l'irradiance de l'arrière plan alors que les cônes simples occupent une position où ils sont sensibles au bleu, ce qui permet une haute perception des couleurs à forte lumière (Loew et Lythgoe 1978). Beaucoup d'espèces de téléostéens d'eau douce présentent des pics d'absorption relatifs au vert et au rouge ; cet antagonisme d'action rouge - vert est responsable d'une discordance rétinienne d'absorption du bleu (Cameron 1982, Dearry et Barlow 1987, Boujard *et al.* 1992). Par ailleurs, chez les larves, les cônes présentent plusieurs pics d'absorption de l'intensité lumineuse, dont certains dans le spectre ultra-violet (Bowmaker 1990, Loew et Wahl 1991, Losey *et al.* 1999). Ce récepteur ultra-violet n'est pas retrouvé chez l'adulte et pourrait faciliter la détection par les larves de certaines proies (daphnies) qui ont des reflets dorsaux et latéraux dans l'ultra-violet, à un moment de la vie de l'individu où la probabilité de capture est faible (Loew *et al.* 1993). Ces pigments ultra-violet pourraient également intervenir dans la perception de la lumière polarisée (Jobling 1995, Losey *et al.* 1999).

Tableau 4. Absorption maximale des pigments visuels des bâtonnets et des différents cônes de poissons (d'après Loew et Lythgoe 1978).

a)

Habitat	Espèce	Bât.	Add.	Cent.	Simp.	Double		Jumelé		Auteurs
						Acc.	Prin.	Non id.	Id.	
EAU DE MER										
	Récif corallien									
	<i>Pomocentrus melanochir</i>	P501			P502			P502	P560	P502
	Zone côtière profonde									
	<i>Dendrochirus zebra</i>	P501		P440						P513
	<i>Trigla lucerna</i>	P502	P460	P530						P530
	<i>Eutrigla gurnardus</i>	P502	P460	P520						P520
	<i>Pleuronectes platessa</i>	P515	P450	P529						P529
	<i>Microstomus kitt</i>	P502	P465	P525						P525
	<i>Limanda limanda</i>	P502	P475	P527						P527
	<i>Clupea harengus</i>		P450	P520						P600
	Côte littorale									(1)
	<i>Crenilabrus melops</i>	520	505	535		525	555			
	<i>Blennius pholips</i>	515		535				500	570	
	<i>Spinachia spinachia</i>	510	445	555		532	590			
	<i>Gobius paganellus</i>	P512	P465		P565					P565
	<i>Gaidropsorus mediterraneus</i>	P512			P535					P535
	<i>Platicthys flesus</i>	P512	P465	P545						P545

Lorsque la lettre P n'est pas indiquée, la nature du pigment est incertaine. Bât. = bâtonnet, Add. = cône additionnel, Cent. = cône simple central de la mosaïque carrée, Simp. = cône simple, Acc. = cône accessoire du double cône, Prin. = cône principal du double cône, Id. = identique

(1) Blaxter (1968)

b)

Habitat	Espèce	Bât.	Add.	Cent.	Simp.	Double		Jumelé		Auteurs	
						Acc.	Prin.	Non id.	Id.		
EAU DOUCE											
	<i>Perca fluviatilis</i>	P540		P535						P615	Loew et Lythgoe 1978
	<i>Perca fluviatilis</i>	P540			P530					P617	Cameron 1982
	<i>Perca flavescens</i>	P550		P560						P630	Ali <i>et al.</i> 1977
	<i>Stizostedion vitreum</i>	P533		P560						P630	Ali <i>et al.</i> 1977
	<i>Stizostedion canadense</i>	P533		P560						P620	Ali <i>et al.</i> 1977
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	P525									Hawryshyn <i>et al.</i> 1982
	<i>Aequidens pulcher</i>	507						565	605	605	Loew et Lythgoe 1978
	<i>Tinca tinca</i>	P533			P454, P615, P533	P533	P615				Liebman 1973
	<i>Carassius auratus</i>	P522			P455, P625, P530	P530	P625				Stell et Hárosi 1976
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	P510 P540			P450 - P460 P500 - P523 P565 - P620	P500 - P523	P565 - P620				Loew et Dartnall 1976
	<i>Lepomis cyanellus</i>	P532		P540			P621				Dearry et Barlow 1987

Lorsque la lettre P n'est pas indiquée, la nature du pigment est incertaine. Bât. = bâtonnet, Add. = cône additionnel, Cent. = cône simple central de la mosaïque carrée, Simp. = cône simple, Acc. = cône accessoire du double cône, Prin. = cône principal du double cône, Id. = identique

Les bâtonnets sont des structures apparaissant postérieurement aux cônes dans l'ontogenèse, lors de la métamorphose, et sont surtout impliqués dans les phases scotopiques (Ali 1959, Blaxter et Staines 1970, Ali 1971, Guma'a 1982, Flamarique et Hawryshyn 1996). Leur densité augmente au cours du développement. Ainsi le ratio bâtonnets / cônes est de 1 : 1 à la fin du développement larvaire de la perche, atteint 4 : 1 à l'âge juvénile et 10 : 1 à l'état adulte (Guma'a 1982). Les bâtonnets sont efficaces à des lumières réduites mais avec une faible acuité visuelle et sans aucune distinction des couleurs (Deary et Barlow 1987). A la fois les cônes et les bâtonnets sont connectés au cerveau au travers des cellules bipolaires et ganglionnaires dont les axones passent le long du nerf optique (figure 5 ; Engström et Ahlbert 1963, Bone *et al.* 1995, Flamarique et Hawryshyn 1996).

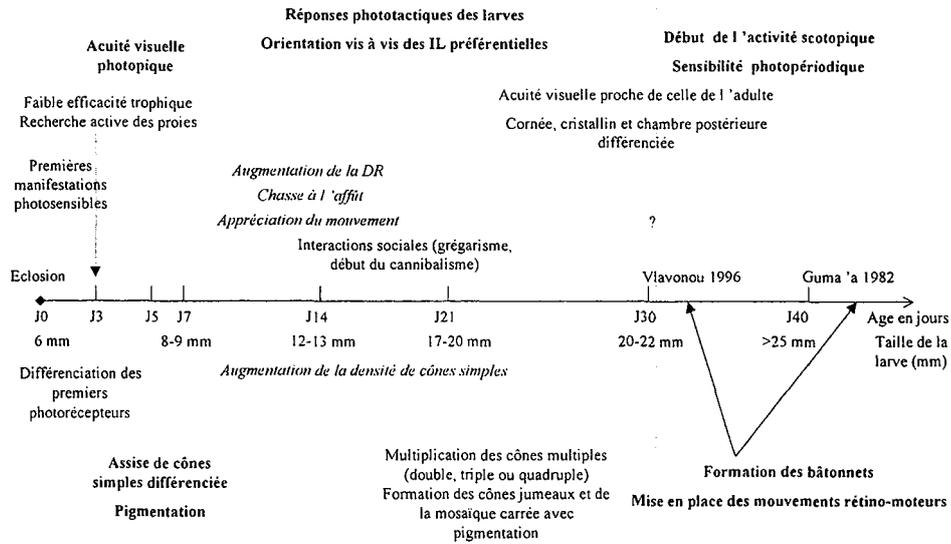
Les travaux de Loew et Lythgoe (1978) ont permis de montrer par microspectrophotométrie que les cônes et les bâtonnets présentent des pigments visuels dont la sensibilité diffère suivant l'organisation et l'espèce (tableau 4).

Les réponses rétino-motrices et la sensibilité à la photopériode

Les réponses rétino-motrices sont acquises plus tardivement au cours de l'ontogenèse et désignent les modifications du pigment épithélial rétinien (PER) permettant l'adaptation aux différentes conditions d'éclairement et donc à la photopériode (Ali 1971, figure 3). Les mouvements du PER s'accompagnent de variations de la longueur des cônes et des bâtonnets, de manière journalière (Deary et Barlow 1987). La longueur des cônes présente un pic à minuit (élongation) et un minimum en plein jour (contraction). Le rythme de variation de la longueur des bâtonnets est inverse. Seul le rythme des cônes est d'origine endogène car il se conserve en conditions arythmiques (obscurité totale, Deary et Barlow 1987).

Ali (1959) montre chez les saumons rouge *Oncorhynchus nerka*, rose *Oncorhynchus gorbuscha*, argenté *Oncorhynchus kisutch* et chien *Oncorhynchus keta* que les réponses rétino-motrices n'apparaissent que lors de l'émergence des alevins (première alimentation). Le PER est adapté à la lumière dès les premiers stades, mais la précision de la vision dépend de la complète adaptation des cônes à la lumière. Par ailleurs, les comportements migratoires, alimentaires et grégaires dépendent des valeurs seuils d'absorption des cônes, témoignant de la corrélation qui existe entre adaptations biologique et histologique des structures visuelles (Ali 1959, Sakakura et Tsukamoto 1996, Roo *et al.* 1999). La différenciation des bâtonnets correspond alors à une semi-adaptation à l'obscurité qui coïncide à la période de dévalaison (figure 3). De même, Wahl *et al.* (1993) relie l'acuité visuelle des perchaudes et leur comportement de migration dans des eaux démersales à des valeurs d'intensité lumineuse plus faibles : l'acuité visuelle augmente de

Comportement de la larve de perche

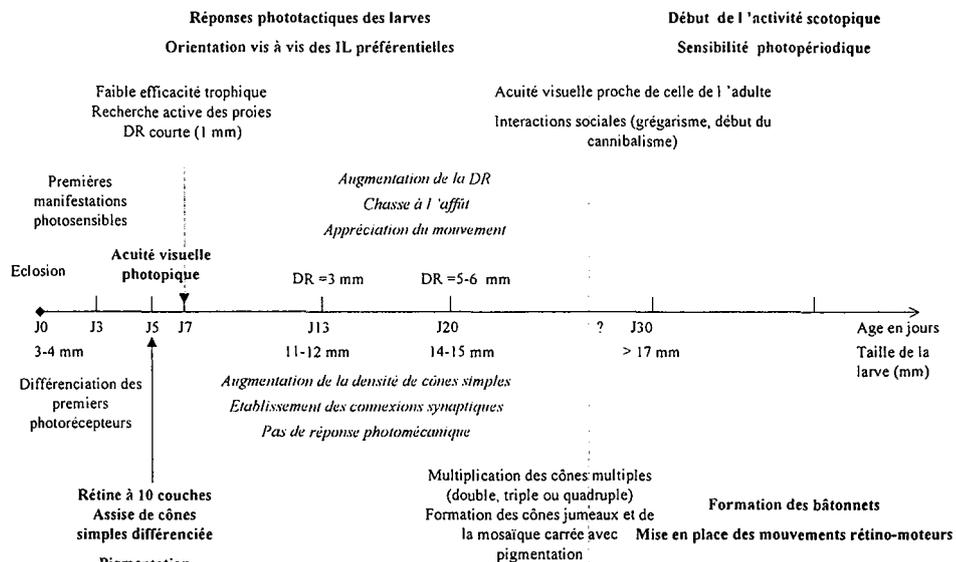


Développement rétinien

Complété d'après Otten 1981, Guma 'a 1982, Vlavenou 1996

Figure 6. Relation entre développement rétinien, comportement social et alimentaire de la larve de perche *Perca fluviatilis* L.

Comportement de la larve de bar



Développement rétinien

D'après Barnabé (1976), Katavic *et al.* (1989), Mani-Ponset *et al.* (1993)

Figure 7. Relation entre développement rétinien, comportement social et alimentaire de la larve de bar *Dicentrarchus labrax* L.

DR : Distance de réaction

manière exponentielle et la migration survient lorsque l'acuité visuelle devient maximale, c'est-à-dire voisine de celle rencontrée chez l'adulte (Wahl *et al.* 1993).

Relation entre développement rétinien et biologie de l'espèce

La distance de détection des proies est un corollaire de la distance de réaction (DR), mesure comportementale de l'acuité visuelle du poisson (« angle de séparation minimal à partir duquel un objet peut être perçu », Furnass 1979, Mills *et al.* 1984, Li *et al.* 1985, Aksnes et Giske 1993, Wahl *et al.* 1993). Cette conception repose sur le postulat de Helmholtz, selon lequel « l'acuité photopique est limitée par l'espacement intercône dans la mosaïque rétinienne ». La formule de Tamura citée par de nombreux auteurs (Northmore et Dvorak 1978, Rahmann *et al.* 1979, Otten 1981, Henderson et Northcote 1985, Zaunreiter *et al.* 1991, Wahl *et al.* 1993) permet de corréler l'acuité visuelle photopique du poisson et l'histologie de la rétine (densité de cônes):

$$\sin \alpha = 0,2 / (f \times \sqrt{n})$$

f = distance focale de la rétine

n = nb cônes / $0,1 \text{ mm}^2$

α = acuité visuelle photopique maximale ou angle de séparation minimal (ASM)

Cette formule relie l'augmentation de l'acuité visuelle avec l'âge du poisson et la croissance (Rahmann *et al.* 1979, Sroczynski 1979, Otten 1981, Guma'a 1982, Zaunreiter *et al.* 1991, Wahl *et al.* 1993). A l'éclosion, la rétine est peu différenciée avec des cônes simples. L'ontogenèse de l'œil s'accompagne de l'acquisition de cônes jumeaux et de mosaïques carrées ainsi que d'une augmentation de la taille de l'œil (donc de la lentille), ce qui entraîne l'augmentation du pouvoir de résolution. A l'état larvaire, l'acuité visuelle dépend de la densité de cônes. A l'état adulte, l'acuité visuelle dépend de la qualité des récepteurs et de leur structure (figure 6 ; Wahl *et al.* 1993). Mani-Ponset *et al.* (1993) réalisent une étude histologique précise de la rétine de bar en relation avec l'activité trophique et comportementale de l'espèce ; une chronologie associant le développement rétinien et l'évolution du comportement tant alimentaire que social peut ainsi être établie (figure 7).

La répartition et l'organisation des structures photosensibles au sein de la rétine sont en relation étroite avec l'écologie trophique de l'espèce. La rétine de nombreuses espèces de poissons se spécialise, avec une concentration rétinienne des cônes en relation avec l'axe principal d'alimentation (« *area temporalis* », Vilter 1950, Blaxter 1968 a, Browman *et al.* 1990, Jobling 1995). L'organisation et la densité respectives des cônes et des bâtonnets au sein de la rétine

permettent par ailleurs de justifier des différences écologiques entre espèces sympatriques (Engström et Ahlbert 1963, Van der Meer et Anker 1984, Henderson et Northcote 1985, 1988). Il est possible de déterminer le seuil photopique de sensibilité rétinienne au contraste (Northmore et Dvorak 1978, Anthony 1981). Le contraste rétinien apparent peut être défini par la différence entre la radiance d'un objet (proie) et son arrière plan en milieu contrôlé (Hinshaw 1985) ou naturel (Aksnes et Giske 1993, Thetmeyer et Kils 1995). Les spectres d'absorption des pigments visuels des espèces d'eaux douces ne sont pas adaptés au spectre de lumière disponible ; il est suggéré que le décalage existant entre le pic d'absorption et la longueur d'onde de l'espace illuminé permet une augmentation du contraste et facilite la perception des objets (Bone *et al.* 1995, Jobling 1995).

2.1.2.3 La glande pinéale

L'hypothèse d'un rôle de la glande pinéale dans la sensibilité des poissons téléostéens à la lumière est émise dès 1911 par Von Frisch, avec l'observation d'un rythme endogène d'activité du vairon *Phoxinus phoxinus* après ablation des yeux, en relation avec l'intensité lumineuse (Harden-Jones 1956). La glande pinéale et la rétine ont la même origine embryologique, ce qui explique que l'organisation des cellules photoréceptrices de la glande pinéale est proche de celle des cônes. La glande pituitaire a la particularité de présenter une photosensibilité (Dodt 1963) et d'être une glande endocrine.

Photosensibilité de la glande pinéale

Les cellules basales sont responsables de la photoréception, les cellules apicales permettent la transduction du signal au contact des élongations synaptiques. Ces cellules photoréceptrices répondent directement aux variations de photopériode (Hafeez *et al.* 1978, McNulty 1982, Ekström et Meissl 1997). L'absence de stimulation lumineuse induit sur les cellules photoréceptrices une dépolarisation de la membrane. Une forte lumière induit au contraire une hyperpolarisation de la membrane. Les réponses sont plus prolongées que pour les récepteurs rétiniens (Meissl et Ekström 1988 a et b). On retrouve au sein de la glande pinéale des pigments photosensibles (Tabata *et al.* 1985, Kusmic *et al.* 1993). Néanmoins, la concentration des chromophores au sein de la glande pinéale est environ 1000 fois inférieure à la concentration des chromophores rétiniens (Tabata *et al.* 1985). Comme pour la rétine, on observe une variabilité des spectres d'absorption avec l'âge du poisson et les conditions de lumière dans lesquelles ils évoluent (Bowmaker 1990).

Toutes les espèces présentent une réponse neurale à la lumière et à l'intensité lumineuse, qui définit la glande pinéale comme un parfait détecteur des variations de l'intensité lumineuse (Ekström et Meissl 1997). Si l'illumination est régulière, il existe une relation inverse entre la fréquence de décharge et l'intensité lumineuse incidente. Le pic de sensibilité spectrale des neurones est identique à celui de la sensibilité pinéale (530 nm chez la truite fario, *Salmo trutta*) ; les neurones impliqués dans la perception de la lumière reçoivent principalement l'information d'un type de photorécepteur (Kusmic *et al.* 1993). Il existe au sein des réponses neurales un mécanisme de codage chromatique. Les lumières de faible longueur d'onde (bleu et UV) entraînent une inhibition longue de la décharge neuronale, alors que des longueurs d'onde plus fortes causent une excitation (Ekström et Meissl 1997).

Activité endocrine

La synthèse pinéale de mélatonine (la mélatonine est également synthétisée par la rétine) de même que d'autres indolamines est liée à la photopériode et à l'intensité lumineuse et atteint son maximum à l'obscurité totale (Falcon *et al.* 1987, Ekström et Meissl 1997). Des études *in vitro* ont montré que la mélatonine est synthétisée par les cellules photoréceptrices en relation avec la phototransduction du signal par l'AMP cyclique et le Ca^{2+} (Takahashi 1996). Cette synthèse a un rythme circadien (Kavaliers 1980), dont l'origine endogène reste controversée (Cornélissen *et al.* 1995, Porter *et al.* 1999).

Rôles de la glande pinéale

La glande pinéale joue un rôle dans le contrôle des rythmes d'activités circadiens (Kavaliers 1980). La glande pinéale est capable de gérer l'information sur le cycle photopériodique prédominant habituellement dans l'expression des rythmes circadiens, même en conditions arhythmiques (Underwood 1989). La glande pinéale joue également un rôle dans la préférence thermique quotidienne, vraisemblablement par interaction de ce signal avec les gradients d'intensité lumineuse (Ekström et Meissl 1997). Les rôles de la glande pinéale et de la mélatonine dans les cycles de reproduction sont souvent évoqués dans la littérature (Porter *et al.* 1999) avec de nombreux travaux associant pinéalectomie et / ou injection de mélatonine (Delahunty *et al.* 1980). Les résultats varient suivant la saison, le stade de développement et le sexe. Néanmoins, il n'y a aucune certitude concernant un éventuel rôle de la glande pinéale dans la reproduction sous l'effet des variations de photopériode (Ekström et Meissl 1997). Enfin, chez certaines espèces comme le flétan *Hippoglossus hippoglossus*, les photorécepteurs pinéaux deviennent fonctionnels avant les photorécepteurs rétinien (Ekström et Meissl 1997). Il est

possible que le fonctionnement précoce de la glande pinéale impliqué dans le comportement diurne soit une adaptation face à une forte pression de prédation en milieu naturel (Ekström et Meissl 1997).

2.2 INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LE COMPORTEMENT ET LES RYTHMES ALIMENTAIRES, LA SURVIE ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE POISSON TÉLÉOSTÉEN

2.2.1 Durée du jour, alimentation et développement des larves

2.2.1.1 Influence de la photopériode sur l'efficacité alimentaire, la survie et le développement, la croissance des larves (tableau 5)

Larves diurnes

La survie des larves juste écloses dépend étroitement du succès de leur première alimentation (Blaxter 1965). Or, ce dernier paramètre dépend de la taille, de la vulnérabilité et de l'abondance des proies. A l'éclosion, les larves ont une faible acuité visuelle, ce qui rend difficile la capture des proies (Wahl *et al.* 1993). La principale structure photoréceptrice est alors la rétine dont le fonctionnement s'apparente alors à celui d'un luxmètre, avec un faible degré d'organisation des seules structures photoréceptrices en place, les cônes simples (Blaxter 1968 a et b). A ce stade de développement, l'acuité visuelle de la larve est faible, la distance de réaction est élevée et la probabilité de capture est réduite. Il est possible, en milieu contrôlé, d'augmenter la densité de proies, ce qui s'accompagne d'une amélioration des performances, en terme de nombre de proies ingérées, de survie et de croissance (Houde 1974, Girin 1975, Houde 1977, Houde et Schekter 1980, Werner et Blaxter 1980, Eldridge *et al.* 1981, Theilacker 1987). D'autres auteurs ont tenté d'améliorer les performances zootechniques des élevages larvaires par une extension de la durée du jour ou par un éclairage continu, afin d'augmenter la durée de la phase éclairée et donc la probabilité de rencontre entre la larve et les proies potentielles.

Les effets de la durée du jour sur la survie des larves en milieu confiné sont assez controversés et différents selon la technique employée (eau verte ou eau claire, Divanach *et al.* 1992) et l'espèce. Une amélioration significative des taux de survie pour un éclairage continu (comparaison avec une durée du jour de 12h ou une photopériode naturelle) a pu être observée chez le Sailfin sculpin *Nauchtichthylis oculo fasciatus* (Marliave 1977), le rabbitfish *Siganus guttatus* (Duray et Kohno 1988) et la daurade *Sparus aurata* (Tandler et Mason 1983, Tandler et

Tableau 5. Valeurs optimales de photopériode (durée de la phase éclairée) pour la survie et la croissance de larves de poissons téléostéens.

a) larves à comportement diurne

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement photopériodique	Performances optimales		Auteurs
	Période	Volume (l)	IL (lux) Parois	LO (h)	Survie (h)	Croissance (h)	
Effets négatifs d'une augmentation de la photopériode							
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	J0-J16	76	2500-2800 noir	7, 13, 19	13	13	Dowd et Houde 1980
<i>Dicentrarchus labrax</i>	J0-J30	60	1400-3500 noir	12, 18, 24	12	18	Barahona-Fernandes 1979
<i>Dicentrarchus labrax</i>	J0-J30	60	800-1000 à 1400-3500 noir	14, 16, 18, 24	24	14	Barahona-Fernandes 1979
<i>Dicentrarchus labrax</i>	J0-J30	500	500 noir	9, 24	9	24	Ronzani-Cerqueira et Chatain 1991
<i>Morone saxatilis</i>	J0-J12	350	139	8, 16	8	8	Martin-Robichaud et Peterson 1998

LO : Lumière / Obscurité, IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement photopériodique	Performances optimales		Auteurs
	Période	Volume (l)	IL (lux) Parois	LO (h)	Survie (h)	Croissance (h)	
Effets positifs d'une augmentation de la photopériode sur la croissance – Pas d'effet sur la survie							
<i>Esox lucius</i>	J0-J30	60		14, 24		24	Wang et Eckmann 1992
<i>Lates calcarifer</i>	J2-J10	3	300 noir	8, 16, 24		24	Barlow <i>et al.</i> 1995
<i>Lates calcarifer</i>	J8-J20	3	300 noir	8, 16, 24		24, 16	Barlow <i>et al.</i> 1995
<i>Mylio macrocephalus</i>	J1-J12	30	3000	13, 18, 24		24	Kiyono et Hirano 1981
<i>Mylio macrocephalus</i>	J13-J24	30	3000	13, 18, 24		24	Kiyono et Hirano 1981
<i>Rhombosolea tapirina</i>	J0-J20	3	1700 noir	0, 6, 12, 9 L+3 O+9 L+3 O, 18, 24		24	Hart <i>et al.</i> 1996
<i>Solea solea</i>	J0-J15	60	2000 noir	12, 18, 24		24	Fuchs 1978
Effets positifs d'une augmentation de la photopériode sur la survie et la croissance							
<i>Nautichthylis oculoasciatus</i>	J0-J38	930	600	13, nat., 24		24	Marliave 1977
<i>Siganus guttatus</i>	J0-J7	250	L :8000 O : 0, 1000	nat., 24		24	Duray et Kohno 1988
<i>Sparus aurata</i>	J0-J12	200	205, 1370	12, 24		24	Tandler et Mason 1983
<i>Sparus aurata</i>	J0-J30	3000	L :2280-3430 O : 0, 1370	12, 24		24	Tandler et Helps 1985
<i>Sparus aurata</i>	J5-J15	500	100, 1500 noir	12, 24		24	Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991

LO : Lumière / Obscurité, IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent

Helps 1985, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991). Il faut noter que ces différents travaux utilisent la méthode dite de l'« eau verte », il est possible que cette technique induise un plus grand équilibre des conditions physico-chimique et lumineuse du milieu (Divanach *et al.* 1992), limitant les effets néfastes de photopériodes étendues. En effet, les résultats sont plus nuancés chez d'autres espèces où une amélioration des taux de survie par une augmentation de la durée du jour n'est pas observée (Fuchs 1978, Kiyono et Hirano 1981, Barlow *et al.* 1995, Hart *et al.* 1996). L'augmentation de la durée de la photophase peut également avoir des effets délétères sur le développement normal des larves, notamment l'inflation de la vessie gazeuse, et donc le taux de survie, comme l'observent Martin-Robichaud et Peterson (1998), sur le bar d'Amérique *Morone saxatilis* et Johnson et Katavic (1983) ou Ronzani-Cerqueira et Chatain (1991) chez le bar.

La majorité des auteurs observe par ailleurs que l'augmentation de la durée du jour, notamment un éclairage continu, favorise la capture des proies par la larve et donc permet une meilleure croissance (Fuchs 1978, Kiyono et Hirano 1981, Tandler et Mason 1983, Tandler et Helps 1985, Duray et Kohno 1988, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991, Wang et Eckmann 1992, Barlow *et al.* 1995, Hart *et al.* 1996). Des résultats contradictoires sont néanmoins obtenus par Dowd et Houde (1980) chez le rondeau brème *Archosargus rhomboidalis*, Barahona-Fernandes (1979) chez le bar et Martin-Robichaud et Peterson (1998) chez le bar d'Amérique. Chez cette espèce, Martin-Robichaud et Peterson (1998) ont montré que les individus élevés sous une photopériode LO (Lumière en heures / Obscurité en heures) 8 : 16 ont un taux d'inflation de la vessie gazeuse plus élevé et donc présentent une meilleure croissance qu'à LO 16 : 8. D'autre part, Dowd et Houde (1980) obtiennent de meilleurs taux de survie et de croissance avec une durée du jour de 13h par rapport à une durée de 7h ou de 19h. Ils justifient les mauvais résultats obtenus à 7h par un plus faible nombre de proies ingérées. Pour les résultats obtenus à 19h, ils argumentent en faveur d'une capacité d'ingestion limitée de la larve dans le temps. Or, comme la larve reste active durant la totalité de la phase éclairée, elle dépense davantage d'énergie qu'elle n'en acquiert par la capture de proies, d'où un impact négatif d'une longue photopériode sur la croissance. Cet argument est repris par Barahona-Fernandes (1979) chez le bar pour expliquer les meilleures performances observées avec une photophase de 18h par rapport à 24h. Si Ronzani-Cerqueira et Chatain (1991) obtiennent une meilleure croissance à une photophase de 24h par rapport à une photophase de 9h chez le bar, ils démontrent néanmoins que les larves de bar âgées de 30 jours présentent un rythme d'activité circadien. Sous un éclairage continu, l'essentiel de la consommation des proies a lieu entre 9h00 et 20h00 et l'alimentation cesse à un

Tableau 5

b) larves à comportement nocturne

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement photopériodique	Performances optimales		Auteurs
	Période	Volume (l)	IL (lux) Parois	LO (h)	Survie (h)	Croissance (h)	
Effets positifs d'une augmentation de la scotophase							
<i>Clarias gariepinus</i>	J3-J15	30	250	0, 6, 12, 18, 24	non ≠	0	Britz et Pienaar 1992

LO : Lumière / Obscurité, IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent

moment qui correspond à la nuit théorique. Dans ce cadre, la photopériode optimale, tant pour la survie que pour la croissance, s'avère être la photopériode naturelle. Ce résultat est également discuté par Mani-Ponset *et al.* (1993) en relation avec le développement rétinien. Ces auteurs émettent l'hypothèse que « la larve est génétiquement programmée pour une alternance entre des phases lumineuses permettant la vigilance et la chasse et des phases obscures destinées au repos ». La connaissance de ces rythmes d'origine endogène est primordiale pour le choix des photopériodes et explique vraisemblablement les résultats différents obtenus chez le rondeau brème et le bar par rapport aux autres espèces.

Larves nocturnes

Les travaux de Blaxter (1968 b), Batty et Hoyt (1995), Hecht et Appelbaum (1988) et Britz et Pienaar (1992) montrent que les larves de certaines espèces ont un comportement strictement nocturne et font donc appel à d'autres sens que la vision (détection tactile, chemo-sensorielle ou électro-sensorielle) pour détecter leurs proies. Britz et Pienaar (1992) n'observent ainsi aucune réponse phototactique de la larve de *Clarias gariepinus*. Ils montrent que l'augmentation de la durée de la scotophasse est favorable aux performances de croissance, en relation avec des profils d'activité principalement nocturnes.

2.2.1.2 Relation entre photopériode et rythmes d'activité alimentaire chez les larves

Dès 1975, Barnabé décrit l'activité de larves de bar en conditions d'élevage et nourries avec un aliment artificiel, en relation avec la photopériode. Les mouvements d'orientation vis-à-vis du courant (et de la lumière) sont liés au développement des structures histologiques de la rétine et notamment la pigmentation des yeux. L'activité des larves lors de la résorption de la vésicule vitelline est stéréotypée. Il émet l'hypothèse que ces profils d'activité pourraient découler d'un rythme endogène, sous la dépendance des facteurs environnementaux.

Chez la larve d'alose savoureuse *Alosa sapidissima*, Wiggins *et al.* (1985) mettent en évidence des variations journalières dans le nombre de larves s'alimentant (figure 8), avec un pic d'alimentation au crépuscule. Ce rythme d'alimentation se maintient sous des conditions d'éclairage continu. Ce rythme circadien de l'activité alimentaire a également été observé par Ronzani-Cerqueira et Chatain (1991) chez la larve de bar. Planes (1993) a mis en évidence une croissance cyclique chez des larves de bar maintenues 160 jours en élevage. Il observe une périodicité dans les rythmes de croissance et de formation des micro - structures des otolithes (période de 28 - 29 jours).

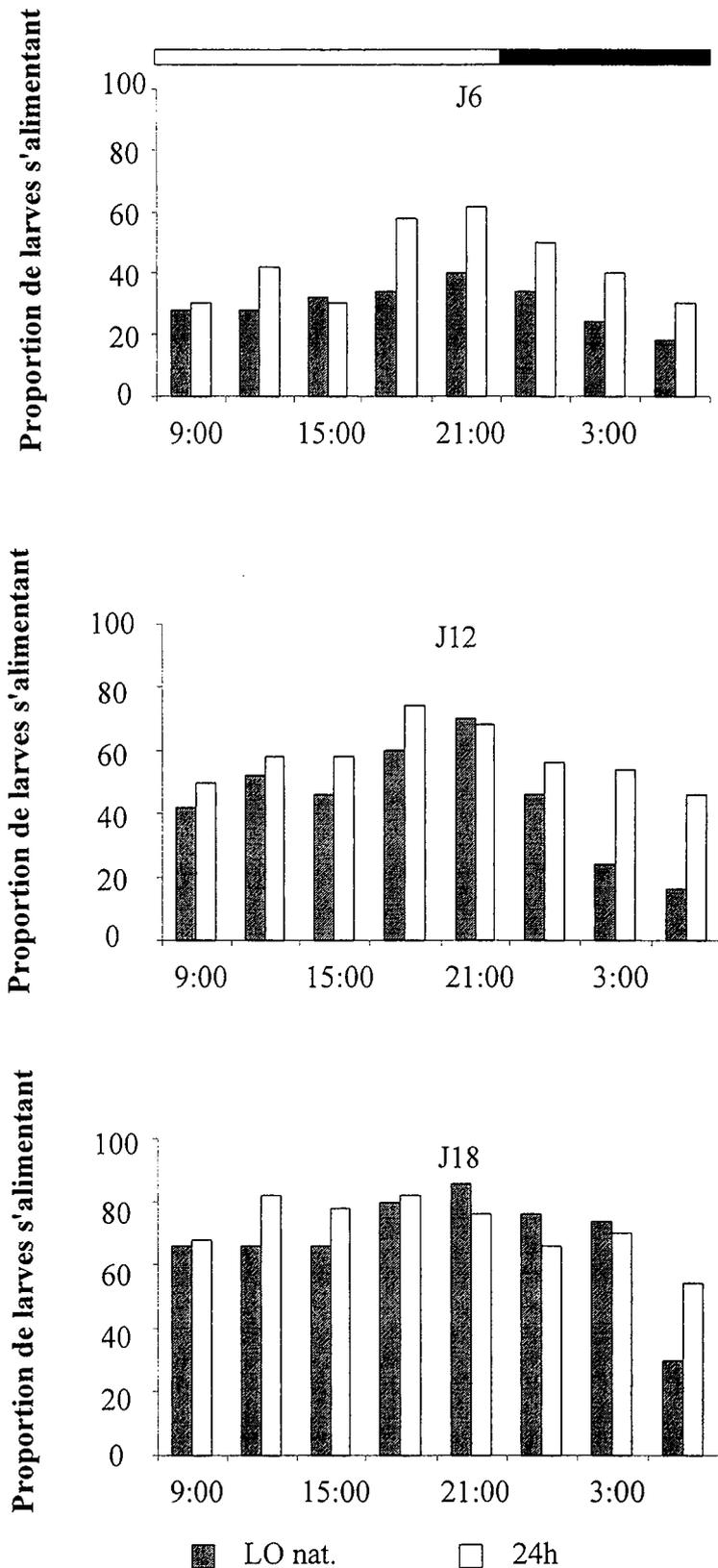


Figure 8. Rythmes alimentaires de la larve d'alse savoureuse *Alosa sapidissima*. Rôle de la photopériode naturelle subjective (LO nat.) dans l'alimentation des larves soumises à un éclairage constant (24h). Les barres sombres et claires figurent l'alternance de la scotophase et de la photophase en photopériode naturelle. D'après Wiggins *et al.* (1985).

2.2.2 Rôle de la photopériode sur l'alimentation et la croissance des juvéniles et adultes de poisson téléostéen

2.2.2.1 Cas des Salmonidés

Il est nécessaire de faire la distinction entre les Salmonidés et les autres espèces dans l'étude des effets de la photopériode sur les performances zootechniques des juvéniles, dans la mesure où ce paramètre interagit avec des états ou des stades physiologiques à caractère spécifique (smoltification, migration, reproduction).

Chez les espèces de Salmonidés qui ne subissent pas les modifications physiologiques liées à la smoltification, la photopériode peut influencer les performances de croissance. Pour la première alimentation des alevins, le choix de photopériodes étendues permet ainsi d'accélérer la croissance. Ainsi, Berg *et al.* (1992) améliorent significativement la croissance de juvéniles de saumon Atlantique *Salmo salar* maintenus en eau douce en augmentant la longueur du jour (24h par rapport à LO 21 : 3, 18 : 6 et 12 : 12). Ils suggèrent que la phase obscure, même de courte durée, pénalise la croissance. Chez l'omble chevalier *Salvelinus alpinus*, Gillet *et al.* (1998) obtiennent des résultats similaires et améliorent les performances de croissance d'alevins de 1 g sous une photopériode continue par rapport à une photopériode naturelle ; l'hétérogénéité de croissance est également réduite en éclairage continu. Cependant, chez des poissons plus âgés (28 g), Jorgensen et Jobling (1993) obtiennent des résultats inverses et montrent qu'une phase obscure longue (LO 8 : 16) permet de limiter l'augmentation du coefficient de variation par rapport à un éclairage continu. Ils suggèrent qu'un éclairage continu facilite l'établissement d'interactions sociales liées à des stimuli visuels. La différence observée par rapport aux travaux de Gillet *et al.* (1998) est à rapprocher probablement de la différenciation des bâtonnets à ce stade de développement et à l'acquisition d'une acuité visuelle durant la phase scotopique (Henderson et Northcote 1988). Brown (1946) étudie les performances de croissance de truites fario en conditions contrôlées de température, de densité et de photopériode. Chez des truites dans leur quatrième année (3+), cet auteur montre que le taux de croissance est plus élevé en photopériode courte (LO 6 : 18). Des résultats similaires sont obtenus chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* par Mäkinen et Ruhonen (1992). Ces auteurs montrent en effet qu'une durée réduite de photopériode décroissante au cours du cycle naturel de photopériode est favorable à la croissance et à l'efficacité alimentaire. Par contre, chez la truite arc-en-ciel, Boujard et Leatherland (1992) n'observent pas d'effet significatif de la durée de la photophase (LO 8 : 16, LO 12 : 12 et LO 16 : 8) sur l'efficacité alimentaire et la croissance ; ce résultat est

cependant à nuancer puisque la courte durée de l'expérimentation (30 - 40 jours) n'a peut-être pas permis l'émergence de différences.

L'augmentation de la durée de la photopériode accélère le processus de smoltification. Durant la période passée en eau douce et en conditions naturelles de photopériode, chez les juvéniles de saumon Atlantique, s'instaure précocement une bimodalité de croissance. Une fraction de la population présente une forte croissance estivale et acquiert les caractères de smolts à l'âge d'un an ; l'autre fraction à moindre efficacité alimentaire et faible croissance, dévale l'année suivante (Thorpe 1977 c, Villaréal *et al.* 1988, Adams et Thorpe 1989 a et b, Metcalfe *et al.* 1989). A ce stade de développement, l'augmentation de la durée du jour favorise la croissance et accélère le processus de smoltification chez le saumon Atlantique (Saunders et Henderson 1970, Saunders et Harmon 1988, Villaréal *et al.* 1988, Adams et Thorpe 1989 a et b, Gaignon et Quéméner 1992, Skilbrei *et al.* 1997, Sigholt *et al.* 1998). Cependant, lors du transfert en eau de mer, des saumons élevés constamment en jour long voire en lumière continue ont un coefficient de condition élevé qui chute fortement, en relation avec une efficacité alimentaire moindre et un plus grand déséquilibre osmotique par rapport à des poissons maintenus en photopériode naturelle. Cette chute du coefficient de condition s'accompagne d'une survie plus faible et d'une moindre croissance (Saunders et Henderson 1970, Stefansson *et al.* 1991, Gaignon et Quéméner 1992). Le rôle de l'enzyme ATPase $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ dépendante a été envisagé. Son activité augmente sensiblement puis décroît en éclaircissement constant alors que l'augmentation est continue en photopériode naturelle (Gaignon et Quéméner 1992). Il a été démontré que la transition jour court – jour long est responsable du déclenchement de la smoltification (Stefansson *et al.* 1991, Sigholt *et al.* 1998, Taranger *et al.* 1998) ; les caractères de smolts sont acquis après 400 degrés.heures d'éclaircissement, si, au préalable, les poissons ont été soumis à une période de sept semaines de jours courts (LO 8h15 : 15h45, Sigholt *et al.* 1998). De même, la sensibilité photopériodique des saumons argenté, royal *Oncorhynchus tshawytscha* et rouge diffère sensiblement de celle du saumon Atlantique. Clarke *et al.* (1981) n'observent pas d'effet significatif de différentes dynamiques de photopériode sur les performances de croissance du saumon argenté ; cependant, la croissance du saumon rouge est significativement plus rapide sous une photopériode variable (de 12h à 15h puis de 15h à 12h) par rapport à une photopériode constante (12h). Thorarensen et Clarke (1989) montrent chez le saumon argenté que la sensibilité photopériodique dépend des conditions initiales de photopériode (phase d'induction en jour court). De plus, ils observent que ce n'est pas le nombre d'heures de lumière mais le moment où les poissons sont illuminés qui importe. En effet, le processus de smoltification et la

croissance sont plus rapides en photopériode longue (LO 16 : 8) ou sous des pulsations lumineuses (9h L : 6h O : 1h L : 8h O) par rapport à une photopériode courte (LO 10 : 14).

En eau de mer, les post-smolts présentent des performances de croissance plus importantes en éclairage continu par rapport à une photopériode naturelle (Krakenes *et al.* 1991, Stefansson *et al.* 1991, Hansen *et al.* 1992, Taranger *et al.* 1998).

La reproduction des Salmonidés est par ailleurs gouvernée par les variations saisonnières de photopériode (Randall *et al.* 1994). Chez le saumon Atlantique, l'éclairage continu en été intervient en effet dans la précocité de la maturation sexuelle (Stefansson *et al.* 1991), phénomène défavorable à la qualité de la chair, et accélère l'ovulation des femelles (Hansen *et al.* 1992). Cependant, un éclairage continu en hiver limite le taux de maturation des mâles (Hansen *et al.* 1992, Taranger *et al.* 1998). Porter *et al.* (1999) ont montré que l'inhibition de la maturation sexuelle par un éclairage continu en hiver dépendait des réductions de l'amplitude des taux plasmatiques de mélatonine. Par ailleurs, Duston et Bromage (1986) montrent le rôle des mécanismes photopériodiques circadiens et circannuels dans les rythmes de reproduction de la truite arc-en-ciel.

2.2.2.2 Autres espèces (tableau 6)

Espèces diurnes

L'extension de la durée de la phase éclairée s'accompagne le plus souvent d'une croissance significativement plus élevée (Gross *et al.* 1965, Huh *et al.* 1976, Boehlert 1981, Folkvord et Ottera 1993). D'autres auteurs (Kiyono et Hirano 1981, Hallaraker *et al.* 1995, Imsland *et al.* 1997) n'observent toutefois pas d'effet immédiat de l'augmentation de la durée de la photophase. La phase de transfert des poissons en photophase longue s'accompagne d'un stress chez le flétan, responsable d'une moindre croissance initiale ; la perte initiale de croissance masque l'accroissement de poids secondaire en relation avec un éclairage continu (Hallaraker *et al.* 1995). D'autre part, les effets d'une extension de la photophase peuvent être décalés dans le temps, Imsland *et al.* (1997) montrent des effets tardifs (12 mois après la fin de l'expérience) liés à un blocage de la gamétogenèse, notamment chez les mâles. Par contre, Barlow *et al.* (1995) montrent un effet négatif d'un éclairage continu sur l'efficacité alimentaire (gaspillage) chez le barramundi *Lates calcarifer* ; toutefois, ils n'observent pas de différence significative entre les taux de croissance observés.

Tableau 6. Valeurs optimales de photopériode (durée de la phase éclairée) pour la survie et la croissance de juvéniles de poisson téléostéen en élevage.

a) Espèces diurnes

Espèce	Conditions expérimentales				Traitement photopériodique	Performances optimales		Auteurs
	Durée (j)	Volume (l)	IL (lux)	T (°C)	LO (h)	Survie (h)	Croissance (h)	
<i>Lepomis cyanellus</i>					8 à 16, 16 à 8, 8		8 à 16	Gross <i>et al.</i> 1965
<i>Perca flavescens</i> (1,4 g)	98	110		16, 22	8, 16		16	Huh <i>et al.</i> 1976
<i>Stizostedion vitreum</i> (4,1 g)	98				8, 16		16	Huh <i>et al.</i> 1976
<i>Sebastes diploproa</i> (30 – 55 m m)	54			10, 15, 20	12, 16		16	Boehlert 1981
<i>Dicentrarchus labrax</i> (120 g)	134	500		9,9 à 17,6	0, nat, 24	non ≠	non ≠	Anthouard <i>et al.</i> 1993
<i>Gadus morhua</i> (0,91 g)	37	180	60 – 450	9,7	16, 24		24	Folkvord et Ottera 1993
<i>Lates calcarifer</i> (11 – 12 mm)	13		1100	29	12, 18, 24	non ≠	non ≠	Barlow <i>et al.</i> 1995
<i>Hippoglossus hippoglossus</i> (5 – 7 / 25 g)	56	500	50 – 150	8,3	24 (alim. 24 ou nat.)		non ≠	Hallaraker <i>et al.</i> 1995
<i>Scophthalmus maximus</i> (34 – 44 g)	540	7 m ²	4,2 μ	16	nat, 16, 24 (6 mois) + nat. (12 mois)		6 mois non ≠ 18 mois 16, 24	Imsland <i>et al.</i> 1997
<i>Scomber scombrus</i> (179 g / 302 g)	240	10 ⁶ (cage)	nat. (2m, 20m)	nat.	nat., 24		non ≠	Juell <i>et al.</i> 1998

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse, T : Température, nat. : naturel, ≠ : différent, μ = μmol.m⁻².s⁻¹, alim. : alimentation

b) Espèces nocturnes

Espèce	Conditions expérimentales				Traitement photopériodique	Performances optimales		Auteurs
	Durée (j)	Volume (l)	IL (lux)	T (°C)	LO (h)	Survie (h)	Croissance (h)	
<i>Ictalurus punctatus</i> (5,1 g)	42	90			0, 6, 12, 18, 24		non ≠ (max. : 12)	Stickney et Andrews 1971
(23 g)	56	90			0, 6, 12, 18, 24		non ≠ (max. : 12)	Stickney et Andrews 1971
<i>Solea solea</i> (0,2 - 1 g)	90	60	1500	18	12, 18, 24	non ≠	non ≠	Fuchs 1978
<i>Mylio macrocephalus</i> (J25)	73	30	3000		13, 18, 24 (J25-J51) 13, 24 (J70-J108)	non ≠	non ≠	Kiyono et Hirano 1981

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse, T : Température, nat. : naturel, ≠ : différent, max. : valeur maximale

Espèces nocturnes

Stickney et Andrews (1971) étudient l'effet de différentes longueurs du jour chez le poisson-chat *Ictalurus punctatus* ; les travaux menés sur des poissons de 5,5 g, puis sur des poissons de 23 g, ne montrent pas d'effet significatif de la durée de la photopériode (meilleurs résultats : LO 12 : 12). Fuchs (1978) ne montre également aucun effet d'un accroissement de la photophase sur la survie et la croissance de juvéniles de sole *Solea solea*, en relation avec le comportement nocturne de l'espèce.

2.2.3 Influence de la photopériode sur les rythmes alimentaires des juvéniles de poisson téléostéen

2.2.3.1 Influence de la photopériode sur les rythmes nyctéméraux

Rythmicité circadienne, couplage photopériode / locomotion ou alimentation, composante endogène

Le comportement alimentaire des vertébrés et donc des poissons téléostéens est le reflet du comportement de l'espèce dans sa niche écologique (Armstrong 1980). Le comportement alimentaire et la spécialisation vers des rythmes nocturnes ou diurnes découlent d'une intégration endogène de facteurs favorables à la survie en milieu naturel (Armstrong 1980, Huse 1994, Ekström et Meissl. 1997). La périodicité de ces rythmes peut être circadienne ou saisonnière (Aschoff 1989). Elle est en relation avec l'influence de facteurs exogènes, notamment environnementaux, comme le suggèrent les travaux de Kadri *et al.* (1991), Bégout-Anras (1995) et Mallekh *et al.* (1998). Ces auteurs recensent les principaux facteurs gouvernant la prise alimentaire quotidienne et saisonnière de juvéniles de saumon Atlantique, de bar et de turbot *Psetta maxima*, maintenus en étangs ou en bacs d'élevage, et soumis aux fluctuations environnementales naturelles. Ils révèlent le rôle de la photopériode, en terme d'alternance jour/nuit, comme synchroniseur des rythmes alimentaires, et montrent l'importance de ces rythmes dans la gestion de l'alimentation de ces espèces. De plus, Bégout-Anras (1995) et Mallekh *et al.* (1998) explicitent le rôle de la photopériode, dans les variations saisonnières ou annuelles d'appétit.

La plupart des travaux menés en élevage ou en milieu naturel ont permis de montrer que les facteurs environnementaux rythment l'activité des poissons téléostéens. Si la température de l'eau (Anthouard *et al.* 1993, Boujard *et al.* 1996) ou les paramètres physico-chimiques de l'eau (Anthouard et Wolf 1988) influencent l'expression et l'amplitude des rythmes d'activité

Tableau 7. Classification des espèces de poissons téléostéens en élevage suivant leur comportement alimentaire et/ou leur activité, diurne, nocturne, crépusculaire ou mixte en conditions d'alternance Jour / Nuit.

Espèce	Traitement photopériodique (h)	Observations	Auteurs
Diurne			
<i>Clarias fuscus</i>	12,5	Pics à l'aube et au crépuscule	Fast <i>et al.</i> 1997
<i>Fundulus heteroclitus</i>	12	Photopériode et moment d'alimentation synchroniseur de l'alimentation	Davis et Bardach 1965
<i>Lates calcarifer</i>	12, 18, 24	Rythme endogène à 24h	Barlow <i>et al.</i> 1995
<i>Lepomis cyanellus</i>	8, 8 à 16, 16 à 8		Gross <i>et al.</i> 1965
<i>Lepomis cyanellus</i>	12		Langley <i>et al.</i> 1993
<i>Lepomis macrochirus</i>	12		Langley <i>et al.</i> 1993
<i>Perca fluviatilis</i>	12	Pic crépusculaire	Anthouard et Fontaine 1998
<i>Psetta maxima</i>	12	Pic à l'aube, alimentation nocturne possible	Burel <i>et al.</i> 1997
<i>Stenotomus versicolor</i>	12		Davis et Bardach 1965
Nocturne			
<i>Carassius auratus</i>	12	Importance du moment d'alimentation	Noeske et Spieler 1984
<i>Clarias gariepinus</i>	12	Effet positif d'un couvert. Effet lumière seulement à basse densité	Hossain <i>et al.</i> 1998
<i>Cyprinus carpio</i>	0, 12, 24	Effet négatif à 24h	Kryuchkov <i>et al.</i> 1989
<i>Cyprinus carpio</i>	16		Noeske et Spieler 1984
<i>Heterobranchus longifilis</i>	12	Importance du moment d'alimentation	Baras <i>et al.</i> 1999
<i>Heteropneustes fossilis</i>	12	Importance du moment d'alimentation	Sundararaj <i>et al.</i> 1982
<i>Hoplosternum littorale</i>	13,5	Perception de lumières colorées	Boujard <i>et al.</i> 1992
<i>Ictalurus nebulosus</i>	0, 12, 16, 24	Arythmie à 0 et 24	Eriksson et Van Veen 1979
<i>Ictalurus nebulosus</i>	Puls. LO 0,75 :0,25	Rythme circadien endogène	Eriksson et Van Veen 1979
<i>Lepomis gibbosus</i>	12	Surtout crépusculaire	Langley <i>et al.</i> 1993
<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	12, 24		Naruse et Oishi 1994
<i>Silurus glanis</i>	12	Diminution de l'activité avec la température	Anthouard <i>et al.</i> 1987
<i>Silurus glanis</i>	12	Alimentation nocturne possible mais performances alimentaires moindres	Boujard 1995

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), nat. : naturel, Puls. : Pulsations

Espèce	Traitement photopériodique (h)	Observations	Auteurs
Crépusculaire			
<i>Micropterus salmoides</i>	0, 12, 24	Rythme endogène à 0 et 24	Reynolds et Casterlin 1976
<i>Micropterus dolomieu</i>	0, 12, 24	Comportement scotophasique Rythme endogène à 0 ou 24	Reynolds et Casterlin 1976
<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>			Ota <i>et al.</i> 1991
Mixte			
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0, nat., 24	Rythme fluctue en fonction des variations de température	Anthouard <i>et al.</i> 1993
<i>Dicentrarchus labrax</i>	16	Diurne	Sanchez-Vasquez <i>et al.</i> 1994
<i>Dicentrarchus labrax</i>	0, 12, 24	Strictement diurne ou strictement nocturne	Sanchez-Vasquez <i>et al.</i> 1995
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Puls. LO 0,66 :0,66	Rythme nocturne ou diurne se conserve Rythme endogène de périodicité circadienne (23h)	Sanchez-Vasquez <i>et al.</i> 1995
<i>Dicentrarchus labrax</i>	nat. (14 - 16)	Nocturne en accès libre	Boujard <i>et al.</i> 1996
<i>Dicentrarchus labrax</i>	12	Nocturne sauf dans un bac où pic à l'aube	Coves <i>et al.</i> 1998
<i>Dicentrarchus labrax</i>	nat. (14,25 - 12,5)	Diurne mais devient progressivement nocturne Pic d'activité anticipatoire en situation de restriction	Azzaydi <i>et al.</i> 1998
<i>Dicentrarchus labrax</i>	nat. (14 - 11,5)	Diurne Pic alimentaire précède l'acrophase de température	Azzaydi <i>et al.</i> 1999

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), nat. : naturel, Puls. : Pulsations

alimentaire, l'alternance jour/nuit (LO) est l'un des principaux synchroniseurs de l'activité de locomotion et/ou d'alimentation. Chez la plupart des espèces, l'activité et l'alimentation en milieu naturel présentent une composante dominante, photophasique (diurne), scotophasique (nocturne) ou crépusculaire, qui s'exprime également en conditions d'élevage (tableau 7). Le moment de l'alimentation agit également comme un synchroniseur de l'activité et gouverne le rythme circadien d'activité en conditions arythmiques (Davis et Bardach 1965, Langley *et al.* 1993, Azzaydi *et al.* 1998). Il peut même masquer l'importance réelle de l'effet photopériodique (Boujard et Leatherland 1992) quand le moment d'alimentation correspond à la période initiale d'illumination (Davis et Bardach 1965, Naruse et Oichi 1994, Reddy et Leatherland 1994). L'utilisation et le développement de la technique du nourrissage à la demande avec libre accès à l'aliment ont permis de révéler le rôle de la photopériode dans l'expression des rythmes alimentaires de la plupart des espèces (tableau 7). Les rythmes alimentaires présentent une composante circadienne qui dans la majorité des cas est en relation avec la photopériode. Sous des conditions constantes de photopériode ou sous une photopériode avec pulsations, le comportement alimentaire du poisson-chat *Ictalurus nebulosus* ou de la truite arc-en-ciel, peut exprimer des rythmes, en relation avec des facteurs endogènes (Eriksson et Van Veen 1979, Sanchez-Vasquez et Tabata 1998). Par ailleurs, chez la truite arc-en-ciel, durant la phase d'alimentation, deux pics d'alimentation sont observés en relation avec l'évacuation gastrique (6 - 8h chez la truite arc-en-ciel par exemple, Adron *et al.* 1973, Grove *et al.* 1978, Boujard et Leatherland 1992). L'expression des rythmes endogènes relatifs à une photopériode naturelle subjective peut masquer totalement les effets de la photopériode à laquelle les poissons sont soumis (Wiggins *et al.* 1985, Ronzani-Cerqueira et Chatain 1991, Barlow *et al.* 1995, Saether *et al.* 1996).

Certaines espèces présentent une flexibilité importante dans leurs comportements de locomotion et d'activité. Les travaux de Sanchez-Vasquez *et al.* (1995) et de Sanchez-Vasquez et Tabata (1998) montrent que le bar est capable d'une transition brutale d'un rythme alimentaire strictement diurne à un rythme strictement nocturne. Les travaux de Azzaydi *et al.* (1998) ont montré que cette modification pouvait être gouvernée par les variations saisonnières de photopériode. De plus, chez cette espèce, le pic d'activité coïncide avec l'acrophase des micro-variations de température (Anthouard *et al.* 1993, Boujard *et al.* 1996) ou la précède (Azzaydi *et al.* 1999). Chez les Salmonidés et le vairon (tableau 8), la photopériode n'est pas le principal oscillateur exogène des rythmes alimentaires. Les travaux menés sur le saumon Atlantique, la truite fario, la truite arc-en-ciel et le vairon, montrent que les juvéniles privilégient les phases

Tableau 8. Présentation d'espèces modifiant leur rythme alimentaire en fonction de la température de l'eau.

Espèce	Conditions expérimentales		Rythme	Observations	Auteurs
	T (°C)	LO (h)			
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	15	12	Diurne	Reprise alimentaire toutes les 7h	Adron <i>et al.</i> 1973
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Eau de mer ; 59 – 130 g)	11 (été) 5 – 11 (hiver)	nat.	Diurne en été, Nocturne en hiver	Pic d'activité au crépuscule - Reprise alimentaire toutes les 8h	Landless 1976
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (5 – 12 g)	8	14	Nocturne	Rythme en relation avec la vidange gastrique	Grove <i>et al.</i> 1978
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (15 g / 31 g)	7 – 10	8, 12, 16	Diurne	Pic à l'allumage	Boujard et Leatherland 1992
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (35 - 60 g)	10	0, 12, 24, (2L)O, L(2O)	Diurne	Rythme circadien de locomotion	Iigo et Tabata 1997
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (54 g)		12, 24	Diurne	Période d'alimentation plus courte à 12 et rythme circadien endogène de locomotion à 24	Sanchez-Vasquez et Tabata 1998
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (54 g)		Puls. LO :0,75 : 0,75	Diurne	Rythme circadien endogène (non pinéal) d'alimentation et de locomotion	Sanchez-Vasquez et Tabata 1998
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (milieu naturel ; 0+)	3,0 - 6,6 (hiver)		Nocturne	Emergence scotophasique	Contor et Griffith 1995
<i>Salmo trutta</i> (82 - 91 mm)	9-11	12	Diurne	Rythme se maintient en lumière rouge	Molina-Borja <i>et al.</i> 1990
<i>Salmo trutta</i> (1+ : 15,8 g / 2+ : 157 g)	2,7-3	nat. (6,5 –15)	Diurne	Truites 1 + davantage scotophasique	Pirhonen <i>et al.</i> 1997
<i>Salmo trutta</i> (milieu naturel ; 264 – 467 mm)	7,3 - 13,5 / 5,3 - 10,5	nat. (été)	Nocturne	Rythme nocturne (intégration endogène de la prédation)	Young 1999

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), T : Température, nat. : naturel

Espèce	Conditions expérimentales		Rythme	Observations	Auteurs
	T (°C)	LO (h)			
<i>Salmo salar</i> (1090 g)		nat. (été)	Crépusculaire	Pics d'activité à l'aube et au crépuscule	Kadri <i>et al.</i> 1991
<i>Salmo salar</i> (15 g)	16	12	Diurne	Pic à l'allumage	Paspatis et Boujard 1996
<i>Salmo salar</i> (118 mm)		nat. (13 – 16)	Diurne	Pic au milieu de l'après-midi (interactions sociales à l'allumage)	Kadri <i>et al.</i> 1997 a
<i>Salmo salar</i> (93 mm)		nat. (11 – 8)	Diurne	Pas d'acrophase	Kadri <i>et al.</i> 1997 a
<i>Salmo salar</i> (108 –127 mm)	10,6	12	Diurne	Pics d'activité le matin et le soir Variable suivant la taille des poissons (pics traduisent le comportement des plus petits)	Kadri <i>et al.</i> 1997 b
<i>Salmo salar</i> (88 mm)	2 - 18,5	9	Si <10°C : nocturne Si >10°C : diurne	Diminution des comportements agressifs à l'obscurité	Fraser <i>et al.</i> 1993
<i>Salmo salar</i> (3 mois)	2 - 18,5°C	12	Nocturne si T°C <10°C	Comportement en réponse à la prédation aérienne	Fraser <i>et al.</i> 1995
<i>Salmo salar</i> 74 mm (C. faible) / 101 mm (C. forte)		nat. (hiver)	Nocturne	Comportement différent d'exposition à la lumière suivant le schéma de croissance	Valdimarsson <i>et al.</i> 1997
<i>Phoxinus phoxinus</i>	6,6 / 8,9 / 13,2	12	Diurne Nocturne à 6,6°C	Adaptation à la prédation	Greenwood et Metcalfe 1998

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), T : Température, nat. : naturel, C. : croissance

nocturnes lorsque les températures sont hivernales (seuil de 10°C chez le saumon Atlantique, Fraser *et al.* 1993). La température de l'eau et les variations d'intensité lumineuse gouvernent les rythmes d'activité et d'émergence durant les alternances jour/nuit (Fraser *et al.* 1993, 1995, Valdimarsson *et al.* 1997, Greenwood et Metcalfe 1998). Il est possible que ce phénomène soit une adaptation à la pression de prédation (Fraser *et al.* 1995, Valdimarsson *et al.* 1997).

Enfin, en condition d'élevage, les rythmes alimentaires sont l'expression de comportements sociaux. Landless (1976) montre que le comportement alimentaire de truites arc-en-ciel est dépendant de la seule activité d'un individu dominant. Kadri *et al.* (1996) observent un pic d'activité au milieu de l'après-midi chez le saumon Atlantique. Ils relient ce phénomène à une inhibition de l'activité alimentaire durant les premières heures d'illumination par le fait d'une agressivité intraspécifique exacerbée liée au rétablissement des relations de dominance. Il s'exerce un effet de groupe dans l'expression des rythmes alimentaires ; des poissons élevés individuellement ont tendance à l'arythmie (Naruse et Oishi 1994, Boujard 1995).

Photopériode et variations nycthémérales des paramètres physiologiques (tableau 9)

La première partie de notre étude a permis de montrer que la stimulation lumineuse s'exerçait sur la rétine, qui montre une sensibilité photopériodique importante, mais aussi sur la glande pinéale. A travers ces organes et la sécrétion de mélatonine (Falcon *et al.* 1987, Ekström et Meissl 1997), la lumière stimule l'axe cerveau – glande pinéale et induit des réponses endocrines. De nombreux travaux se sont intéressés aux effets de la photopériode sur les rythmes de sécrétion d'hormones comme les hormones thyroïdiennes (T₃ - T₄), les corticostéroïdes, ainsi que l'hormone de croissance (GH ; Holloway et Leatherland 1998). Les principaux paramètres physiologiques présentent des variations nycthémérales dont certaines sont d'origine endogène (T₄ chez la truite arc-en-ciel, Cook et Eales 1987, Reddy et Leatherland 1995). Il faut noter que les résultats obtenus ne s'appliquent qu'à l'espèce chez laquelle ils ont été observés et ne sont pas transposables aux autres téléostéens. Par exemple, la rythmicité de la sécrétion de mélatonine en relation avec le rythme de la N-Acétyle transférase chez le brochet n'est pas vérifiée chez la truite arc-en-ciel (Falcon *et al.* 1987, Ekström et Meissl 1997).

Tableau 9. Synchronisation nycthémerale de paramètres biologiques par la photopériode LO, le moment d'alimentation et couplage endogène ; complété d'après Boujard (1999).

Paramètres physiologiques	Espèce	Synchroniseurs	Auteurs
Acéto-acétate plasmatique	<i>Dicentrarchus labrax</i>	LO	Carrillo <i>et al.</i> 1982
T4 plasmatique	<i>Carassius auratus</i>	LO	Spieler et Noeske 1981
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	LO	Cook et Eales 1987, Reddy et Leatherland 1995
	<i>Pagrus major</i>	LO	Pavlidis <i>et al.</i> 1999
T3 plasmatique	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Pas de rythme apparent en relation avec LO	Cook et Eales 1987, Reddy et Leatherland 1995
	<i>Carassius auratus</i>	LO	Spieler et Noeske 1981
	<i>Pagrus major</i>	LO	Pavlidis <i>et al.</i> 1999
ATPase Na-K dépendante	<i>Salmo salar</i>	Augmentation de l'activité avec une phase de jours longs	Gaignon et Quémener 1992, Sigholt <i>et al.</i> 1998
N-Acétyl transférase	<i>Esox lucius</i>	Pic à l'obscurité ; rythme endogène	Falcon <i>et al.</i> 1987
Cholestérol, triglycérides	<i>Pagrus major</i>	Moment d'alimentation	Pavlidis <i>et al.</i> 1999
Cortisol plasmatique	<i>Carassius auratus</i>	LO et moment d'alimentation	Spieler et Noeske 1981
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	LO et moment d'alimentation	Reddy et Leatherland 1994
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	LO uniquement	Reddy et Leatherland 1995
Glucose plasmatique	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Pas de rythme apparent en relation avec LO	Reddy et Leatherland 1994
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	LO et moment d'alimentation	Reddy et Leatherland 1995
	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Pic durant la phase éclairée : LO et moment d'alimentation	Gutierrez <i>et al.</i> 1984
	<i>Pagrus major</i>	LO	Pavlidis <i>et al.</i> 1999
Glycogène hépatique	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Pas de rythme apparent	Reddy et Leatherland 1994
GH	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	LO et moment d'alimentation	Reddy et Leatherland 1994
	<i>Carassius auratus</i>	LO et moment d'alimentation	Spieler et Noeske 1981
Insuline	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Pic durant la phase sombre : moment d'alimentation synchroniseur	Gutierrez <i>et al.</i> 1984
Mélatonine	<i>Salmo salar</i>	Pic nocturne endogène de mélatonine (intensité du pic gouvernée par LO)	Randall <i>et al.</i> 1994, Porter <i>et al.</i> 1999

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité)

Paramètres non physiologiques	Espèce	Synchroniseurs	Auteurs
Eclosion des œufs	<i>Salmo salar</i>	Eclosion durant la période de lumière A 0h, pas de rythme : éclosion continue	Brännäs 1987
Emergence du gravier	<i>Salmo salar</i>	Emergence nocturne	Brännäs 1987
Mouvements rétino-moteurs	<i>Lepomis cyanellus</i>	Rythme endogène de l'élongation des cônes, oscillation exogène (LO) du mouvement des bâtonnets	Dearry et Barlow 1987
Pic d'activité anticipatoire de l'alimentation	<i>Fundulus heteroclitus</i>	LO	Davis et Bardach 1965
	<i>Stenotomus versicolor</i>	Moment d'alimentation	Davis et Bardach 1965
	<i>Lepomis macrochirus</i> ,	LO	Davis et Bardach 1965, Langley <i>et al.</i> 1993
	<i>Dicentrarchus labrax</i>	LO ou moment de l'alimentation	Azzaydi <i>et al.</i> 1998
Activité locomotrice	<i>Carassius auratus</i>	LO et moment d'alimentation	Spieler et Noeske 1981
	<i>Cyprinus carpio</i>	LO	Kryuchkov <i>et al.</i> 1989
Croissance des otolithes	<i>Salvelinus alpinus</i>	Croissance circadienne	Adams <i>et al.</i> 1992
	<i>Esox lucius</i>	Croissance circadienne	Wang et Eckmann 1992

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité)

Photopériode et moment de l'alimentation, restrictions alimentaires

Armstrong (1980) étudie les variations de l'activité alimentaire en relation avec les rythmes circadiens chez les mammifères. Il y a souvent adéquation entre croissance, efficacité alimentaire et moment du nourrissage.

Chez plusieurs espèces à comportement alimentaire essentiellement nocturne, le moment d'alimentation influence le métabolisme et la croissance des juvéniles. Sundararaj *et al.* (1982) mettent en évidence chez le poisson-chat indien *Heteropneustes fossilis*, qu'en condition d'éclairage LO 12 : 12, l'effet de l'heure d'alimentation sur la croissance est primordial. Le gain de poids le plus élevé est obtenu avec un repas au milieu ou dans la deuxième moitié de la scotophase. Noeske et Spieler (1984) ont étudié le rythme circadien du carassin doré *Carassius auratus*. La meilleure croissance est obtenue avec un repas au milieu de la phase obscure. Noeske-Hallin *et al.* (1985) observent par ailleurs chez le poisson-chat *Ictalurus punctatus* qu'un nourrissage en décalage de phase par rapport au rythme naturel de l'espèce (nocturne) s'accompagne d'une accumulation de graisse abdominale.

Plusieurs espèces à rythme alimentaire nocturne peuvent être nourries de jour (Eriksson et Van Veen 1979, Britz et Pienaar 1992, Boujard 1995, Robinson *et al.* 1995, Boujard et Luquet 1996, Hossain *et al.* 1998, Baras *et al.* 1999). Cependant, une moindre efficacité alimentaire et une moindre croissance sont constatées. Hossein *et al.* (1998) et Baras *et al.* (1999) montrent que les performances zootechniques moindres ne s'observent pas si l'élevage est réalisé à haute densité ou en présence d'une cache au sein des structures d'élevage (Hossain *et al.* 1998, Baras *et al.* 1999).

Chez des poissons diurnes, Bégout-Anras (1995) montre qu'en conditions de photopériode et d'intensité lumineuse naturelles, le bar s'alimente préférentiellement au milieu du jour (5h à 7h après l'illumination). Ce résultat confirme les observations de Zanuy et Carillo (1985) qui obtiennent des taux de croissance plus élevés en nourrissant les bars avec un repas distribué 7h après l'illumination par rapport à un repas placé 2h après l'illumination. De même, l'alimentation de la truite arc-en-ciel en adéquation avec son rythme biologique alimentaire (un repas à l'aube) favorise la croissance, l'efficacité alimentaire et la rétention des nutriments (Boujard *et al.* 1995, Gélinau *et al.* 1998 a et b).

Enfin, avec un nourrissage à la demande, chez des espèces diurnes, des impacts involontaires peuvent survenir la nuit ou en dehors des phases d'alimentation, ce qui se traduit par un gaspillage alimentaire (Boujard et Leatherland 1992). Une restriction de l'accès au nourrisseur permet de concentrer la prise alimentaire, ce qui s'accompagne d'une augmentation de la

capacité d'ingestion (Koskela *et al.* 1997). L'adaptation des poissons à une restriction alimentaire pénalise la croissance initiale, mais ne s'accompagne pas ensuite de différence dans les taux de croissance (Alanärä 1992 a et b, Boujard *et al.* 1996, Koskela *et al.* 1997). Cette restriction de l'accès au nourrisseur à la demande permet d'améliorer l'efficacité alimentaire.

2.2.3.2 Rôle de la photopériode dans l'expression de rythmes infradiens

Kadri *et al.* (1991), Bégout-Anras (1995) et Mallekh *et al.* (1998) mettent en évidence l'influence du rythme des marées dans le comportement alimentaire en conditions naturelles de lumière et de température. Ces rythmes tidaux sont en adéquation avec les résultats de Planes (1993) chez la larve de bar dont la croissance cyclique pourrait suivre un rythme lunaire. Les variations saisonnières de photopériode et de température jouent également un rôle important dans les profils de croissance et de prise alimentaire des juvéniles de bar. Zanuy et Carillo (1985) observent ainsi une chute du taux de croissance en situation de photopériode décroissante à température estivale, alors que les variations de croissance sont parallèles aux variations de température durant le reste de l'année.

2.3 INFLUENCE DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE ET DU CONTRASTE SUR LE COMPORTEMENT ET LES RYTHMES ALIMENTAIRES, LA SURVIE ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE POISSON TÉLÉOSTÉEN

2.3.1 Influence de l'intensité lumineuse et du contraste sur la distance de réaction et l'efficacité alimentaire, la survie, la croissance et le développement des larves

2.3.1.1 Influence de la valeur de l'éclairement sur la distance de réaction et l'efficacité alimentaire, la survie, la croissance et le développement des larves

Relation entre qualité spectrale de la lumière et sensibilité photonique des larves

La plupart des auteurs s'intéressant aux effets de l'intensité lumineuse travaille avec des lumières blanches dont le spectre visible est compris entre 400 et 700 nm. Il existe peu de références relatives aux effets directs de différentes couleurs de lumière sur les performances alimentaires des poissons téléostéens. Pourtant, les pigments photorécepteurs présentent différents profils d'absorption et leur sensibilité spectrale explique que, stimulés par la longueur

d'onde, ils modifient leur structure et absorbent les photons. Blaxter (1968 a) décrit l'existence d'une sensibilité phototactique en relation avec le spectre lumineux chez la larve de hareng *Clupea harengus* (pics d'activité à des longueurs d'onde de 450, 520 et 600 nm qui correspondent à l'absorption des 3 types de pigment). L'efficacité alimentaire dépend également de la couleur de la lumière et de son intensité. Dabrowski (1982 a) met en évidence que la valeur seuil qui décrit au moins 50 % de l'activité alimentaire de la larve de corégone *Coregonus lavaretus* est de 3100 lux dans le rouge et de 27 lux dans le bleu. A l'inverse, chez la larve de brochet, le seuil le plus bas (126 lux) est observé pour une longueur d'onde verte en comparaison de lumières rouge (600 lux) ou bleu (420 lux). L'explication de ce résultat réside dans le fonctionnement des pigments photorécepteurs (cônes jumeaux) qui présentent un pic d'absorption à 530 - 540 nm (vert) chez le brochet ; le corégone, espèce lacustre pélagique, possède vraisemblablement des photorécepteurs présentant un maximum de sensibilité dans le bleu (Dabrowski 1982 a, Dabrowski et Jewson 1984).

Influence de l'intensité lumineuse sur le développement des larves

L'intensité lumineuse joue un rôle important dans le développement précoce des larves mais ses effets varient selon les espèces. L'obscurité totale est favorable à la survie, la croissance et à l'alimentation ultérieure des larves de morue (Solberg et Tilseth 1987), et permet une plus grande viabilité des larves de flétan (Bolla et Holmefjord 1988), par rapport à une illumination même réduite. Helvik et Karlsen (1996) n'observent pas de différence dans la morphologie rétinienne chez le flétan selon que les larves soient préalablement élevées avec une lumière de faible intensité (environ 30 lux) ou à l'obscurité. En outre, des intensités lumineuses trop fortes peuvent accélérer le développement de la larve, augmenter son activité et épuiser plus rapidement les réserves vitellines (Karlsen *et al.* 1998) ce qui peut être préjudiciable pour sa survie (Opstad *et al.* 1995, Martin-Robichaud et Peterson 1998).

Par contre, l'intensité lumineuse intervient dans le développement rétinien, dont dépend ensuite l'efficacité alimentaire chez d'autres espèces. Ainsi, chez le bar, de faibles intensités lumineuses (< 10 lux) pendant les premiers jours avant l'alimentation ont un effet positif sur l'efficacité alimentaire et la croissance ultérieures sans altérer la survie par rapport aux résultats obtenus sous une obscurité totale (MEREIA 1987). De même, Rahmann *et al.* (1979) montrent un effet négatif d'un maintien à l'obscurité des alevins vésiculés de truite arc-en-ciel, par rapport à une faible illumination, sur le développement rétinien et l'acuité visuelle lors de la première alimentation.

Influence de l'intensité lumineuse au cours de la première alimentation des larves

- Seuils de phototaxie

Dès l'éclosion, les larves diurnes montrent une phototaxie positive et s'orientent préférentiellement vis-à-vis du flux lumineux, même à des intensités lumineuses très faibles (seuils de sensibilité positive de l'ordre de 0,1 à 1 lux et négative de l'ordre de 10^{-6} à 10^{-5} lux chez le hareng, Blaxter 1968 a). Cette phototaxie se maintient, chez la majorité des espèces, généralement jusqu'à la formation des bâtonnets (Blaxter et Staines 1970), bien qu'elle puisse n'être qu'une étape transitoire du développement comme l'observent Gisbert et Williot (1997) chez l'esturgeon de Sibérie *Acipenser baeri* (jusqu'à J4). Cette sensibilité phototactique est utilisée pour la capture des larves en milieu naturel (Manci *et al.* 1983).

- Seuils d'alimentation

L'alimentation des larves est essentiellement dépendante de la perception sensorielle des proies. Lors de leur développement, le premier sens impliqué dans la détection des proies est la vision (Blaxter 1965, Blaxter 1968 a, Blaxter 1969, Blaxter et Staines 1970, Ali 1971). Plusieurs auteurs ont montré que la larve nouvellement éclosée est incapable de s'alimenter à l'obscurité (Blaxter 1965, Connaughton *et al.* 1994, Huse 1994, Grecay et Targett 1996, Hart *et al.* 1996). Les premiers essais d'alimentation de larves issues du milieu naturel de Blaxter en 1965 chez le hareng, puis chez la plie *Pleuronectes platessa* en 1968, décrivent la relation entre le taux d'alimentation des larves et l'éclairement. Le pourcentage de larves se nourrissant augmente avec l'intensité lumineuse ; il existe un seuil d'intensité lumineuse à partir duquel l'alimentation des larves est efficace, modèle conceptuel que l'on retrouve chez beaucoup d'auteurs (Aksnes et Giske 1993).

La distance de réaction (DR), distance maximale d'une proie de hauteur (h) observée par un prédateur sous un angle α qui suscite une réaction du prédateur ($\alpha = 2 \arctan (0,5.h/RD)$, Browman *et al.* 1990, Miller *et al.* 1993, Aksnes et Giske 1993), varie de manière inversement proportionnelle avec ces seuils de sensibilité photonique.

La plupart des espèces présente donc des valeurs seuils de sensibilité à l'intensité lumineuse, en relation directe avec les valeurs d'acuité visuelle, qui diminuent avec l'âge du poisson et le développement rétinien (Zaunreiter *et al.* 1991, Mani-Ponset *et al.* 1993). En élevage, la détermination de ces seuils est indispensable pour assurer un bon développement des larves. D'une manière générale, on observe que l'augmentation de l'intensité lumineuse a un effet positif sur le nombre de proies ingérées et donc sur la survie et la croissance des larves (tableau

Tableau 10. Valeurs optimales d'intensité lumineuse pour la survie et la croissance de larves de poissons téléostéens.

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement lumineux	Performances optimales		Auteurs
	Période	Volume (l)	LO (h)	IL / Parois (lux)	Survie (lux)	Croissance (lux)	
<i>Coregonus lavaretus</i>	J0-J36	50	nat.	20, 200, 500 gris	200 - 500	200 - 500	Rösch 1992
<i>Dicentrarchus labrax</i>	J0-J30	150	24	1400 - 3500, 150 - 800, 300 - 700, 300 - 1000 noir	150 - 800	1400 - 3500	Barahona-Fernandes 1979
<i>Dicentrarchus labrax</i>	J0-J40	2000		70, 700, 1800	70		Weppe et Joassard 1986
<i>Gadus morhua</i>	J5	8	14	0 - 10800		1	Huse 1994
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	J257	60		0,5, 5, 50, 100, 200, 500, 1000		0,5	Gulbrandsen 1991
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	1 ^{ère} alim.	200	24	interne, 1	interne	interne	Gulbrandsen <i>et al.</i> 1996
<i>Lates calcarifer</i>	J0-J35	1500 (cages)	12	0, 20, 180, 300	300	300	Fermin et Seronay 1997
<i>Morone saxatilis</i>	J1-J25	32	12	300, 600, 1000, 2000	300, 2000	2000	Chesney 1989
<i>Morone saxatilis</i>	J1-J25	32	12	0,4, 12, 70, 450 (150 ppm de kaolin)	450	450	Chesney 1989

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent, alim. : alimentation

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement lumineux	Performances optimales		Auteurs
	Période	Volume (l)	LO (h)	IL / Parois (lux)	Survie (lux)	Croissance (lux)	
<i>Mylio macrocephalus</i>	J1-J10	30	24	0, 100, 1000, 3000, 10000	3000	3000	Kiyono et Hirano 1981
<i>Paralichthys lithostigma</i>	J6-J30	70	24	457, 1362	non ≠	non ≠	Denson et Smith 1997
<i>Perca flavescens</i>	J0-J14.	4	24	75, 205	205	205	Hinshaw 1985
<i>Perca flavescens</i>	J0-J11, J12-J48	100	24	160, 520, 730	730	non ≠	Hinshaw 1985
<i>Perca fluviatilis</i>	Larves	3		1,5 - 45000		45000	Dabrowski 1982 b
<i>Perca fluviatilis</i>	J0-J15	100	14	250, 400, 800 noir, gris foncé, gris clair, blanc	250 (gris clair)	blanc	Tamazouzt 1995
<i>Pleuronectes platessa</i>	J7	8	14	0 - 10800		87	Huse 1994
<i>Rutilus rutilus</i>	10 - 20 mg	3		0, 1,5 - 675		non ≠	Dabrowski 1982 b
<i>Scophthalmus maximus</i>	J70	8	14	0 - 10800		860	Huse 1994
<i>Sillago ciliata</i>	J12, J15, J19	2		413, 1360		1360	Battaglione <i>et al.</i> 1994
<i>Sparus aurata</i>	J0-J12	200	12, 24	205, 1370	1370	1370	Tandler et Mason 1983
<i>Sparus aurata</i>	J5-J35	500	24	150, 300, 600, 1300 noir	600, 1300	600, 1300	Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent, alim. : alimentation

10, Kiyono et Hirano 1981, Dabrowski 1982 b, Tandler et Mason 1983, Hinshaw 1985, Chesney 1989, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991, Rösch 1992, Battaglione *et al.* 1994, Denson et Smith 1997, Fermin et Seronay 1997, Utne 1997). Certaines espèces font exception, notamment le flétan (préférendum de 0,1 lux ; Gulbrandsen 1991, Huse 1994). Gulbrandsen (1991), Huse (1994) ou Ekström et Meissl (1997) évoquent l'hypothèse d'un préférendum de positionnement dans la masse d'eau des larves, en relation avec le développement rétinien ou pinéal et l'acuité visuelle, et l'intégration endogène d'une forte pression de prédation, d'autant plus marquée que le degré de domestication est faible. Chez cette espèce, de meilleurs résultats de survie et de croissance sont aussi obtenus en utilisant un éclairage immergé (Gulbrandsen *et al.* 1996) par rapport à une illumination supérieure de faible intensité (1 lux à la surface de l'eau).

La notion de seuil s'estompe avec l'évolution du stade de développement (Connaughton *et al.* 1994) et l'acquisition de structures histologiques sensorielles de la ligne latérale, les neuromastes, permettant une capture aléatoire des proies à l'obscurité (Blaxter 1968 a, Blaxter 1986, Hu *et al.* 1991, Connaughton *et al.* 1994). L'alimentation visuelle à une intensité lumineuse nocturne est dépendante par la suite de la formation des bâtonnets qui ne survient qu'au moment de la métamorphose (Ali 1959, Ali et Anctil 1968, Blaxter 1968 b, Blaxter et Staines 1970, Hu *et al.* 1991, Mani-Ponset *et al.* 1993). Une alimentation nocturne active des larves permet ensuite de maximiser les opportunités alimentaires (Hu *et al.* 1991), en relation avec le développement simultané d'autres récepteurs sensoriels (chemo- et mécano-réception, Mukai *et al.* 1994, Kolkovski *et al.* 1997 a).

- Intensité lumineuse et effets sur le développement

Des intensités lumineuses élevées, favorables à la croissance larvaire, peuvent être néanmoins préjudiciables au développement normal de la larve. Ainsi, Barahona-Fernandes (1979), Johnson et Katavic (1983), Weppe et Joassard (1986) chez le bar ou Martin-Robichaud et Peterson (1998) chez le bar d'Amérique montrent un effet négatif d'une intensité lumineuse trop forte sur l'inflation primaire de la vessie gazeuse. Des résultats similaires sont obtenus chez le doré jaune en eau claire (Bristow et Summerfelt 1994, Bristow *et al.* 1996, Rieger et Summerfelt 1997). Weppe et Joassard (1986) et Bristow et Summerfelt (1994) démontrent que l'atténuation des valeurs d'éclairement, respectivement par le choix d'une faible valeur d'éclairement ou par l'augmentation de la turbidité de l'eau, permet la limitation de l'effet « miroir » (« clinging phenomenon ») lié à l'illumination. Ces auteurs associent le niveau de dispersion des larves au

taux d'inflation de la vessie gazeuse, plus élevé en eau turbide ou peu illuminée qu'en eau claire ou fortement illuminée.

Kitajima *et al.* (1985) et Battaglione *et al.* (1994) décrivent également le rôle des variations de l'intensité lumineuse dans les rythmes circadiens d'inflation nocturne et de déflation diurne de la vessie gazeuse de larves d'espèces physoclistes, respectivement le pagre *Pagrus major* et le merlan de sable *Sillago cilliata*. Les auteurs interprètent le phénomène de déflation nocturne comme une stratégie de limitation des dépenses énergétiques lorsque la larve ne s'alimente pas.

Par ailleurs, chez les poissons plats, l'intensité lumineuse pourrait également jouer un rôle dans la pigmentation des individus ; un effet positif de faibles intensités lumineuses initiales (pendant les 20 premiers jours d'élevage) sur la pigmentation ultérieure du carreau *Paralichthys lithostigma* est observé par Denson et Smith (1997).

2.3.1.2 Influence du contraste lumineux sur le comportement et l'alimentation des larves

Rôle du contraste et discrimination précoce des couleurs

- Couleur de l'environnement

De nombreux auteurs se sont intéressés aux effets croisés de l'intensité lumineuse et de la couleur des parois sur le nombre de proies consommées par les larves en élevage et les taux de survie et de croissance. Howell (1977) in Dendrinou *et al.* (1984), Corazza et Nickum (1981), Hinshaw (1986), Chatain et Ounaïs - Guschemann (1991) et Martin-Robichaud et Peterson (1998) montrent que l'effet « contraste » (différence entre la radiance de la proie et la radiance des parois) prime sur la valeur de l'éclairement. L'analyse des effets de la couleur des parois (blanc ou noir) révèle un effet miroir des fonds brillants, néfaste à la survie des larves (faible dispersion des larves et problèmes d'inflation de la vessie gazeuse ; Rieger et Summerfelt 1997, Martin-Robichaud et Peterson 1998), qui s'accompagne d'une moindre efficacité alimentaire. La croissance est également affectée (Hinshaw 1986, Martin-Robichaud et Peterson 1998) sauf chez la daurade où l'effet contraste est masqué vraisemblablement par un effet densité (Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991). Chez les poissons marins, Naas *et al.* (1996) expliquent les résultats observés par les différences existant dans la répartition de l'intensité lumineuse en fonction des parois des structures d'élevage (noir, blanc, fond blanc et parois noires) et des techniques (eau verte ou eau claire). Ils montrent que les parois noires sont les plus adaptées à l'élevage des larves de poissons marins car cette couleur achromatique se rapproche le plus des conditions naturelles et permet d'éviter la phototaxie positive induite par les parois. En effet, l'illumination

est forte au centre des bacs et demeure faible sur le fond et les bords des bacs noirs. Par contre, l'illumination est forte sur le fond et les parois des bacs blancs.

- Contraste apparent et couleur de l'aliment

Les résultats de Tamazouzt *et al.* (1999) obtenus chez la perche peuvent paraître sensiblement différents des résultats observés précédemment puisque les auteurs observent de meilleures performances de croissance et de survie avec des bassins aux parois claires (blanche ou grise) par rapport à ceux aux parois sombres (noir ou gris sombre). En raisonnant en terme de contraste apparent (utilisation de particules alimentaires brun foncé) par rapport à la couleur des parois, on retrouve des résultats conformes à ceux observés par les autres auteurs, avec des proies vivantes (claires ou translucides). Cette notion de contraste apparent de la particule alimentaire ou de la proie vivante est déjà suggérée par Blaxter (1968 a) qui montre que le seuil photonique d'alimentation diffère suivant la taille des proies et leur contraste avec le milieu ambiant. Ce seuil est de 13 lux avec des *Balanus* (transparents) et de 0,3 lux avec des nauplii d'*Artemia* sp. (orangées) pour des larves de hareng élevées dans des aquariums transparents. Dendrinou *et al.* (1984), Masterson et Carling (1986) et Rösch (1992) améliorent ainsi significativement la prise alimentaire et donc la survie des larves, respectivement de sole, de doré jaune et de corégone, par l'utilisation de particules alimentaires colorées. Chez la sole, les larves, post-larves et juvéniles élevés dans des bacs à parois transparentes présentent une activité alimentaire plus importante par rapport à un lot témoin avec l'utilisation de nauplii d'*Artemia* sp. teintes en noir (couleur achromatique) (Dendrinou *et al.* 1984). Chez le doré jaune, les meilleurs résultats de survie lors du sevrage sont obtenus avec un aliment de couleur jaune contrastant le plus avec les parois vertes de l'environnement d'élevage par rapport à des aliments verts ou rouges. La restriction alimentaire liée à un mauvais choix de couleur favorise le développement du cannibalisme (Masterson et Carling 1986).

- Rôle de la turbidité

Naas *et al.* (1996) ont montré l'intérêt de la technique de l'eau verte dans l'atténuation de la lumière ambiante en milieu marin ; la présence de molécules dispersantes (micro-algues dans le cas présent) intervient tant dans l'atténuation du flux lumineux que dans la restriction du spectre lumineux. En élevage, une élévation de la turbidité de l'eau peut être recherchée artificiellement, par l'ajout de cendres volcaniques (Boehlert et Morgan 1985) ou de kaolin (Breitburg 1988). En effet, une turbidité élevée permet, suivant les conditions d'éclairage, une augmentation de la

distance de réaction et donc de l'efficacité alimentaire du fait d'une amélioration du contraste de la proie (Boehlert et Morgan 1985). Une hausse de la turbidité de l'eau a ainsi contribué à l'amélioration significative des performances zootechniques dans les élevages larvaires de doré jaune (inflation de la vessie gazeuse et croissance, Bristow et Summerfelt 1994, Bristow *et al.* 1996, Rieger et Summerfelt 1997). Cependant, si la turbidité est trop forte, le seuil photonique d'éclairement n'est pas atteint et l'alimentation des larves et donc la survie, sont affectées (Breitburg 1988, Chesney 1989, Miner et Stein 1993, Utne 1997).

Adaptation des larves aux conditions d'éclairement en milieu naturel et en élevage

En milieu naturel, les travaux de Furnass (1979), Raisanen et Applegate (1983) et Mills *et al.* (1986), menés sur des larves de perchaude, montrent que la taille des proies réellement ingérées est inférieure à celle qu'elles sont capables d'ingérer. De plus, Raisanen et Applegate (1983) montrent que les rotifères ingérés par la perchaude le jour diffèrent de ceux capturés la nuit, dont la plus grande taille correspond vraisemblablement à une capture s'effectuant au hasard des rencontres. De même, les études comparant des mesures comportementale (distance de réaction) et physiologique (angle minimal de séparation) de l'acuité visuelle montrent des écarts conséquents que les auteurs relient à la sélectivité des proies (Li *et al.* 1985, Browman *et al.* 1990, Miller *et al.* 1993). Ils suggèrent que cette sélectivité résulte d'un compromis entre efficacité alimentaire et acuité visuelle d'une part, mais aussi entre prise alimentaire et dépense énergétique associée d'autre part. Mills *et al.* (1986) expliquent ainsi qu'à de faibles intensités lumineuses, les perchaudes détectent et ingèrent de manière privilégiée les proies les plus grandes (daphnies). La taille des proies diminue avec l'augmentation de l'intensité lumineuse : les perchaudes sélectionnent de plus petites proies, sans doute car celles-ci sont plus faciles à capturer ou à digérer. Breitburg (1988) obtient des résultats similaires avec des larves de bar d'Amérique. En condition fortement turbide (200 à 500 mg.l⁻¹ de kaolin), l'efficacité alimentaire est réduite de 40 % lorsque les proies fournies sont de petite taille (copépodes) alors qu'elle n'est pas affectée avec des daphnies. La vulnérabilité des proies conditionne la probabilité de capture. La possibilité d'échappement des copépodes, déjà élevée du fait d'une nage rapide, augmente avec la turbidité. Les daphnies sont plus facilement détectées même à turbidité forte, du fait de l'aspect brillant de leur cuticule. Les conclusions sont identiques pour Miner et Stein (1993) chez le crapet arlequin *Lepomis machrochirus*.

Lorsque les eaux sont fortement turbides et/ou lorsque les valeurs de l'intensité lumineuse sont en deçà des seuils d'alimentation, les larves ont donc la possibilité de s'adapter par une moindre

sélectivité des proies, une capture au hasard des rencontres et l'intervention d'autres sens tels que la mécano-réception ou la chemo-réception (Miller *et al.* 1993, Wahl *et al.* 1993, Connaughton *et al.* 1994, Batty et Hoyt 1995, Grecay et Targett 1996, Kolkovski *et al.* 1997 a, Ekström et Meissl 1997).

2.3.2 Influence de l'intensité lumineuse et du contraste sur le comportement alimentaire des juvéniles et des adultes

L'augmentation de l'acuité visuelle avec le développement des sensibilités rétiniennes et pinéales réduit sensiblement les valeurs seuils d'intensité lumineuse. Comparativement aux travaux sur la photopériode, peu d'études considèrent l'influence de l'intensité lumineuse sur le comportement alimentaire des juvéniles et des adultes, vraisemblablement car les valeurs seuils minimales pour l'alimentation sont faibles (< 1 lux). Néanmoins, les rythmes alimentaires en milieu naturel de même que les performances zootechniques en milieu contrôlé peuvent varier en fonction de l'augmentation des valeurs d'éclairement.

2.3.2.1 Relation entre qualité spectrale de la lumière et sensibilité photonique

Perception des couleurs

Ginetz et Larkin (1973) montrent que la truite arc-en-ciel est capable de discriminer les couleurs et est sensible à la couleur des œufs avec laquelle on la nourrit en fonction de la couleur des parois des structures d'élevage. Elle présente une préférence pour le bleu, le rouge et le noir. A de faibles intensités lumineuses, elle privilégie les couleurs vives (jaune) et achromatique (noir). En outre, en utilisant la technique du nourrissage à la demande avec des leviers de couleur différente, il est possible de mettre en évidence la perception des couleurs par la truite arc-en-ciel (Adron *et al.* 1973) ou pour le bar (Paspatis *et al.* 1994). Le bar exprime une préférence marquée pour la couleur noire, couleur achromatique, contrastant le plus avec l'environnement d'élevage du bar (Kentouri *et al.* 1993, Paspatis *et al.* 1994). Ce résultat est à rapprocher des observations faites par Dendrinou *et al.* (1984) sur la larve de sole.

Par ailleurs, Boujard *et al.* (1992) observent que l'atipa *Hoplosternum littorale* est capable de détecter des intensités lumineuses de faible longueur d'onde (rouge ou bleu) lors de la phase diurne. Ces poissons nocturnes s'alimentent en effet durant la phase la plus sombre du cycle (obscurité) ce qui prouve qu'ils sont sensibles à une lumière colorée même de faible intensité. Molina-Borja *et al.* (1990) montrent également que la lumière rouge est perçue de manière

Tableau 11. Valeurs seuil et optimale d'intensité lumineuse pour l'alimentation de juvéniles et adultes de poisson téléostéen.

Espèce	Intensité lumineuse			Auteurs
	Gamme testée (lux)	Valeur seuil (lux)	Optimum (lux)	
<i>Theragra chalcogramma</i>	10 ⁻⁶ – 10 (a)	4,8. 10 ⁻⁵	0,15	Ryer et Olla 1999
<i>Pseudobagrus aurantiacus</i>	10 ⁻⁴ – 1	10 ⁻⁴	10 ⁻²	Mashiko 1979
<i>Micropterus salmoides</i>	0 – 312	2.10 ⁻⁴	3.10 ⁻³	McMahon et Holanov 1995
<i>Phoxinus phoxinus</i>	0 – 300	10 ⁻³	0,08	Harden-Jones 1956
<i>Anaplopoma fimbria</i>	10 ⁻⁶ – 10 (a)	4,8. 10 ⁻³	1,5	Ryer et Olla 1999
<i>Abramis brama</i>	5.10 ⁻³ – 1,25	5.10 ⁻³	1,25	Townsend et Risebrow 1982
<i>Salvelinus malma</i>	0 – 10000	0,013	0,6	Henderson et Northcote 1985
<i>Salmo clarki</i>	0 – 10000	0,13	160	Henderson et Northcote 1985
<i>Lepomis macrochirus</i>	0,7 – 215	0,7	10	Vinyard et O'Brien 1976
<i>Gobiusculus flavescens</i>	5 – 4000	500		Utne 1997
<i>Thymallus arcticus</i>	4,8 – 45000	1300	20000	Schmidt et O'Brien 1981

IL : Intensité lumineuse

(a) : valeurs en lux converties à partir des données fournies par les auteurs en $\mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$

identique à une lumière blanche par la truite fario qui se nourrit uniquement durant la phase éclairée (lumière blanche ou rouge) sous LO 12 : 12.

Relation entre spectre lumineux et croissance

Stefansson et Hansen (1989) n'observent pas d'effet significatif de la composition spectrale de la lumière, dans le domaine visible (2500, 3000, 4200, 6500 Kelvin) sur la croissance de juvéniles (94 mm) de saumon Atlantique.

2.3.2.2 Influence de l'intensité lumineuse sur la distance de réaction et l'efficacité alimentaire, la survie, la croissance et le développement des juvéniles

Distance de réaction et efficacité alimentaire en milieu naturel

Les seuils d'intensité lumineuse varient suivant les espèces et leur régime alimentaire, en relation avec le comportement alimentaire de l'espèce.

Plusieurs stratégies sont adoptées par les espèces nocturnes ou qui résident dans des eaux turbides. La grémille *Gymnocephalus cernuus* fait ainsi appel à d'autres sens que la vision, notamment la mécano-réception (neuromastes de la ligne latérale ; Disler et Smirnov 1977, Janssen 1997).

Chez les espèces diurnes ou crépusculaires, l'alimentation en obscurité totale est possible (Harden-Jones 1956, Diehl 1988, McMahon et Holanov 1995, Ryer et Olla 1999) en relation avec d'autres sens que la vision (chemo- ou mécano-réception). En condition photopique, les juvéniles et adultes de poisson téléostéen présentent par ailleurs des valeurs seuils minimales d'intensité lumineuse qui permettent l'alimentation et maximisent la distance de réaction. Par rapport aux valeurs observées chez les larves, avec l'augmentation de l'acuité visuelle, les valeurs seuils d'intensité lumineuse minimale permettant l'alimentation diminuent. Ces seuils d'intensité lumineuse minimale en dessous desquels les espèces ne sont plus capables de s'alimenter par la vision varient suivant le régime alimentaire, le comportement trophique et les préférences dans le positionnement de l'espèce dans la masse d'eau (espèces littorale, pélagique, démersale ou benthique). La distance de réaction et l'efficacité alimentaire augmentent ensuite avec les valeurs croissantes d'intensité lumineuse (tableau 11).

Dans le cadre des relations inter-spécifiques, notamment dans la relation prédateur / proie, l'intensité lumineuse est le facteur déterminant de l'efficacité alimentaire du prédateur, qui est fonction du compromis entre «voir et être vu» (Ali *et al.* 1977, Cerri 1983, Howick et O'Brien 1983, Mc Mahon et Holanov 1995, Thetmeyer et Kils 1995).

Tableau 12. Valeurs optimales d'intensité lumineuse pour la survie et la croissance de juvéniles de poisson téléostéen en élevage.

Espèce	Conditions expérimentales		Traitement lumineux	Performances optimales		Auteurs
	LO (h)	T (°C)	IL (lux)	Survie (lux)	Croissance (lux)	
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (35 mm)		7,5 - 11,5	0,02, 88, 116, 157 pieds. candela (0,2 - 1700)		non ≠ (plus faible à 0,2)	Eisler 1957
<i>Salmo salar</i> (0,6 - 0,8 g)	24	6,8	0, 10, 50, 200, 700	non ≠	non ≠	Wallace <i>et al.</i> 1988
<i>Salvelinus alpinus</i> (1,4 g)	24	6,8	0, 10, 50, 200, 700	50	50	Wallace <i>et al.</i> 1988
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (0,8 g)	9L : 9O : 1L : 5O, 24	12,5	L : 150 - 200 O : 0 - 0,05 lux		0 Illumination nocturne défavorable (seuil de 0,001 lux)	Thorarensen <i>et al.</i> 1989
<i>Salmo salar</i> (0,2 g)	nat. (février), 24	10 - 16	a) nat. : L : 1400 b) 24 : 27 c) 24 : 1400 d) nat. + O : 27		b, c, d	Stefansson <i>et al.</i> 1990
<i>Salmo salar</i> (110 - 160 mm)	24	8 - 11	27, 335, 715	non ≠	non ≠	Stefansson <i>et al.</i> 1993
<i>Salmo salar</i> (Eau de mer, 1830 g)	nat., 24	7 - 10	L : nat. O : 0, 27, 60, 340		340	Oppedal <i>et al.</i> 1997

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), T : Température, IL : Intensité lumineuse, nat. : naturel, ≠ : différent

Influence de l'intensité lumineuse sur les performances zootechniques des juvéniles de poisson téléostéen en milieu contrôlé

Peu d'auteurs se sont intéressés aux effets de différentes valeurs d'éclairement sur les performances zootechniques des juvéniles et des adultes (tableau 12).

Pour des valeurs testées comprises entre 0 et 700 lux, Wallace *et al.* (1988) observent des taux de survie et de croissance de juvéniles d'omble chevalier plus élevés à 50 lux. Ils semblent cependant que dans la gamme des valeurs testées, la valeur diurne de l'intensité lumineuse n'influence pas de manière significative les performances de croissance des saumons Atlantique (Wallace *et al.* 1988, Stefansson *et al.* 1933) et royal (Eisler 1957). Chez les smolts et post-smolts de saumon Atlantique, la croissance est significativement améliorée par un éclairage nocturne de forte intensité (Stefansson *et al.* 1990, Oppedal *et al.* 1997). Au contraire, la croissance du saumon argenté peut être réduite par une illumination nocturne de faible intensité (Thorarensen *et al.* 1989).

De même, peu d'études portent sur les variations des paramètres physiologiques en relation avec l'éclairement. Seuls les travaux de Cook et Eales (1987) étudient l'effet de deux intensités lumineuses (36 - 41 lux et 104 - 109 lux) sur les variations des teneurs plasmatiques en T₄ ; ils montrent que les rythmes de variation de même que les amplitudes ne sont pas affectés par l'intensité lumineuse pendant les 21 jours d'élevage.

2.3.2.3 Rôle de l'intensité lumineuse comme oscillateur exogène des rythmes d'alimentation et de locomotion

L'intensité lumineuse joue également un rôle d'oscillateur exogène des rythmes d'activité et d'alimentation des poissons téléostéens. Ainsi, Harden-Jones (1956) met en relation le comportement du vairon et les variations de l'intensité lumineuse (figure 2). Le vairon a un comportement essentiellement nocturne en conditions artificielles (laboratoire), sauf si on lui fournit un abri où il peut se réfugier le jour. Il a un pic d'activité à l'aube et au crépuscule ; les vairons aveugles ont un comportement nocturne (rythme endogène vraisemblablement d'origine pinéale).

L'intensité lumineuse a par ailleurs la propriété de modifier de façon même infime la thermie de l'eau. La sensibilité des poissons à l'intensité lumineuse intègre à la fois la perception du stimulus visuel et du signal des micro-variations thermiques. Mashiko (1979) décrit l'activité

nocturne du poisson-chat *Pseudobagrus aurantiacus* en relation avec les oscillateurs exogènes que sont les valeurs d'éclairement et la température ; l'activité nocturne atteint sa valeur maximale à 10^{-3} lux, pour une gamme de température comprise entre 11 et 20°C, et 10^{-2} lux pour une gamme de température comprise entre 25 et 30°C. Dans des conditions d'obscurité continue ($< 10^{-4}$ lux), le poisson est actif sans périodicité alors qu'il reste inactif en éclairage continu (1000 lux). Anthouard *et al.* (1993) montrent aussi qu'il n'y a pas d'effet de l'éclairage sur le comportement alimentaire du bar en situation de self-feeding, tant pour le gain de biomasse que l'indice de conversion ou les taux de croissance ; la lumière a peu d'effet sur le moment d'alimentation mais la prise alimentaire semble gouvernée par les variations même minimales de la température. Contor et Griffith (1995) étudient le comportement nocturne d'émergence de la truite arc-en-ciel en hiver (février, T = 3 - 6,6°C) dans une rivière de l'Idaho (USA). Ils mettent en évidence que les poissons sont cachés dans le substrat le jour et que l'émergence a lieu après le coucher du soleil ($4,5 \cdot 10^{-3} \text{ W.m}^{-2}$; $680 \text{ W.m}^{-2} = 1 \text{ lux}$ à $\lambda = 550 \text{ nm}$). La densité de poisson diminue ensuite avec la luminosité lunaire. L'émergence est synchronisée par les micro-variations de température et d'intensité lumineuse. L'alimentation est surtout nocturne. Valdimarsson *et al.* (1997) réalisent une étude des rythmes d'activité de juvéniles de saumon Atlantique en ruisseau artificiel, en fonction des conditions climatiques. Les poissons deviennent nocturnes en hiver. Ce comportement semble tributaire de la température, avec la recherche d'un compromis entre croissance et risque de prédation. Fraser *et al.* (1997) montrent que les interactions sociales sont moins fortes aux faibles intensités lumineuses chez le saumon Atlantique. Il existe néanmoins des différences importantes dans le comportement et dans la distance d'attaque des poissons « migrants » et des poissons « résidents » à faible illumination (Nicieza et Metcalfe 1997). Les poissons qui ne smoltifient pas et donc ne migrent pas la première année (groupe à faible croissance) sortent davantage de leur refuge le jour que les poissons qui migrent au printemps (groupe à forte croissance). Le gain énergétique associé étant faible, ils ne gagnent rien en poids (Fraser *et al.* 1997).

2.4 INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES LARVES, JUVÉNILES ET ADULTES DE PERCHE

2.4.1 En milieu naturel

2.4.1.1 Influence des facteurs environnementaux sur l'alimentation et le développement des larves de perche

Les larves des espèces du genre *Perca* sont pélagiques durant les premiers stades de développement et expriment une attraction vers la lumière (Thorpe 1977 a, Collette *et al.* 1977). Ce comportement est lié au faible développement de la structure rétinienne, adaptée aux régimes photopiques (Guma'a 1982). Dabrowski (1982 b) montre que le seuil minimal d'intensité lumineuse pour l'alimentation des larves de perche est d'environ 1500 lux, mais il induit déjà une certaine baisse des performances alimentaires par rapport à l'illumination naturelle (environ 45000 lux). Cet auteur observe par ailleurs une corrélation entre le poids des larves et l'augmentation de l'intensité lumineuse. Le régime alimentaire des larves de perche est alors zooplanctonophage et majoritairement diurne bien que les larves de perche soient capables de s'alimenter à l'obscurité (Thorpe 1977 a et b, Dabrowski 1982 b). En conditions photopiques, les larves de perchaude expriment une plus grande sélectivité des proies à forte intensité lumineuse. Ce résultat traduit le compromis entre efficacité alimentaire et acuité visuelle d'une part mais aussi entre prise alimentaire et dépense énergétique associée d'autre part (Furnass 1979, Raisanen et Applegate 1983, Mills *et al.* 1986, Wahl *et al.* 1993, Wanzenböck *et al.* 1996). Les captures de proies nocturnes s'effectuent au hasard des rencontres avec des proies de plus grande taille (Raisanen et Applegate 1983, Mills *et al.* 1986). Les larves de perchaude (taille de 25 - 30 mm ; Whiteside *et al.* 1985, Wahl *et al.* 1993) et de perche (taille de 30 mm ; Thorpe 1977 b) migrent ensuite de la zone pélagique vers la zone littorale au moment de la métamorphose. Whiteside *et al.* (1985) observent ainsi que la migration des perchaudes vers la zone littorale survient lorsque la nourriture se raréfie (J40, taille de 25 mm). A ce stade, leurs structures histologiques (notamment de la rétine) leur confèrent une plus grande adaptation aux conditions du milieu : la formation des mosaïques carrées permet l'augmentation de l'acuité visuelle d'une part (Guma'a 1982) et l'acquisition de structures visuelles scotopiques, les bâtonnets, facilite la vision à de faibles intensités lumineuses d'autre part (figure 6, Wahl *et al.* 1993). Au sein de la zone littorale, les poissons de l'année occupent en effet une position

démersale et adoptent alors un régime alimentaire benthophage ou entomophage (Whiteside *et al.* 1985, Wahl *et al.* 1993). Le spectre de proies disponibles est plus étendu, ce qui assure aux larves une meilleure croissance. Néanmoins, l'accès à cette zone s'accompagne d'un risque de prédation accru (Wahl *et al.* 1993).

Au sein d'une même population s'expriment différents comportements alimentaires puisqu'une fraction de la population peut rester zooplanctonophage (Il'ina 1973). Certaines larves adoptent précocement un comportement cannibale (16 - 17^{ème} jour ; Il'ina 1973), puis ichthyophage (Smyly 1952, Kudrinskaya 1970, Il'ina 1973, Collette *et al.* 1977, Thorpe 1977 a et b, Jellyman 1980). L'expression des comportements grégaires (10 - 11^{ème} jour) est également précoce (Il'ina 1973) ; les poissons cannibales sont davantage solitaires.

2.4.1.2 Influence des facteurs environnementaux sur le comportement et les rythmes d'alimentation des juvéniles et des adultes

Rôle de l'intensité lumineuse comme synchroniseur de l'activité

D'une manière générale, les juvéniles et adultes de perche fuient les fortes intensités lumineuses avec des valeurs préférentielles d'éclairement absolu variant entre 1 et 100 lux (Thorpe 1977 b, Collette *et al.* 1977) ; l'activité est alors inversement proportionnelle à l'illumination (Craig 1977, Thorpe 1977 a et b). Les schémas comportementaux, grégaires ou trophiques, évoluent en fonction de ces valeurs seuils d'illumination. Le comportement alimentaire est principalement décrit comme biphasique avec deux pics d'alimentation à l'aube et au crépuscule (Muncy 1962, Thorpe 1977 a et b, Collette *et al.* 1977, Helfman 1979 et 1981, Fedorova et Drozzhina 1982, Buijse *et al.* 1991, Huusko *et al.* 1996). Ce rythme d'alimentation peut être diurne durant les mois d'été dans les lacs eutrophes où l'atténuation du flux lumineux est telle que les valeurs seuils maximales ne sont pas atteintes (Craig 1977, Thorpe 1977 b, Grant et Kott 1999). Les comportements grégaires évoluent également en relation avec les variations d'intensité lumineuse. Les bancs se dispersent au crépuscule selon des schémas bien précis : augmentation de la vitesse de nage, dernier repas, cassure du groupe, ralentissement puis arrêt de l'activité (Alabaster et Robertson 1961, Helfman 1979). Au lever du soleil, le schéma est inverse ; certaines séquences se déroulent à des valeurs d'illumination plus réduites (Helfman 1979), notamment chez les juvéniles. Ces réponses comportementales s'effectuent à des valeurs seuils minimales d'éclairement auxquelles surviennent les réponses rétino-motrices (Ali *et al.* 1977, Helfman 1977). L'intensité lumineuse, en valeur absolue ou par l'ampleur de ses variations, agit

comme principal synchroniseur de l'activité alimentaire ou grégaire (Helfman 1979). L'activité scotophasique est essentiellement une phase de repos (Jellyman 1980, Helfman 1981) avec une possible migration vers le fond ou la recherche d'abris (Huusko *et al.* 1996, Grant et Kott 1999).

Intégration endogène de la pression de prédation comme moteur de l'activité

Thorpe (1977 b) ou Helfman (1979) décrivent une activité plus précoce dans le temps des juvéniles (0+) par rapport aux adultes durant les phases de l'aube et du crépuscule. L'activité cesse également avant celle des adultes au crépuscule pour éviter le cannibalisme inter-cohorte et éviter la prédation d'autres espèces ichthyophages principalement crépusculaires tels le doré jaune ou le doré noir chez la perchaude (Ali et Anctil 1977, Ryder 1977) ou le sandre *Stizostedion lucioperca* et le brochet chez la perche (Johnson et Müller 1978, Fedorova et Drovzzhina 1982). Ce comportement est une adaptation des juvéniles vis-à-vis de la prédation, notamment de la part des congénères plus âgés. Il explique le schéma nocturne d'activité, observé par Johnson et Müller (1978) chez les juvéniles de perche commune sur la rivière Ängeran proche de la baie de Botnie (Suède) et par Kelso et Ward (1977) chez les juvéniles de perchaude dans un lac du Canada, alors que les adultes sont diurnes.

2.4.2 En élevage

2.4.2.1 Influence des facteurs environnementaux et de l'alimentation sur la survie, le développement, la croissance des larves de perche

La fragilité, la taille des particules alimentaires et la dépendance des larves de perche (Awaiss *et al.* 1992) ou de perchaude (Hale et Carlson 1972, Hinshaw 1986), vis-à-vis d'organismes planctoniques, ont été citées comme des facteurs limitants (Kestemont *et al.* 1996) en matière d'aquaculture intensive de ces espèces. En effet, l'élevage de larves de perche mené avec un aliment composé seul a conduit à des résultats zootechniques médiocres (survies de 4 à 21 % ; Awaïss *et al.* 1992, Tamazouzt 1995, Vlavanou 1996, Fiogbé 1996, Tamazouzt *et al.* 1999). L'utilisation de proies vivantes, rotifères (Awaiss *et al.* 1992, Wang et Eckmann 1994) ou nauplii d'*Artemia* sp. (Fiogbé *et al.* 1995, Fiogbé 1996, Vlavanou 1996, Kestemont *et al.* 1996), a permis d'améliorer sensiblement les performances d'élevage en circuit fermé. Tamazouzt *et al.* (1998) montrent que la taille des particules alimentaires doit être adaptée à l'ouverture de la bouche de la perche (< à 125 µm lors de la première semaine d'alimentation), ce qui explique que seulement 60 à 70 % des larves nouvellement écloses ingèrent les nauplii d'*Artemia* sp. (largeur de 220 µm ; Kestemont *et al.* 1996). Vlavanou *et al.* (1999) obtiennent des taux de survie de l'ordre de 85 % à J14 et des croissances plus élevées en alimentant les larves

directement avec des nauplii d'*Artemia* sp., après un jeun préalable de deux jours. Les rations alimentaires optimales pour la larve de perche sont par ailleurs précisées (6000 rotifères par litre à l'éclosion et 400 - 1000 à l'âge de 12 jours) par Wang et Eckmann (1994). Fiogbé (1996) établit un protocole de rationnement en nauplii d'*Artemia* sp. au cours du temps.

L'utilisation de proies vivantes est néanmoins coûteuse en aquaculture intensive et il est indispensable de lui substituer le plus tôt possible un aliment artificiel. La solution d'un régime mixte peut être privilégiée (Awaiss *et al.* 1992, Fiogbé 1996) mais le plus souvent, la transition est réalisée dans le cadre d'un protocole de sevrage (Bromley et Howell 1983, chez le turbot). Chez la perche, un sevrage précoce induit de fortes mortalités (Kestemont *et al.* 1995) ; ces mêmes auteurs obtiennent de meilleurs résultats de survie en sevrant les larves sur une période de quatre jours à des tailles respectivement de 50 mg (73 %) et 110 mg (99 %).

Ces résultats montrent qu'une meilleure gestion de l'alimentation des larves de perche permet une amélioration significative des performances zootechniques, répondant aux exigences d'une production intensive. Cependant, comme dans la plupart des élevages larvaires, les facteurs alimentaires ne peuvent expliquer l'essentiel des mortalités. Ainsi, la non-inflation de la vessie gazeuse peut être un facteur important de pertes, dans les phases d'élevage larvaire (Paperna 1978, Doroshev *et al.* 1981, Johnson et Katavic 1983, Makino *et al.* 1995). A l'heure actuelle, ce facteur est encore considéré comme un obstacle majeur dans l'aquaculture d'autres *Percoidei* comme le bar et la daurade (Weppe et Bonami 1983), le bar d'Amérique *Morone saxatilis* (Chapman *et al.* 1988) et surtout le doré jaune (Rieger et Summerfelt 1997). La perche est un poisson physocliste à l'âge adulte (Collette *et al.* 1977), mais sa larve physostome nécessite un accès libre à la surface de l'eau pour l'absorption d'air afin de gonfler sa vessie gazeuse (Egloff 1996). L'inflation de la vessie gazeuse a lieu entre le 2^{ème} et le 14^{ème} jour après l'éclosion chez la perche (Egloff *et al.* 1994). L'absence d'inflation de la vessie gazeuse est à l'origine de taux de mortalités élevés en élevage (Ribi 1992) et s'accompagne chez la perche d'anomalies de développement tant en élevage (Bein et Ribi 1994) qu'en milieu naturel (Egloff 1996) ; les poissons sans vessie gazeuse (« coulant ») présentent des lordoses et compensent leur excès de poids en nageant constamment, avec un angle de 30 % par rapport à la surface de l'eau (Egloff 1996). Ces poissons ont une moindre croissance et sont plus fragiles que les perches normales (« flottant », Bein et Ribi 1994, Szczerbowski *et al.* 1998). L'inflation de la vessie gazeuse est principalement dépendante des facteurs environnementaux. La température, la salinité et les facteurs lumineux peuvent également affecter le taux d'inflation de la vessie gazeuse des larves de perche (Bein et Ribi 1994, Egloff *et al.* 1994). Une mauvaise qualité de l'environnement

d'élevage et notamment la présence de dépôts lipidiques de surface empêchent l'accès des larves à la surface (Chatain 1986) ; cependant, des améliorations techniques récentes (sprays de surface) ont été employées avec succès (Szczerbowski *et al.* 1998).

Le cannibalisme des larves et post-larves de perche est un point de blocage majeur. Des taux de cannibalisme de l'ordre de 50 % peuvent être observés en larviculture de perche (Kestemont *et al.* 1995), notamment au moment du sevrage. L'impact du cannibalisme peut être limité par la gestion des variables de population, comme la densité d'élevage (Mélard *et al.* 1994). Pour les post-larves, les tris permettent de limiter l'hétérogénéité de taille (Mélard *et al.* 1995) à des valeurs ne permettant pas le déclenchement du cannibalisme (Baras 1998). La gestion des facteurs alimentaires et environnementaux (température, Mélard *et al.* 1997) peuvent également permettre de limiter le taux de cannibalisme.

Les travaux de Hinshaw (1986) et de Tamazouzt *et al.* (1999) ont mis en évidence le rôle du contraste et de l'intensité lumineuse dans les performances zootechniques des larves respectivement de perchaude et de perche. Les meilleurs résultats de survie et de croissance sont obtenus avec un contraste élevé entre l'aliment et l'arrière plan. De manière similaire, ces auteurs obtiennent de meilleures performances zootechniques avec une valeur d'éclairage de 250 lux. D'après Hinshaw (1985), le seuil d'alimentation de la perchaude se situe aux alentours de 205 lux. Les recherches menées sur le doré en milieu naturel ont montré la préférence de cette espèce pour les lumières atténuées (200 - 300 lux ; Collette *et al.* 1977, Ryder 1977). En fonction de l'illumination des bacs, de la couleur et de la forme des parois, les larves s'agrègent autour des parois (Colesante *et al.* 1986, Moodie *et al.* 1992), traduisant ainsi l'effet miroir (Bristow et Summerfelt 1994, Bristow *et al.* 1996, Rieger et Summerfelt 1997). La dispersion des larves de doré, en relation avec la répartition ou l'atténuation (turbidité) de l'illumination dans les structures d'élevage, facilite l'inflation de la vessie gazeuse, améliore l'acceptation de l'aliment artificiel et limite les phénomènes de cannibalisme (Colesante *et al.* 1986, Loadman *et al.* 1986, Moodie *et al.* 1992, Bristow et Summerfelt 1994, Moore *et al.* 1994 a et b, Bristow *et al.* 1996, Rieger et Summerfelt 1997, Peterson *et al.* 1997).

2.4.2.2 Influence des facteurs environnementaux et de l'alimentation sur la survie, le développement, la croissance des juvéniles de perche

L'obtention d'alevins de perche sevrés est une étape délicate dans la gestion d'un cycle de production ; les récents travaux apportent désormais une bonne maîtrise des techniques d'élevage des premiers stades en système de production extensif (monoculture d'étangs, Fiogbé

et al. 1994, Mélard *et al.* 1995, Desmoulin 1999) ou intensif (élevage larvaire en circuit fermé). Le grossissement des juvéniles de perche jusqu'à la taille commerciale (120 - 140 g) peut être réalisé en circuit ouvert (Mélard *et al.* 1996) ou en cages flottantes dans le milieu naturel (Tamazouzt *et al.* 1996, Fontaine *et al.* 1996 a). Néanmoins, la perche est une espèce sensible aux parasites, bactéries et champignons (Grignard *et al.* 1996) qui peuvent provoquer des mortalités en masse à tous les stades de développement (Mélard *et al.* 1996). Le système de production en bassins, fonctionnant en circuit fermé, présente l'avantage d'un degré de contrôle élevé des paramètres environnementaux (Mélard *et al.* 1996, Fontaine *et al.* 1996 a, Fontaine *et al.* 1997 a et b), notamment de la température (optimum de 23°C, Mélard *et al.* 1995). De plus, la perche est une espèce grégaire (Fontaine *et al.* 1994), qui peut supporter des densités d'élevage élevées (densités usuelles de 50 - 60 kg.m⁻³ et jusqu'à 124 kg.m⁻³; Mélard *et al.* 1996).

De nombreuses études ont permis d'évaluer les performances de croissance en fonction des facteurs alimentaires. A 23°C, les rations quotidiennes d'entretien, optimale, et maximale ont été établies (3 - 300 g ; Mélard *et al.* 1996) et permettent des indices de conversion alimentaires de l'ordre de 1,1 - 2,0 (efficacité alimentaire de 0,5 - 0,9). Les teneurs optimales de protéines (42 - 43 % ; Fiogbé *et al.* 1996) et de lipides (12 - 16 % ; Kestemont *et al.* 1997) des aliments ont également été déterminées. La perche est de plus capable de s'adapter à différentes modalités de distribution de l'aliment (manuel, tapis à bande ou distributeur à la demande ; Fontaine *et al.* 1997 a, Anthouard et Fontaine 1998).

Les juvéniles de perche présentent néanmoins une grande variabilité de croissance (Mélard *et al.* 1995), qui entraîne des mortalités élevées par cannibalisme (Kestemont *et al.* 1995). La « logistique » du cannibalisme a été récemment précisée par Baras (1998) ; un rapport de poids prédateur / proie de l'ordre de 7 permet le déclenchement de l'acte cannibale. Des tris sont donc nécessaires pour limiter le cannibalisme (tous les 14 jours ; Mélard *et al.* 1995), mais s'avèrent coûteux en aquaculture et n'améliorent pas les performances de croissance (Mélard *et al.* 1996).

Anthouard et Fontaine (1998) ont montré que la perche, nourrie avec un distributeur à la demande, a une activité diurne. On peut supposer que les facteurs environnementaux, intensité lumineuse et photopériode, influencent la prise alimentaire, la croissance et la variabilité de croissance de l'espèce, comme cela a déjà été démontré pour une autre espèce grégaire, l'omble chevalier (Jørgensen et Jobling 1993). Huh *et al.* (1976) étudient par ailleurs les effets croisés de la température et de la photopériode sur des juvéniles de perchaude et de doré jaune en

Tableau 13. Influence de la position de l'éclairage (interne ou supérieur) sur les performances de survie, de croissance et d'efficacité alimentaire de juvéniles de poissons téléostéens.

Espèce	Conditions expérimentales			Traitement lumineux	Performances optimales		Auteurs
	Volume (l)	T (°C)	LO (h)		IL / Parois (lux)	Survie (lux)	
<i>Perca flavescens</i> (16,9 mm / 42,6 mm)	750			interne, 10	interne	interne	Malison et Held 1992
<i>Stizostedion vitreum</i> (176 mm)	120	20 / 25	18h	interne, 88 gris clair	non ≠	interne	Siegwarth et Summerfelt 1992
<i>Stizostedion vitreum</i> × <i>Stizostedion canadense</i> (178 mm)	120	20 / 25	18h	interne, 88 gris clair	non ≠	interne	Siegwarth et Summerfelt 1992

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse, T : Température, ≠ : différent

élevage. Chez la perchaude, ils montrent un effet significatif d'une augmentation de la photophase sur la croissance (photopériode optimale de 16h). Chez le doré, bien que le choix d'une température élevée soit primordial pour la croissance, le choix d'une photophase longue permet d'obtenir les meilleures performances zootechniques à température constante. Malison et Held (1992) améliorent aussi les performances zootechniques lors du sevrage de post-larves de perchaude par une illumination interne, qui facilite l'adaptation à l'aliment artificiel et limite l'expression du cannibalisme. Des résultats comparables sont obtenus par Siegwarth et Summerfelt (1992) qui montrent l'intérêt d'un éclairage interne sur les performances zootechniques du doré par rapport à un éclairage externe ; un éclairage interne permet le phototactisme vers le nourrisseur et réduit l'influence des perturbations extérieures (mouvement autour des bassins, relevé des morts ou siphonnage). De plus, les comportements agressifs sont sensiblement atténués (tableau 13, Malison et Held 1992, Siegwarth et Summerfelt 1992).

Enfin, les facteurs lumineux peuvent interagir avec le développement des gonades (De Vlaming 1972), ce qui peut affecter la croissance et la composition corporelle des poissons (Imsland *et al.* 1997). De plus, les facteurs environnementaux peuvent modifier les rythmes d'activité et d'alimentation (Barlow *et al.* 1995), l'efficacité alimentaire et les rétentions et pertes en nutriments.

3 ETUDE EXPÉRIMENTALE

Dans l'élevage des larves, post-larves et juvéniles de perche, la maîtrise des facteurs environnementaux (photopériode et intensité lumineuse) est incomplète à l'heure actuelle. Ainsi, le choix de la photopériode d'élevage des larves et juvéniles (16 h) s'effectue sur la base des travaux de Huh *et al.* (1976), menés sur des juvéniles de perchaude. La photopériode, de contrôle facile en élevage, suscite cependant une grande variabilité de réponse en terme de survie, de développement et de croissance, d'hétérogénéité de taille et de cannibalisme, selon l'espèce et son stade de développement. Plusieurs études ont montré l'influence positive de photopériodes longues sur la croissance des larves, mais l'extension de la durée du jour peut altérer le développement ultérieur.

Chez la larve de perche, Tamazouzt *et al.* (1999) recommandent l'utilisation de bassins avec des parois claires et le choix d'une intensité lumineuse de 250 lux, au terme d'une expérience d'une durée de 14 jours avec un aliment artificiel. Cependant, ces auteurs soulignent l'intérêt de préciser les effets de l'intensité lumineuse en menant les investigations sur des périodes expérimentales plus longues et en utilisant un protocole alimentaire plus approprié (utilisation de proies vivantes telles les nauplii d'*Artemia* sp.). L'intensité lumineuse joue en effet un rôle capital pour les poissons et leur larve, qui ont besoin de lumière pour détecter et « capturer » l'aliment. Des valeurs seuils minimales d'intensité lumineuse pour l'alimentation ont été observées selon l'espèce, quel que soit le stade physiologique. Chez les larves et post-larves, des valeurs d'intensité lumineuse supérieures à cette valeur seuil favorisent la survie et la croissance. Cependant, un éclairage trop important peut altérer le développement et nuire à la survie. Chez les juvéniles, l'influence de l'intensité lumineuse semble plus minime mais peut avoir une influence sur la croissance selon l'espèce.

Il convient donc de déterminer les valeurs optimales de photopériode et d'intensité lumineuse, favorisant la survie et la croissance, limitant l'hétérogénéité, au cours de l'élevage des larves, post-larves et juvéniles de perche. Différents niveaux d'actions seront envisagés au cours de cette étude expérimentale, afin d'obtenir des critères de choix aux différents stades physiologiques considérés.

3.1 INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE ET DE L'INTENSITE LUMINEUSE SUR LA SURVIE, LA CROISSANCE ET L'HETEROGENEITE DES LARVES ET POST-LARVES DE PERCHE

3.1.1 Introduction

Les facteurs environnementaux (intensité lumineuse et photopériode) jouent un rôle majeur dans le développement et dans le comportement alimentaire (donc la survie et la croissance) des larves. Les facteurs lumineux peuvent également réduire l'intensité des interactions sociales et du cannibalisme. L'objectif de cette étude est de déterminer l'influence des facteurs environnementaux, photopériode et intensité lumineuse, sur les larves de perche lors de leur première alimentation avec des proies vivantes et sur les post-larves de perche au cours de la période de transition alimentaire. Quatre expériences ont été réalisées pour procéder à l'étude des influences respectives de la photopériode et de l'intensité lumineuse. D'une durée de 21 jours, elles ont été menées d'une part sur des larves nouvellement écloses (J1 - J22) et d'autre part au cours de la période de sevrage alimentaire sur des post-larves (J40 - J61). Les différents niveaux d'action des facteurs environnementaux sont présentés afin de définir des critères de choix et de déterminer les valeurs optimales :

- effet des facteurs lumineux sur la survie, le développement et la croissance des larves,
- relation entre les facteurs environnementaux et l'inflation de la vessie gazeuse, et
- limitation des interactions sociales par l'aménagement de la photopériode et de l'intensité lumineuse.

3.1.2 Matériel et méthodes

3.1.2.1 Conditions d'élevage

Structures d'élevage

Les travaux ont été menés dans un local climatisé (15 m²), équipé d'une structure à deux étages comprenant 12 cuves cylindro-coniques à fond bleu en polyester stratifié d'un volume utile de 25 litres ($\varnothing = 50$ cm, h = 48 cm). L'ensemble, conçu à partir d'une application de techniques aquariologiques mises au point par Fontaine *et al.* (1996 b), forme un circuit fermé (figure 9). L'eau est filtrée mécaniquement et biologiquement au travers de mousses de polyuréthane. La pompe (type SIREM, PB IC 245 A1B, taux de recyclage de 2077 l.h⁻¹) achemine l'eau filtrée, puis stérilisée par le biais d'un réacteur à rayonnement U.V., vers un château d'eau d'un volume

Tableau 14. Valeurs moyennes (\pm écart-type) des paramètres physico-chimiques au cours des expériences sur les larves et post-larves de perche (*Perca fluviatilis* L.)

	LO Larves (4-5/98)	LO Post-larves (7/97)	IL Larves (5-6/98)	IL Post-larves (6-7/98)
Température (°C)	22,0 ($\pm 0,4$)	23,3 ($\pm 0,8$)	21,9 ($\pm 0,4$)	22,1 ($\pm 0,2$)
Oxygène (mg.l ⁻¹)	7,1 ($\pm 0,8$)	5,8 ($\pm 0,8$)	7,2 ($\pm 0,8$)	7,9 ($\pm 0,4$)
pH	7,9 ($\pm 0,1$)	7,4 ($\pm 0,1$)	7,9 ($\pm 0,1$)	7,9 ($\pm 0,3$)
Azote ammoniacal (mg.l ⁻¹)	0,15 ($\pm 0,12$)	0,03 ($\pm 0,02$)	0,04 ($\pm 0,02$)	0,02 ($\pm 0,01$)
Azote nitreux (mg.l ⁻¹)	0,10 ($\pm 0,04$)	0,02 ($\pm 0,03$)	0,06 ($\pm 0,03$)	0,12 ($\pm 0,06$)

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), IL : Intensité lumineuse



Figure 9. Présentation des structures d'élevage larvaire.

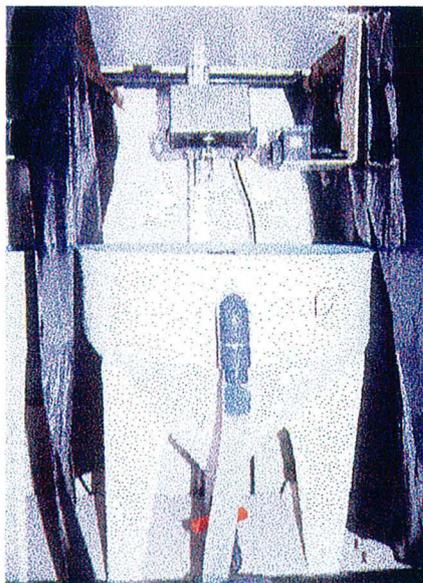


Figure 10. Disposition des éclairages au sein des structures d'élevage.

de 120 l, où l'eau est oxygénée par une diffusion d'air surpressé (diffuseur microporeux en inox fritté). L'eau est ensuite distribuée vers les cuves d'élevage par gravité grâce à des piquages individuels ($\varnothing = 14$ cm) opérés directement à la base du château d'eau. Dans chaque cuve, l'alimentation en eau est ascendante et l'évacuation s'effectue par le biais d'un trop-plein muni d'une crépine (maille de 350 μm pour les larves et de 1 mm pour les post-larves) vers le bac de filtration. Le taux de renouvellement de l'eau est maintenu constant par l'intermédiaire de robinets installés sur chaque amenée d'eau, respectivement à 25 % par heure pour les larves et à 50 % par heure pour les post-larves durant toute la durée des expériences. Chaque cuve d'élevage est protégée des lumières parasites par le biais de bâches de plastique noir (figure 10).

Qualité de l'eau (tableau 14)

Les paramètres physico-chimiques de l'eau sont régulés. La température de l'eau (mesurée quotidiennement), initialement de 17°C lors du transfert des larves, est augmentée progressivement pour atteindre 19°C à J1, puis 22°C dès J3. La concentration en oxygène dissous est relevée tous les jours à l'aide d'un thermo - oxymètre de type Bioblock Oxi 320 Set et reste supérieure à 6 mg.l^{-1} dans les cuves. Le pH est mesuré à partir d'un pH-mètre Bioblock pH 330 Set et maintenu à des valeurs comprises entre 7 et 8. Si le pH devient trop faible (inférieur à 7), il est relevé avec des apports d'hydrogencarbonate de sodium (NaHCO_3). Les concentrations en azote ammoniacal total N-NH_4^+ et en azote nitreux N-NO_2^- sont mesurées par dosage spectrophotométrique, respectivement par les méthodes au bleu d'indophénol et à la sulfanilamide (Spectrophotomètre Cary 1E U.V. - Visible). Les valeurs mesurées durant l'ensemble des expérimentations larvaires restent comprises entre 0,00 et 0,20 $\text{mg N-NH}_4^+.\text{l}^{-1}$, et 0,00 et 0,15 $\text{mg N-NO}_2^+.\text{l}^{-1}$. Ces paramètres physico-chimiques sont mesurés trois fois par semaine.

3.1.2.2 Alimentation

Larves

Les larves sont nourries avec des nauplii d'*Artemia* sp. (Souche "E.G", San Francisco Bay, Artemia system, INVE) à partir du 3^{ème} jour après l'éclosion. Les cystes subissent une décapsulation, c'est-à-dire la lyse du chorion par chloration à l'hypochlorite de sodium (Lavens et Sorgeloos 1996), puis sont déshydratés dans une solution hypersaline (300 ‰) et stockés au réfrigérateur (5°C) pendant plus d'un mois, sans que le taux d'éclosion ne soit altéré (voisin de 90 %). L'incubation des cystes ($T = 20 - 22^\circ\text{C}$, 200 - 300 lux) est réalisée dans une cuve cylindro-conique de 80 litres, à une densité de 5 g.l^{-1} , dans une solution d'eau de mer

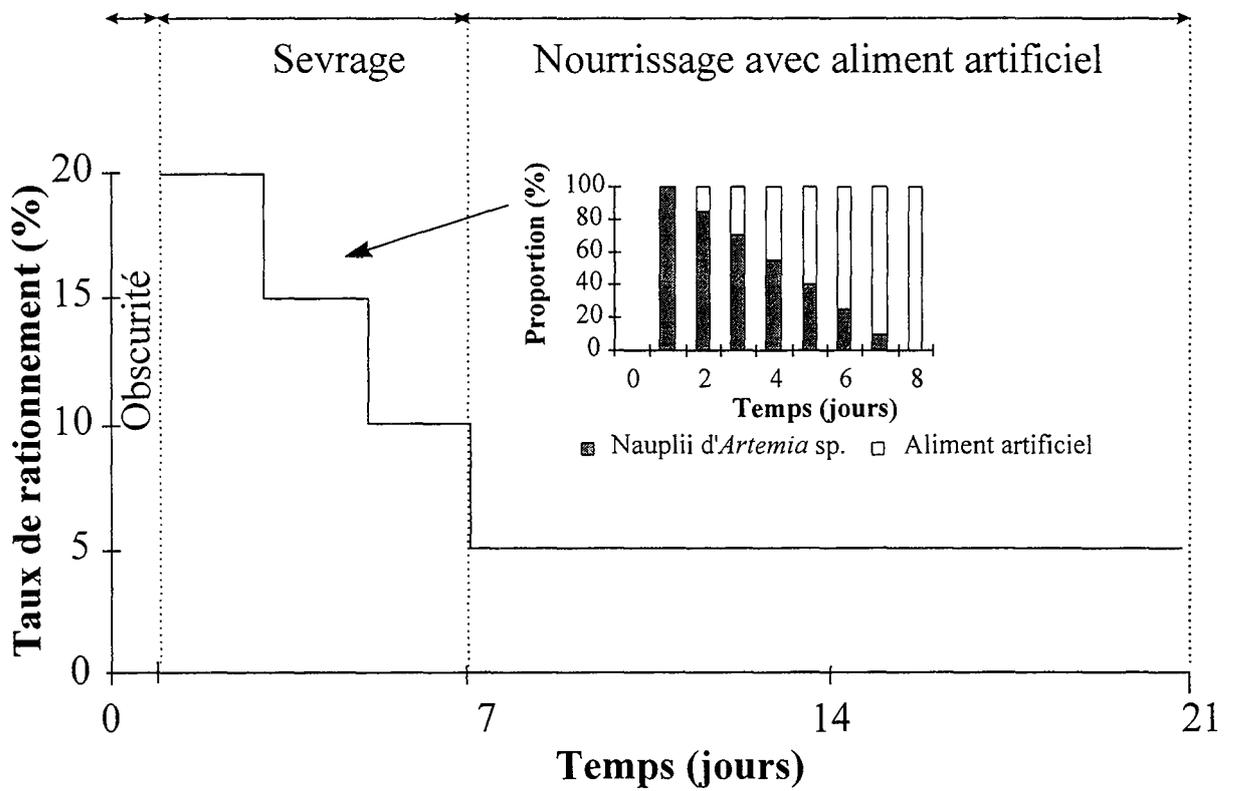


Figure 11. Protocole de nourrissage et de sevrage des post-larves de perche (J40-J61)

reconstituée (Sel Reef Crystal, S = 30 ‰). Après 20 h d'incubation (Instar I, A0), les nauplii (taille de $423 \pm 49 \mu\text{m}$) sont filtrés (maille de $100 \mu\text{m}$) et concentrés dans une solution à 10 ‰, puis distribués aux larves (début du nourrissage à 9h00). Le taux de rationnement, exprimé en pourcentage de matière sèche (MS) de la biomasse totale, est fixé à 40 ‰ (Fiogbé 1996) et décroît progressivement ($1 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$) pour atteindre 20 ‰ à la fin de l'expérimentation. Pour ce calcul, le poids sec d'un instar I (A0) de nauplii est estimé à $16 \mu\text{g}$ (Bryant et Matty 1980) et l'évaluation quotidienne du poids des larves est réalisée à partir de courbes de croissances théoriques obtenues dans le cadre de deux expériences préliminaires réalisées dans ces mêmes structures. Le volume des rations est calculé après comptage des nauplii d'*Artemia* sp. sous la loupe binoculaire (Leica Wild M3C) et estimation du taux d'éclosion. Quatre pompes péristaltiques (pompes Minipuls, Gilson, tuyaux de $3,16 \text{ mm}$ de diamètre) permettent de fournir à chaque unité expérimentale un repas par heure d'éclairement (durée du repas de 15 minutes). La période de nourrissage correspond à la durée de la photophase.

Post-larves (figure 11)

Les post-larves sont laissées à l'obscurité pendant les 24h qui suivent le transfert. L'alimentation débute à J1, avec un régime composé exclusivement de nauplii d'*Artemia* sp., distribués toutes les heures par le biais de pompes péristaltiques (pompes Minipuls, Gilson, tuyaux de $3,16 \text{ mm}$ de diamètre). La proportion de nauplii d'*Artemia* sp. dans la ration décroît de 15 ‰ par jour pendant 7 jours. Dans le même temps, la proportion d'aliment artificiel dans la ration augmente chaque jour de 15 ‰. Le rationnement, initialement de 20 ‰ de la biomasse (en MS), décroît de 5 ‰ tous les deux jours pendant les sept jours d'alimentation mixte (Fiogbé 1996), puis est maintenu à 5 ‰ de la biomasse lors de l'utilisation exclusive de l'aliment artificiel. L'aliment composé (Aliment BioMar Aquastart 15.20 n°1, $500 \mu\text{m}$, 55 ‰ de protéines et 12 ‰ de lipides) est distribué toutes les heures au moyen de 12 distributeurs automatiques Rena D50, disposés latéralement à une hauteur de 15 cm de la cuve, sur un support en P.V.C., dont le déclenchement est synchronisé par des minuteurs électroniques.

3.1.2.3 Variables environnementales

L'éclairage central des cuves cylindro-coniques est assuré par des boîtiers comprenant un tube blanc fluorescent compact de type "Triax" (Philips, 13 W - 6500 °K). La régulation de l'intensité lumineuse s'effectue en continu par un diaphragme "Iris" en laiton traité. Les valeurs d'intensité lumineuse sont fixées à l'aide d'un luxmètre – photomètre (Bioblock, précision : 1 lux). Les éclairages sont fixés à 25 cm de la surface de l'eau et disposés de manière à fournir un éclairage

central (figure 10). L'intensité lumineuse est mesurée au centre de la cuve et à la surface de l'eau. A l'obscurité, la valeur de l'intensité lumineuse au centre de chaque cuve est inférieure au seuil de détection du luxmètre (< 1 lux). Les différentes durées du jour sont fixées par le biais d'horloges électriques. L'illumination des cuves débute à 9h00.

3.1.2.4 Matériel biologique

Influence de la photopériode

a) Larves

Les larves sont issues d'une seule ponte (même fratrie) récoltée au Centre Piscicole du Domaine de Lindre (Moselle, France), le 12 avril 1998. Le ruban d'œufs est incubé, dès son arrivée au laboratoire le 17 avril, à une température de 14°C (température optimale pour l'incubation des œufs de perche, Hokanson 1977). Le ruban est fixé sur un support métallique placé dans une bassine de couleur blanche. Un léger renouvellement d'eau (réseau urbain, $T = 13^{\circ}\text{C}$) permet de maintenir l'équilibre thermique et l'oxygénation des œufs. Cette incubation est réalisée à l'obscurité. L'éclosion en masse (J0) a lieu le 22 avril. A cette date, le renouvellement de l'eau est coupé et l'oxygénation est assurée par un faible bullage d'air surpressé. La température de l'eau dans le bac d'incubation est progressivement augmentée, jusqu'à ce qu'elle atteigne 17°C . Le transfert vers les structures d'élevage est réalisé le 23 avril. Les larves ($P_i = 1,04$ mg, $T_i = 6,25$ mm ; $n = 30$) sont réparties manuellement dans les différentes cuves cylindro-coniques (625 larves par cuve ; 25 larves par litre ; température de 17°C). Les larves sont ensuite laissées à l'obscurité et à jeun jusqu'à J3 ; les larves nourries avec un jeun initial de 2 ou 3 jours présentent en effet les taux de croissance les plus élevés (Vlavinou *et al.* 1999). Pendant cette période, la température augmente progressivement pour atteindre la valeur de 19°C , température optimale pour la survie des larves fraîchement écloses selon Hokanson (1977).

b) Post-larves

Les post-larves sont issues d'une même ponte récoltée dans le milieu naturel (souche "Léman", INRA Thonon-les-Bains) et ont été élevées dans un bac de 1700 l (LO 12 : 12, $T = 22^{\circ}\text{C}$) avec un nourrissage à base exclusivement de nauplii d'*Artemia* sp. selon le protocole de nourrissage préalablement défini. Le transfert est réalisé à J40 (15 juillet 1997) avec une répartition aléatoire et manuelle des post-larves ($P_i = 83,8$ mg, $T_i = 20,3$ mm ; $n = 30$) dans les 12 cuves cylindro-coniques. La densité initiale est de 10 post-larves par litre.

Influence de l'intensité lumineuse

a) Larves

Les larves sont issues d'une seule ponte (même fratrie) récoltée dans un plan d'eau sur source froide à Vaux-Varnimont (9°C ; Meurthe-et-Moselle, France) le 14 mai 1998. Le ruban d'œufs est incubé dès l'arrivée au laboratoire le 15 mai 1998 à une température de 14°C, selon le protocole mis en place pour l'expérience sur la photopériode. L'éclosion en masse (J0) a lieu le 19 mai et le transfert est réalisé le 20 mai. Les larves ($P_i = 0,75$ mg, $T_i = 6,19$ mm ; $n = 30$) sont réparties manuellement dans les différentes cuves cylindro - coniques (625 larves par cuve ; 25 larves par litre ; $T = 17^\circ\text{C}$), puis laissées à l'obscurité et à jeun jusqu'à J3 (Vlavanou *et al.* 1999).

b) Post-larves

Les post-larves sont issues de la même ponte que précédemment. L'excédent de larves a été élevé dans un bac de 500 l (LO 12 : 12, $T = 22^\circ\text{C}$, 238 lux) avec un nourrissage exclusivement à base de nauplii d'*Artemia* sp. fraîchement éclos selon le protocole de rationnement usuel. Après un tri initial pour limiter le coefficient de variation pondérale à une valeur seuil de 30 % ($CV_i = 29,3$ %), le transfert est réalisé le 25 juin 1998. Les post-larves sont comptées manuellement et réparties dans les 12 cuves d'élevage (125 post-larves par cuve ; $P_i = 45,95$ mg, $T_i = 17,16$ mm ; $n = 30$). La densité initiale est de 5 individus par litre.

3.1.2.5 Conditions expérimentales

Photopériode

Au cours de cette expérience, la valeur de l'éclairement est fixée à 90 lux. En effet, les résultats de Thorpe (1977 a), Hinshaw (1985), Tamazouzt (1995) et Tamazouzt *et al.* (1999), montrent la préférence des larves de perche pour des valeurs crépusculaires d'intensité lumineuse.

Les durées de photophase testées sont respectivement **8h, 12h, 16h et 24h** (mise sous tension de l'éclairage à 9h00) et sont réglées au moyen d'horloges électriques. Le nombre de repas au cours des expériences sur les larves et les post-larves est fixé à un repas par heure d'éclairement soit respectivement à 8, 12, 16 et 24 repas pour les traitements 8h, 12h, 16h et 24h. L'effet traitement considéré dans le modèle englobe donc à la fois la durée du jour et le nombre de repas. Chaque modalité « traitement » présente trois réplicats ; la répartition des modalités « traitement » sur les différentes unités expérimentales au sein de la structure d'élevage est réalisée suivant un plan en randomisation totale.

Tableau 15. Définition des principaux descripteurs utilisés dans le cadre des expérimentations larvaires et post-larvaires.

Paramètre	Définition	Formule
N	Nombre d'individus par bac	
Sb	Survie calculée selon la formule de Bergot <i>et al.</i> (1986)	$Sb (\%) = 100 \times \sum_j N_j / N'_{j-1}$
Sr	Survie réelle en %	$= 100 \times N_f / (N_i - p)$
VG	Taux d'inflation de la vessie gazeuse	
Nd	Nombre d'individus disparus	$= N_i - N_f - p - Mr$
C	Pourcentage de disparu	$= Nd / (N_i - p)$
Ne	Nombre d'individus énucléés parmi les morts recensés	
E	Pourcentage d'individus énucléés	$= 100 \times Ne / Mr$
P (mg)	Poids moyen	
CV (%)	Coefficient de variation pondérale initial en %	$CV (\%) = 100 \times \text{écart-type} / \text{moyenne}$
B (g)	Biomasse	
Gb (g)	Gain de biomasse en grammes	$= B_f + B_p - B_i$
Qa	Quantité d'aliment distribuée	
EA	Efficacité alimentaire	$= Gb \cdot Qa^{-1}$
TCS (%.j ⁻¹)	Taux de croissance spécifique	$= 100 \times (\ln(P_f) - \ln(P_i)) / \sum_j$
T (mm)	Taille	
TCSt (%.j ⁻¹)	Taux de croissance spécifique en taille	$= 100 \times (\ln(T_f) - \ln(T_i)) / \sum_j$

p désigne le nombre d'individus prélevés. N_j correspond au nombre d'individus théoriques le jour j (avant prélèvement) et N'_j au nombre d'individus après prélèvement (N'_j = N_j - j).

Mr représente les mortalités recensées.

i : initial, f : final

Intensité lumineuse

Suite aux travaux menés sur la photopériode, la durée de la photophase est fixée à 24h pour les larves et à 16h pour les post-larves. Le nombre de repas est fixé à un repas par heure d'éclairement (24 repas pour les larves et 16 repas pour les post-larves).

Les valeurs d'éclairement ont été fixées respectivement à **5, 30, 90 et 400 lux**. Ce choix a été effectué dans le but de déterminer les valeurs seuils minimales d'intensité lumineuse permettant une alimentation correcte des larves et des post-larves. Le choix de la valeur maximale d'intensité lumineuse, volontairement limitée en référence aux travaux de Tamazouzt *et al.* (1999), a été réalisé afin de conserver un spectre lumineux identique (6500 K) entre les traitements. L'effet traitement considéré dans le modèle correspond donc à la valeur de l'illumination. Chaque modalité présente trois réplicats ; la répartition des modalités « traitement » sur les différentes unités expérimentales au sein de la structure d'élevage est réalisée selon un plan en randomisation totale.

3.1.2.6 Paramètres étudiés

Le siphonnage quotidien des dépôts résiduels de nauplii d'*Artemia* sp. et / ou d'aliment non consommé présents sur le fond des bacs permet de récupérer les morts et de les compter. La survie est alors calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986), qui permet de tenir compte des prélèvements réalisés. Le dénombrement final permet le calcul du taux de survie réel et du taux de disparition, estimateur du taux de cannibalisme. 4 prélèvements (J0, J7, J14, J21) sont réalisés afin de procéder au suivi de la croissance. On procède à un prélèvement au hasard (par siphon) respectivement de 30 larves et 15 post-larves avant et après (15 minutes) la distribution du premier repas. 20 larves et 10 post-larves sont utilisées pour la détermination du contenu enzymatique digestif ; 10 larves et 5 post-larves sont utilisées pour la détermination de l'ingéré¹ par morphométrie. Les larves prélevées en vue des analyses enzymatiques sont conservées à une température de -80°C, celles échantillonnées pour l'étude de l'ingéré sont conservées dans une solution de formol à 10 %. Les données de croissance sont interprétées en terme principalement de poids et de taille moyens et d'hétérogénéité de poids, estimée à partir du coefficient de variation pondérale (CV, %). Elles sont obtenues sur les larves conservées dans le formol lors des prélèvements intermédiaires (n = 10) et sur l'intégralité de la population restante lors du contrôle de croissance final. Les poids moyens sont calculés à partir de pesées réalisées avec une

¹ Remarque : Pour justifier l'importance du nombre d'individus échantillonnés, les prélèvements ont été réalisés dans le cadre du projet FAIR en collaboration avec les Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix pour des analyses complémentaires de mesure de la composition enzymatique digestive et de l'ingéré.

Tableau 16. Modèles d'analyse de variance (ANOVA) des données relatives aux expériences sur l'influence de la photopériode et de l'intensité lumineuse (effet « traitement ») sur les larves et post-larves de perche et décomposition des sources de variabilité.

a) ANOVA 1

Source de variabilité	d.d.l	
Traitement	3	
Résiduelle	8	

b) Split-plot sur le temps

Source de variabilité	d.d.l	
Traitement	3	
Temps	2	
Temps * Traitement	6	
Bac [Traitement]	8	
Résiduelle	16	

d.d.l. : degrés de liberté

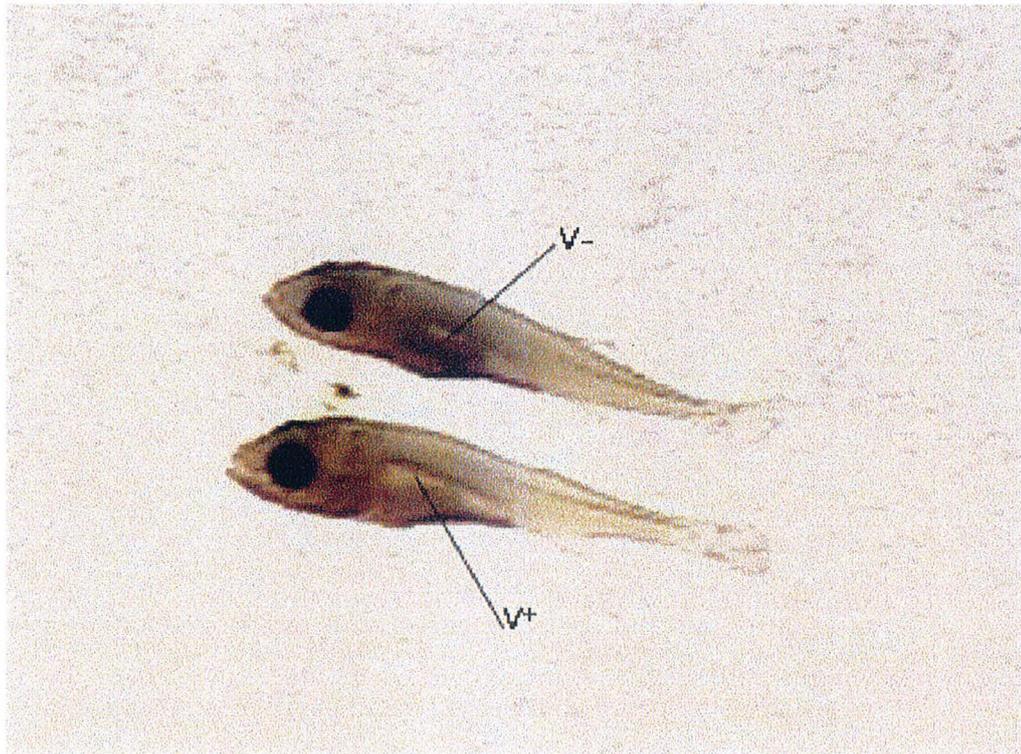


Figure 12. Critères de choix pour la détermination du taux d'inflation de la vessie gazeuse (V^+ : présence d'une vessie gazeuse, V^- : absence de vessie gazeuse).

balance Mettler AE- 240 (précision : 0,0001 g). Les données de taille sont obtenues par mesure des larves sous la loupe binoculaire (Leica Wild M3C).

On procède par ailleurs à l'évaluation du taux d'inflation de la vessie gazeuse sur les larves prélevées au terme de l'expérience et conservées dans une solution de formol à 10 %. 15 larves sont mesurées et observées à l'œil nu, par transparence au travers d'un écran de papier blanc illuminé par une source lumineuse de forte intensité (lampe OSRAM Longlife, 20 W, 50 - 60 Hz). L'inflation de la vessie gazeuse se caractérise par une bulle d'air réfractant la lumière située entre la colonne vertébrale et le tube digestif ; le critère de choix (présence de la vessie gazeuse, larves V⁺, ou absence, larves V⁻) est présenté sur la figure 12, en référence aux travaux menés par Chatain (1986) et par Chatain et Ounaïs-Guschemann (1990) sur la larve de bar. Les principaux descripteurs utilisés lors de ces expériences sont explicités dans le tableau 15.

3.1.2.7 Analyse statistique

A la fin de chaque expérience, tous les paramètres zootechniques définis dans le tableau 15 font l'objet d'une analyse de variance à un facteur (ANOVA 1), avec l'effet « traitement » considéré comme effet fixe (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 16 a). Pour l'analyse du suivi des données selon le temps, une ANOVA 1 est réalisée à chaque temps pour vérifier l'hypothèse de normalité des résidus. Ensuite, le temps est pris en compte dans un modèle en split-plot sur le temps. Le modèle d'analyse des données est un modèle mixte équilibré hiérarchisé. Les effets " traitement " et " temps " sont considérés comme des effets fixes. L'effet " bac " est considéré comme aléatoire et hiérarchisé dans le traitement (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 16 b). Les données sont analysées avec la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996). En conséquence, les valeurs des variables analysées correspondent aux moyennes des mesures obtenues pour chaque unité expérimentale, ajustées des effets des autres facteurs (lsmeans). Pour l'ANOVA 1, les moyennes sont comparées par un test de Newman-Keuls, adapté pour des modèles équilibrés. Pour l'ANOVA en split-plot, les différences entre lsmeans obtenues à chaque temps sont comparées avec un test de Fisher par la méthode des contrastes. Pour chaque test, le seuil de probabilité considéré comme significatif est fixé à 5 %.

Tableau 17. Influence de la durée de la photophase LO et du nombre de repas en nauplii d'*Artemia sp.* sur la survie et la croissance de larves de perche (*Perca fluviatilis*) élevées pendant 21 jours. Les données présentent les valeurs moyennes. Dans une même ligne, les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$).

Paramètre	Photopériode				E.T.R.	<i>p</i>
	8h	12h	16h	24h		
Ni	625	625	625	625		
Nf	80 a	113 a	126 a	145 a	31	$p = 0,161$
Sb (%)	43,5 a	48,8 a	53,2 a	59,6 a	6,0	$p = 0,060$
Sr (%)	15,9 a	22,3 a	25,0 a	28,6 a	6,2	$p = 0,163$
C (%)	19,8 a	18,7 a	21,8 a	25,0 a	5,9	$p = 0,594$
VG (%)	90,0 a	90,0 a	97,8 a	82,2 a	11,6	$p = 0,486$
Pi (mg)	1,04	1,04	1,04	1,04		
Pf (mg)	21,7 a	68,3 b	62,2 b	67,8 b	14,8	$p = 0,013$
CVi (%)	19,6	19,6	19,6	19,6		
CVf (%)	43,4 c	34,8 b, c	24,0 a	30,8 a, b	5,4	$p = 0,013$
TCS (%.j ⁻¹)	14,4 a	19,9 b	19,3 b	19,7 b	1,2	$p < 0,002$

N est le nombre de larves de perche (i : initial, f : final). Sb et Sr désignent la survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986) et la survie réelle au terme de l'expérience. C et VG sont respectivement les taux de cannibalisme et d'inflation de la vessie gazeuse. P est le poids moyen des larves de perche, CV désigne le coefficient de variation pondérale des larves. TCS représente le taux de croissance spécifique des larves.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p = probabilité

3.1.3 Résultats

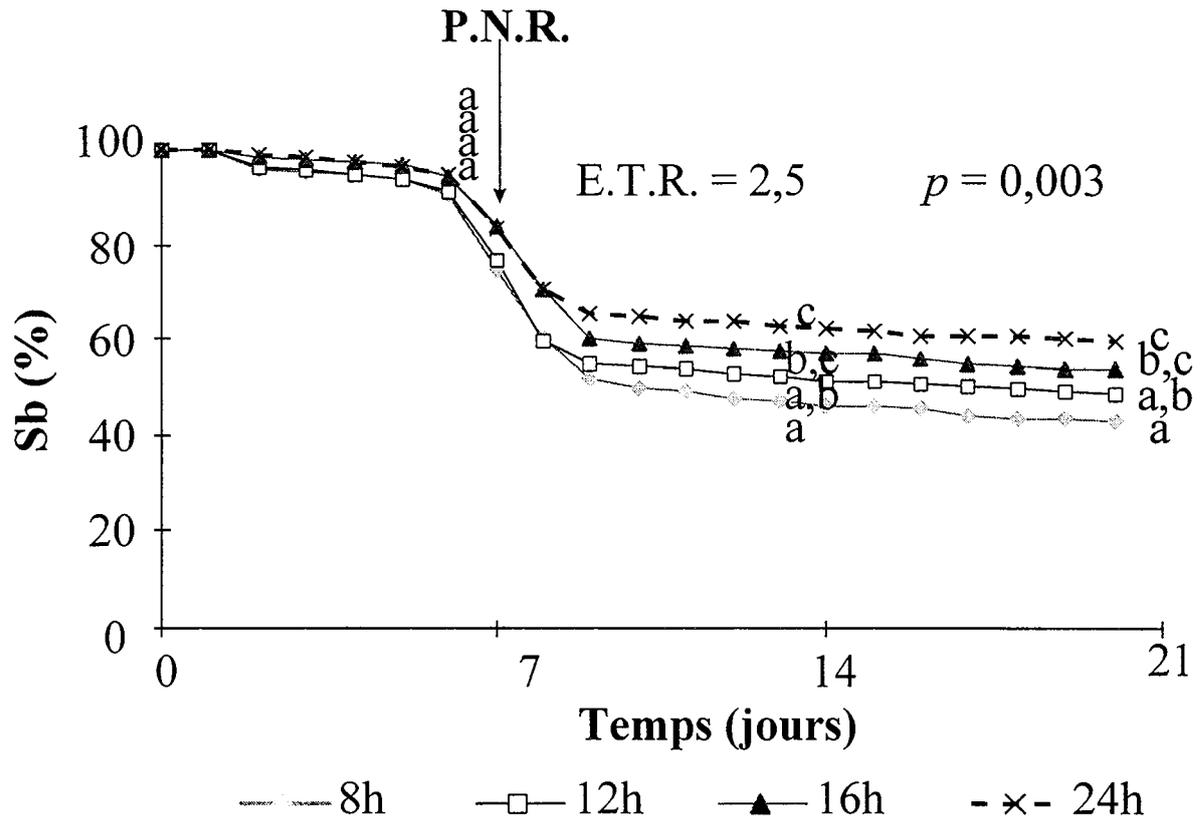
3.1.3.1 Influence de la photopériode

L'objectif des deux expériences réalisées sur la photopériode est de déterminer les valeurs optimales de durée de la photophase. La première expérience menée sur les larves doit préciser si l'augmentation de la durée du jour favorise l'alimentation, la survie et la croissance des larves, sans affecter leur développement, notamment lors de la résorption de la vésicule vitelline et de l'inflation de la vessie gazeuse. La seconde expérience a pour objet de préciser si l'augmentation de la durée de la photophase et/ou le nombre de repas favorisent la transition alimentaire d'une alimentation à base de proies vivantes à un régime alimentaire constitué exclusivement d'un aliment composé. De manière complémentaire, il convient de préciser si une gestion appropriée de la durée de la photophase et/ou du nombre de repas permettent de limiter l'hétérogénéité de taille et le cannibalisme, au cours de l'élevage des larves et post-larves de perche.

Larves (tableau 17)

- Comportement alimentaire et interactions sociales

Dès le début de l'expérience, les larves montrent une grande sensibilité phototactique, sont attirées par la source lumineuse et se positionnent en surface. Par contre, à l'obscurité, elles restent sur le fond. En conditions photopiques, les larves sont constamment en activité en surface et à la recherche de proies. Elles adoptent une position trophique caractéristique. Leur corps forme un « S » lorsqu'elles s'orientent vers la proie, puis se détend en direction de la proie. De nombreux échecs sont observés au départ (fuite de la proie). Progressivement, la cavité abdominale des larves prend une teinte orangée traduisant l'ingestion de nauplii d'*Artemia* sp.. La dispersion des larves, faible durant les premiers jours d'élevage (J1 - J3), augmente progressivement. Les larves occupent alors toute la colonne d'eau (J3 - J5) ; quelques larves cependant se répartissent sur les bordures et tournent en spirale sur elles-mêmes. Ce comportement n'est plus observé à partir du 5^{ème} jour d'expérimentation. Le premier acte cannibale (queue d'une larve dépassant de la cavité buccale d'un congénère) est observé à J12 (âge des larves : 13 jours). A partir du 17^{ème} jour d'élevage (âge des larves : 18 jours), les comportements grégaires se manifestent et les larves forment un banc compact se déplaçant rapidement au centre de la cuve. Quelques individus de plus grande taille apparente (vraisemblablement cannibales) restent positionnés au fond de la cuve.



P.N.R. = Point de non retour (résorption des réserves vitellines)

Figure 13. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas en nauplii d'*Artemia* sp. sur la survie des larves de perche *Perca fluviatilis* L..

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Sb : Survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986)

- Survie – Cannibalisme (tableau 17, figure 13)

Le taux de survie réel², calculé à partir du nombre d'individus recensés dans les cuves d'élevage au terme de l'expérimentation, ne diffère pas significativement avec l'augmentation de la photopériode et atteint 28,6 % à 24h de photophase ($p > 0,05$). Les taux de survie finaux, calculés selon la formule de Bergot *et al.* (1986), varient entre 43,5 et 59,6 % et ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$), en raison vraisemblablement de l'écart type résiduel (E.T.R.) élevé qui masque l'effet traitement principal.

L'évolution de la survie larvaire au cours du temps montre une baisse marquée entre J7 et J9 (âges des larves : 8 - 10 jours). A partir de cette date, le taux de survie se stabilise et suit un plateau jusqu'à la fin de l'expérience. L'analyse des résultats en tenant compte de l'effet « temps » montre qu'à partir de J14 et jusqu'à la fin de l'expérience, la survie est significativement plus élevée ($p < 0,05$) dans le traitement à 24 h de photophase que dans les traitements à photophase courte, 8h et 12h (figure 13). Les taux de survie dans les traitements à 16h et 24h ne diffèrent pas significativement au cours du temps ($p > 0,05$).

Le taux de disparition C, estimateur du cannibalisme, atteint 18,7 à 25,0 %, indépendamment du traitement ($p > 0,05$).

- Inflation de la vessie gazeuse

La durée de la photophase n'influence pas significativement ($p > 0,05$) le taux d'inflation de la vessie gazeuse, compris entre 82,2 % (24h) et 97,8 % (16h). Un taux élevé de larves V (40 %) est retrouvé dans un réplicat du traitement 24h, ce qui explique la valeur moyenne plus faible dans ce traitement et l'E.T.R. élevé.

- Croissance (figures 14, 15, 16)

Le poids final des larves du traitement 8h est significativement plus faible ($p < 0,05$) que celui des larves des traitements 12h, 16h et 24h. Les biomasses produites sous 8h, 12h, 16h et 24h d'éclairage ne diffèrent pas significativement entre elles ($p > 0,05$) en raison d'un E.T.R. important ; la biomasse la plus élevée (10,0 g) est obtenue en éclairage continu. Le taux de croissance spécifique (TCS) des larves est significativement ($p < 0,05$) plus élevé sous 12h, 16h et 24h de photophase que sous 8h de photophase. Il n'y a pas de différence significative entre les valeurs finales de TCS des larves des traitements 12h, 16h et 24h ($p > 0,05$). Cependant, l'effet

² Les prélèvements intermédiaires (J7 et J14) représentent environ 20 % de l'effectif initial.

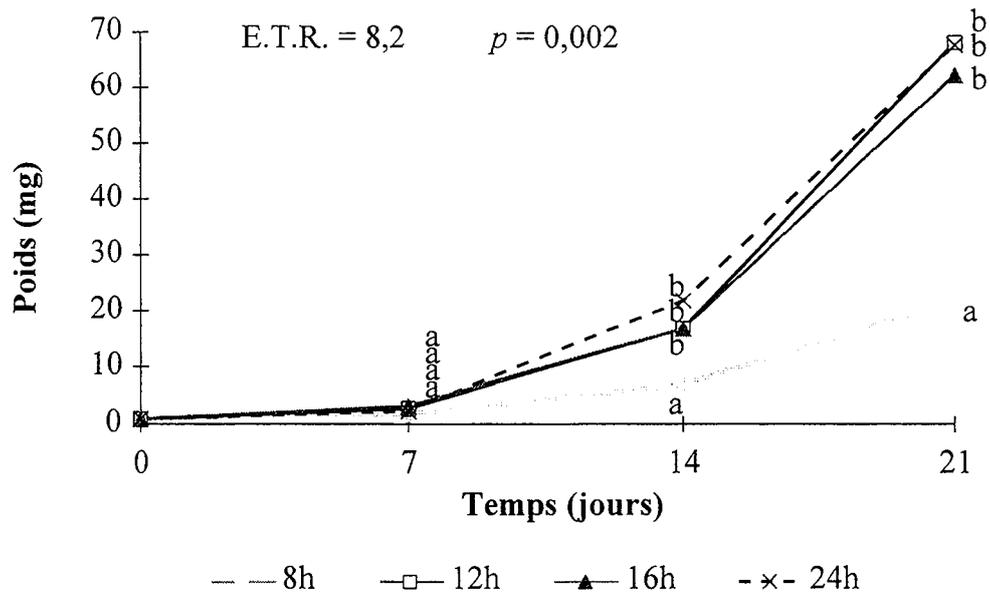


Figure 14. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas en nauplii d'*Artemia* sp. sur le poids moyen des larves de perche *Perca fluviatilis* L..

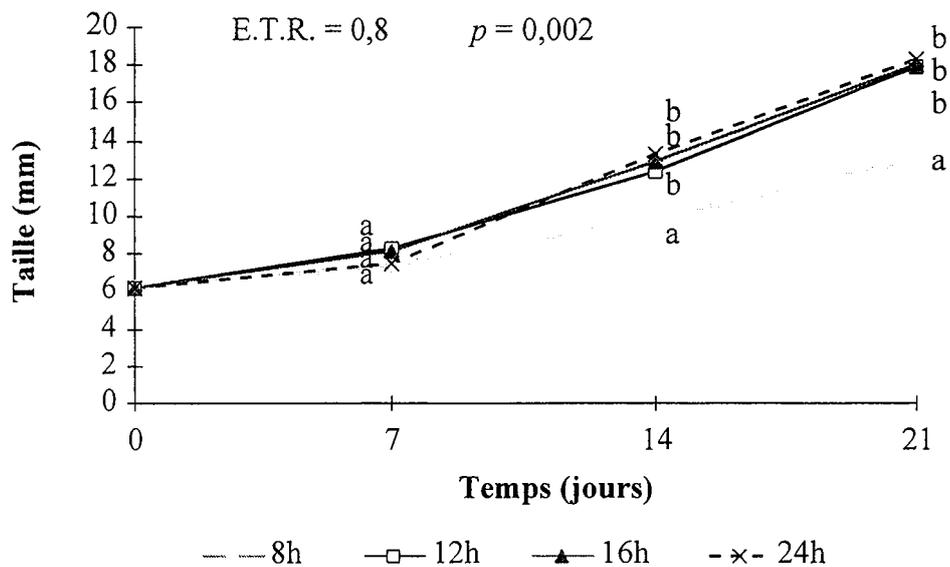


Figure 15. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas en nauplii d'*Artemia* sp. sur la taille des larves de perche *Perca fluviatilis* L.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode * temps. Les Ismeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

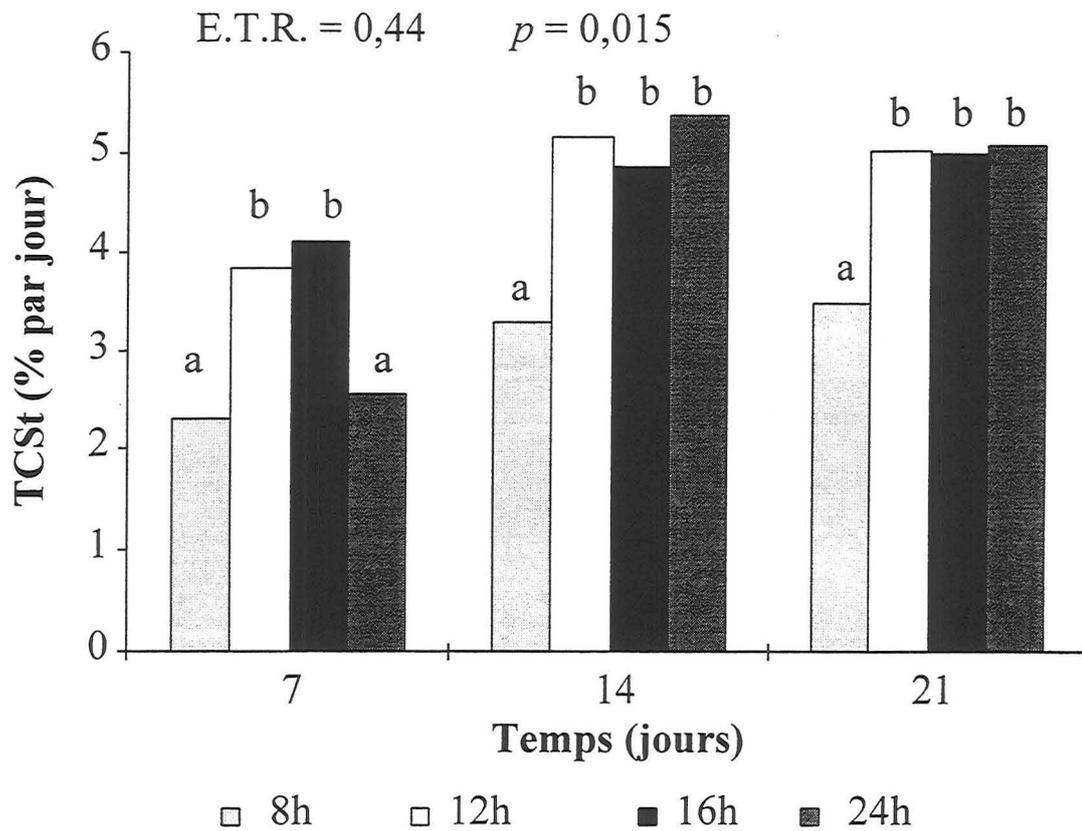


Figure 16. Influence de la durée de la photopériode (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas en nauplii d'*Artemia* sp. sur le taux de croissance spécifique en taille (TCS_t) des larves de perche *Perca fluviatilis* L.. Les valeurs de TCS_t à chaque temps sont calculées par rapport à la taille initiale.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

photopériodique a pu être caché par un E.T.R. élevé. Dans le cadre de l'expérience, il s'explique par les résultats divergents d'un réplicat du traitement 24h où le taux d'inflation de la vessie gazeuse est plus faible et où les larves ont eu une croissance moindre, comparativement aux deux autres réplicats du même traitement.

L'analyse des résultats au cours du temps (figures 14 et 15) montre que le poids moyen et la longueur totale des larves ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) en fonction du traitement photopériodique à J7. Dès J14 et jusqu'à la fin de l'expérience, le poids moyen et la longueur totale, relevés chez les larves du traitement 8h, sont significativement plus faibles ($p < 0,05$) que ceux calculés pour les larves des traitements 12h, 16h et 24h. Il n'y a pas de différence significative entre les valeurs finales moyennes de poids et de taille, des larves des traitements 12h, 16h et 24h ($p > 0,05$). Le taux de croissance spécifique en taille (TCS_t) des larves des traitements 12h et 16h est significativement plus élevé ($p < 0,05$) à J7 que sous des valeurs de photopériode de 8h et 24h (figure 16). Dès J14 et à J21, le TCS_t relevé chez les larves du traitement 8h est significativement plus faible que celui calculé pour les larves des traitements 12h, 16h et 24h.

- Hétérogénéité de croissance

Le coefficient de variation pondérale (CV), initialement de 19,6 %, atteint des valeurs finales comprises entre 24,0 et 43,4 %. Les valeurs finales de CV des larves des traitements 8h et 12h sont significativement plus élevées ($p < 0,05$) que le CV des larves soumises à une photophase de 16h.

Post-larves (tableau 18)

- Survie – Cannibalisme

La survie réelle, au terme de l'expérience, est comprise entre 78,8 % (12h) et 86,9 % (24h), et ne diffère pas significativement en fonction du traitement photopériodique ($p > 0,05$). Les taux de survie calculés selon la formule de Bergot *et al.* (1986), pour tenir compte des prélèvements réalisés qui représentent 25 % des mortalités, varient entre 87,0 et 93,3 % et ne sont pas significativement différents au cours du temps selon la durée de l'éclairage ($p = 0,27$, E.T.R. = 1,8). Le taux de mortalité lié à la phase de sevrage est très faible ; peu de poissons maigres sont retrouvés parmi les morts. La proportion d'individus énucléés, parmi les mortalités totales, varie de 6,2 à 21,1 % selon les traitements et ne diffère pas significativement en fonction du traitement photopériodique ($p > 0,05$) ; l'essentiel des mortalités par énucléation a lieu au cours de la dernière semaine.

Tableau 18. Influence de la durée de la photophase LO et du nombre de repas, sur la survie et la croissance de post-larves de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevées pendant 21 jours. Les données représentent les valeurs moyennes. Dans une même ligne, les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$).

Paramètre	Photopériode				E.T.R.	<i>p</i>
	8h	12h	16h	24h		
Ni	250	250	250	250		
Nf	159 a	150 a	164 a	166 a	8	$p = 0,123$
Sb (%)	93,3 a	87,0 a	90,7 a	88,1 a	3,9	$p = 0,276$
Sr (%)	83,7 a	78,8 a	86,3 a	86,9 a	4,1	$p = 0,137$
C (%)	8,6 a	6,5 a	3,4 a	0,4 a	3,1	$p = 0,053$
ln (1+C)	2,20 b	1,94 b	1,28 b	0,25 a	0,5	$p = 0,009$
E (%)	6,2 a	21,1 a	17,0 a	9,2 a	8,5	$p = 0,190$
Pi (mg)	83,8	83,8	83,8	83,8		
Pf (mg)	290,3 a	296,8 a	313,2 a	280,1 a	34,9	$p = 0,709$
CVi (%)	21,1	21,1	21,1	21,1		
CVf (%)	35,6 b	29,2 a	32,3 a, b	34,1 b	2,3	$p = 0,048$
TCS (%.j ⁻¹)	5,90 a	5,99 a	6,25 a	5,73 a	0,55	$p = 0,720$

N est le nombre de post-larves de perche (i : initial, f : final). Sb et Sr désignent la survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986) et la survie réelle au terme de l'expérience. C et E sont respectivement les taux de cannibalisme et d'individus morts retrouvés énucléés. P est le poids moyen des post-larves de perche, CV désigne le coefficient de variation pondérale des post-larves. TCS représente le taux de croissance spécifique des post-larves. Du fait d'un fort E.T.R., l'analyse de la variable C a été réalisée après transformation logarithmique en utilisant la fonction ln (1+C) qui permet de prendre en compte les valeurs nulles de C. Les valeurs brutes de C sont présentées à des fins de comparaisons bibliographiques.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p = probabilité

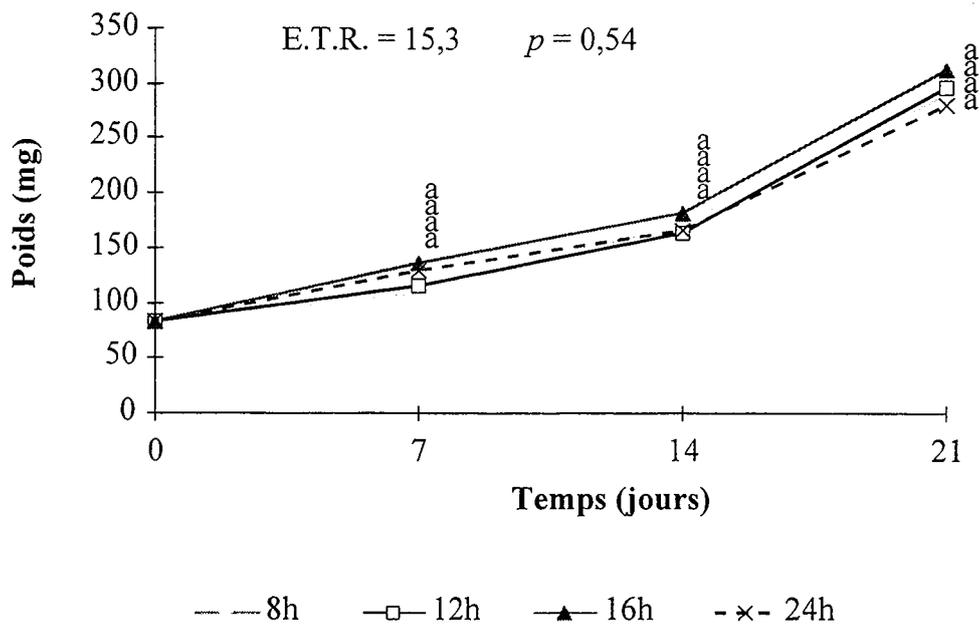


Figure 17. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas sur le poids moyen des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.

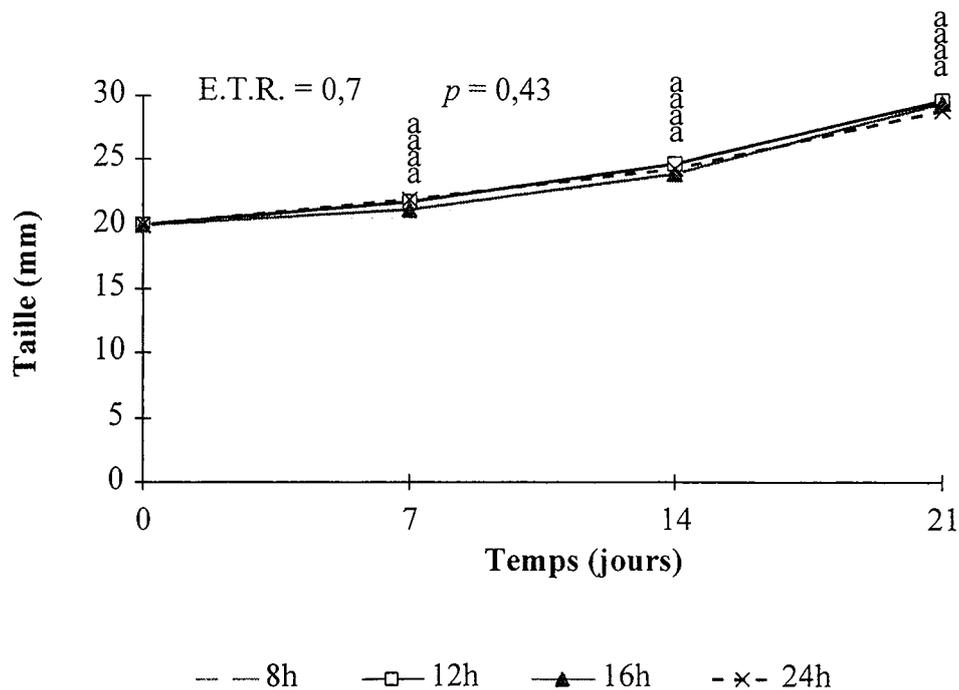


Figure 18. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas sur la taille des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L..

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

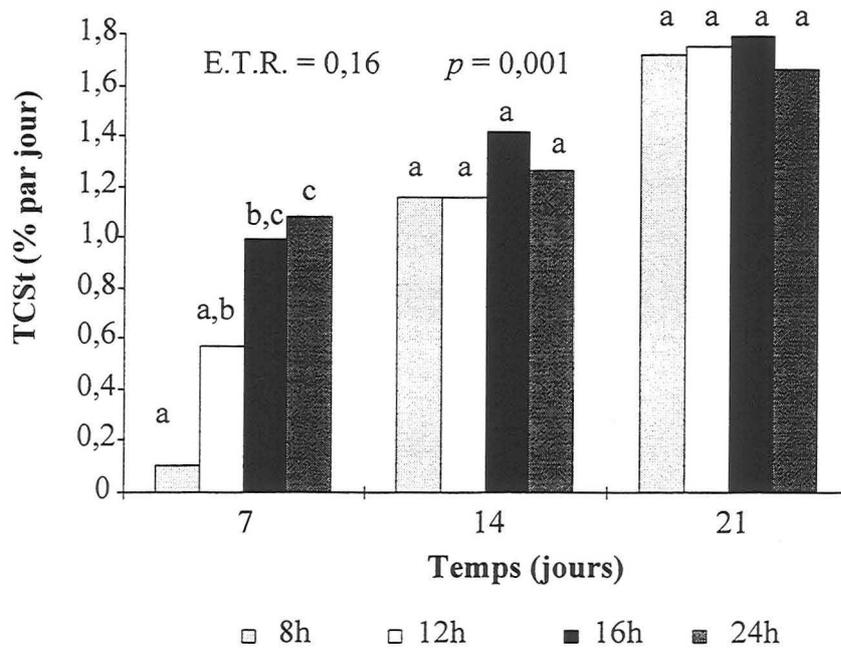


Figure 19. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas sur le taux de croissance spécifique en taille (TCS_t) des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.. Les valeurs de TCS_t à chaque temps sont calculées par rapport à la taille initiale.

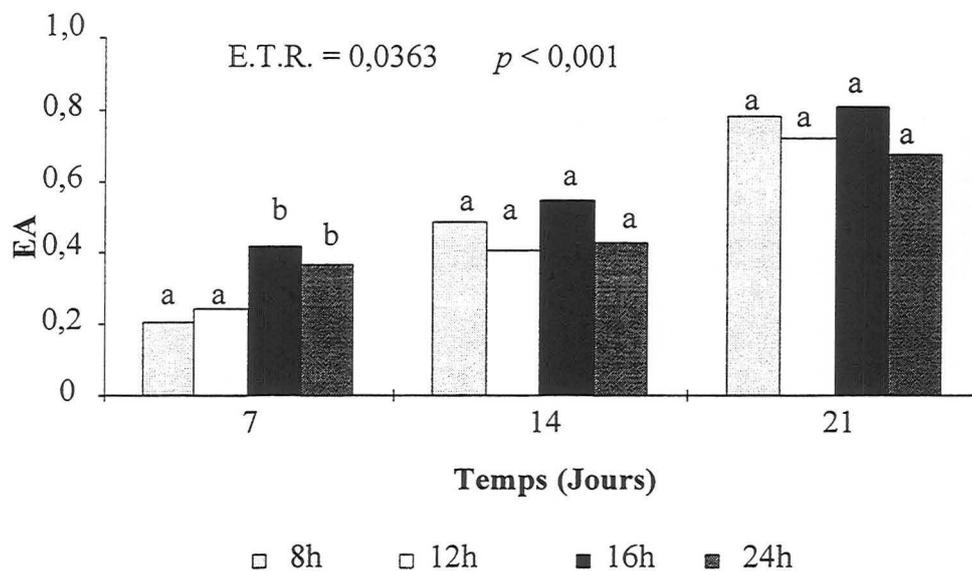


Figure 20. Influence de la durée de la photophase (8h, 12h, 16h et 24h) et du nombre de repas sur l'efficacité alimentaire EA des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L..

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

La valeur moyenne de la variable transformée $\ln(1+C)$ du taux de disparition (cannibalisme, C) est significativement plus faible dans le traitement 24h qu'à 8h, 12h et 16h (ANOVA après transformation logarithmique, test de Newman-Keuls, $p < 0,05$). Un éclairage constant permet de limiter les comportements agressifs fréquemment observés dans les traitements 8h, 12h et 16h, peu de temps après la mise sous tension de l'éclairage (lors du recensement des morts).

- Croissance (figures 17, 18, 19)

Il n'y a pas de différence significative ($p > 0,05$) dans les valeurs finales de poids des post-larves qui atteignent suivant les traitements 280,1 mg (24h) à 313,2 mg (16h). De même, les biomasses produites à 8h, 12h, 16h et 24h ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$). La valeur de biomasse la plus élevée (51,2 g) est obtenue à 16h de photophase. Les valeurs finales de TCS des post-larves ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) selon le traitement photopériodique. L'analyse des résultats au cours du temps montre qu'il n'y a pas d'effet significatif ($p > 0,05$) de la durée de la photophase sur les valeurs intermédiaires et finales de poids et de taille des post-larves (figures 17 et 18). A J7 cependant, les TCS_t des post-larves des traitements soumis à 8h et 12h de photophase sont significativement plus faibles ($p < 0,05$) qu'à 24h. Les TCS_t des post-larves ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) selon la durée de la photophase à J14 et au terme de l'expérience (figure 19).

- Efficacité alimentaire (figure 20)

L'efficacité alimentaire augmente significativement au cours du temps ($p < 0,05$). L'interaction photopériode * temps est significative au seuil de 5 %. A J7, les valeurs d'efficacité alimentaire les plus fortes ($p < 0,05$) sont observées à 16h et 24h (respectivement 0,42 et 0,36) par rapport à 8h et 12h (0,21 et 0,24). Les valeurs d'efficacité alimentaire ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) entre les traitements photopériodiques à J14 et au terme de l'expérience. L'efficacité alimentaire finale est comprise entre 0,68 et 0,80 selon la durée de la photophase.

- Hétérogénéité de croissance

Les valeurs finales du coefficient de variation pondérale diffèrent significativement en fonction du traitement appliqué ($p < 0,05$) et sont significativement plus faibles à 12h qu'à 8h et 24h.

3.1.3.2 Influence de l'intensité lumineuse

Les expériences sur l'intensité lumineuse ont été menées sous éclairage continu pour les larves et sous une photopériode de 16h pour les post-larves. La première expérience, conduite sur les larves, doit permettre de déterminer les valeurs seuils minimales d'intensité lumineuse au

Tableau 19. Influence de l'intensité lumineuse IL sur la survie et la croissance de larves de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevées pendant 21 jours. Les données présentent les valeurs moyennes. Dans une même ligne, les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$).

Paramètre	Intensité lumineuse				E.T.R.	<i>p</i>
	5	30	90	400		
Ni	625	625	625	625		
Nf	62 a, b	17 a	146 c	115 b, c	39	$p = 0,016$
Sb (%)	49,5 a	52,5 a	57,9 a	56,9 a	6,0	$p = 0,344$
Sr (%)	12,2 a, b	3,4 a	28,9 c	22,8 b, c	7,7	$p = 0,016$
C (%)	27,6 a	39,7 a	19,9 a	25,1 a	9,3	$p = 0,141$
VG (%)	88,9 a	84,5 a	88,9 a	85,2 a	10,8	$p = 0,929$
Pi (mg)	0,75	0,75	0,75	0,75		
Pf (mg)	58,8 a	85,3 a, b	88,5 a, b	112,3 b	17,8	$p = 0,039$
CVi (%)	20,8	20,8	20,8	20,8		
CVf (%)	45,6 a	48,3 a	38,1 a	36,6 a	6,2	$p = 0,183$
TCS (%.j ⁻¹)	20,7 a	22,5 a, b	22,7 a, b	23,8 b	0,9	$p = 0,017$

N est le nombre de larves de perche (i : initial, f : final). Sb et Sr désignent la survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986) et la survie réelle au terme de l'expérience. C et VG sont respectivement les taux de cannibalisme et d'inflation de la vessie gazeuse. P est le poids moyen des larves de perche, CV désigne le coefficient de variation pondérale des larves. TCS représente le taux de croissance spécifique des larves.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p = probabilité

dela desquelles l'alimentation des larves est possible. De maniere complementaire, elle envisage une eventuelle interaction entre le facteur lumineux et des effets nefastes sur le developpement. La seconde experience doit permettre de verifier si la gestion de l'intensite lumineuse permet de faciliter l'adaptation des post-larves de perche a l'aliment artificiel, tel que cela a ete observe chez la perchaude (Malison et Held 1992). De maniere complementaire, il convient de preciser si l'augmentation des valeurs d'intensite favorise l'agressivite et le cannibalisme, au cours de l'elevage des larves et post-larves de perche.

Larves (tableau 19)

- Comportement alimentaire et interactions sociales

Les observations realisees au cours de cette experience ont permis de confirmer les descriptions du comportement alimentaire realisees precedemment. Des le premier jour de nourrissage, de nombreuses larves des traitements 90 et 400 lux ont un comportement de recherche active des proies a la surface de l'eau. Dans les traitements 5 et 30 lux, les observations sont rendues difficiles par la faible illumination, mais les larves semblent mieux reparties sur l'ensemble de la colonne d'eau ; par contre, peu de larves adoptent une « position en S » caracteristique. Au cours de cette experience, aucun cas de cannibalisme n'a pu etre constate ; de meme, nous n'avons pas observe de larves reparties sur les bordures et tournant en spirale sur elles-memes. Neanmoins, entre le 17^{eme} et le 20^{eme} jour, dans tous les replicats, les larves forment un banc compact se deplaçant rapidement au centre de la cuve comme lors de l'experience sur la photoperiode ; quelques individus de plus grande taille apparente (vraisemblablement cannibales) sont egalement observes au fond de chaque cuve d'elevage.

- Survie – Cannibalisme (figure 21)

A J21, les taux de survie reelle varient entre 3,4 % pour le traitement 30 lux et 28,9 % pour le traitement a 90 lux et sont significativement plus eleves dans le traitement 90 lux par rapport a 5 et 30 lux. Cependant, l'E.T.R. est eleve du fait de la variabilite intra traitement ; les taux de survie d'un replicat du traitement a 5 lux et d'un replicat du traitement a 400 lux different en effet sensiblement des valeurs des deux autres replicats du meme traitement. L'evolution de la survie larvaire au cours du temps montre une baisse marquee entre J7 et J9 (age des larves : 8 - 10 jours). A partir de cette date, le taux de survie calcule selon la formule de Bergot *et al.* (1986) se stabilise et suit un plateau jusqu'a la fin de l'experience. L'interaction intensite lumineuse * temps n'est pas significative pour le taux de survie calcule selon la formule de Bergot ($p > 0,05$).

E.T.R. = 2,51 $p = 0,014$

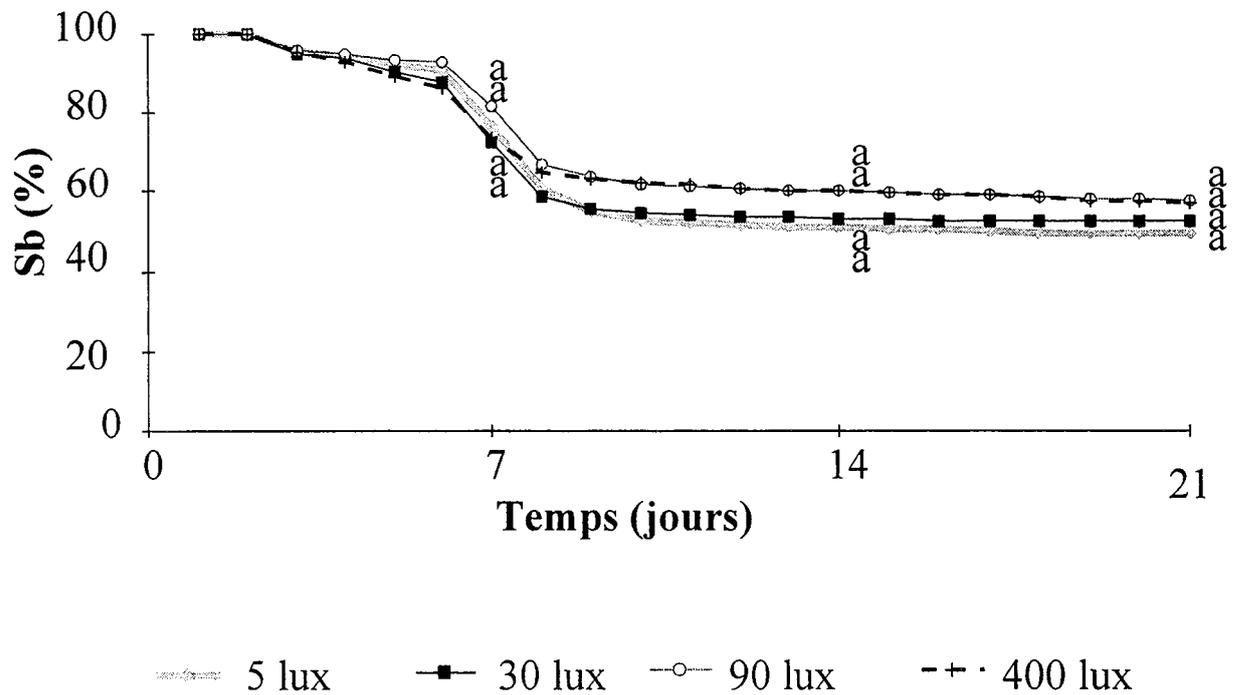


Figure 21. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux) sur la survie de larves de perche *Perca fluviatilis* L. élevées sous illumination constante après 21 jours d'alimentation avec des nauplii d'*Artemia* sp.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Sb : Survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986)

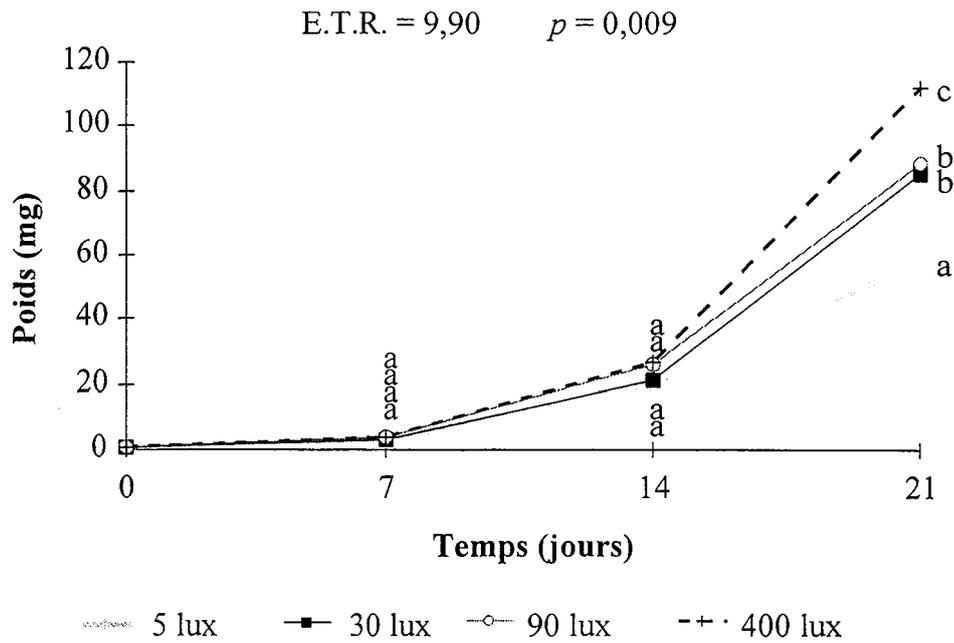


Figure 22. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux) sur le poids moyen des larves de perche *Perca fluviatilis* L. élevées sous illumination constante.

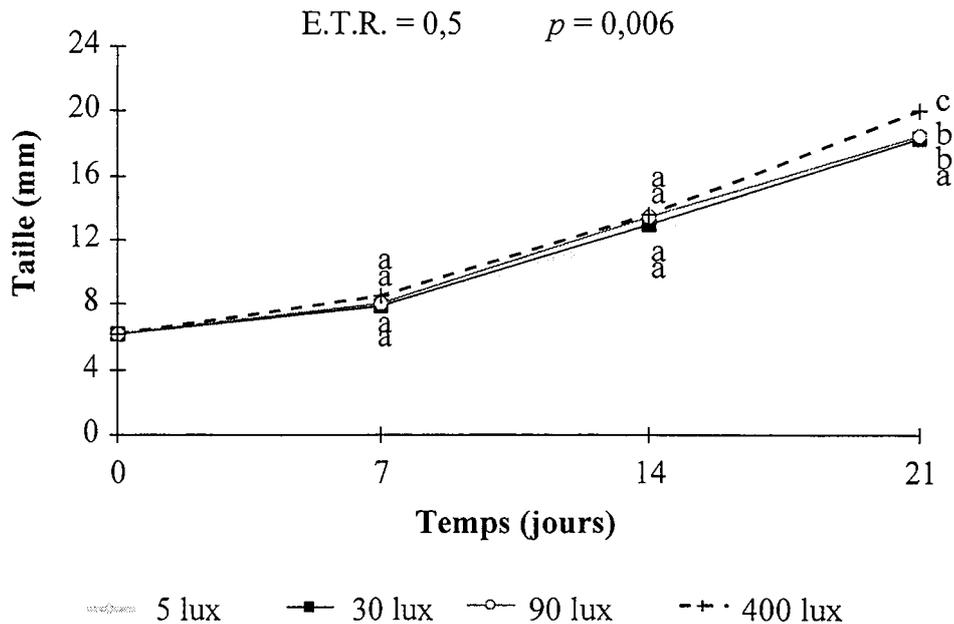


Figure 23. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux) sur la taille moyenne des larves de perche *Perca fluviatilis* L. élevées sous illumination constante.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

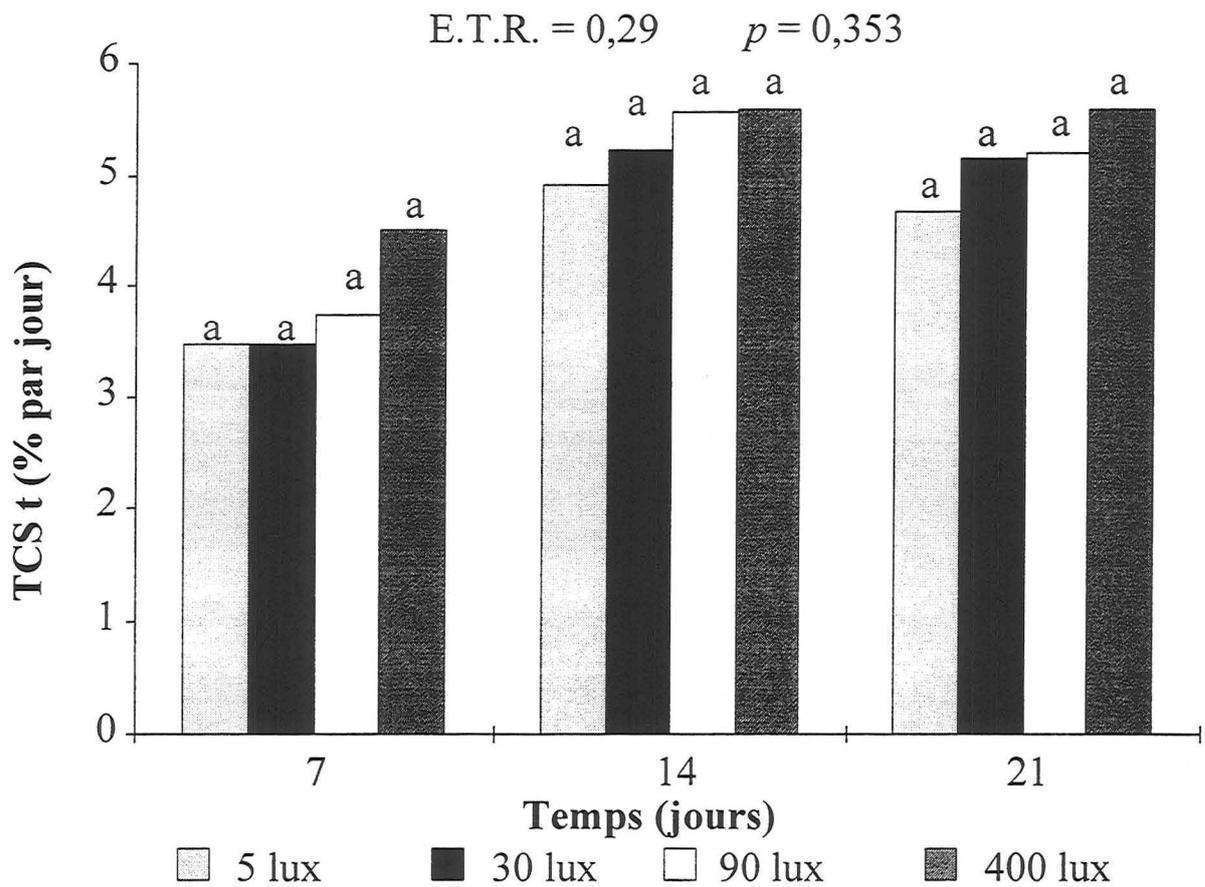


Figure 24. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux) sur le taux de croissance spécifique en taille (TCS_t) des larves de perche *Perca fluviatilis* L. élevées sous illumination constante. Les valeurs de TCS_t à chaque temps sont calculées par rapport à la taille initiale.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Les taux de disparition ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) et sont compris entre 19,9 % (90 lux) et 39,7 % (30 lux). L'effet traitement est sans doute masqué par la forte variabilité résiduelle liée à nouveau aux résultats d'un réplicat du traitement 5 lux.

- Inflation de la vessie gazeuse

L'intensité lumineuse n'influence pas significativement le taux d'inflation de la vessie gazeuse des larves de perche ($p > 0,05$). Le pourcentage de larves V^+ est compris entre 84,5 (30 lux) et 88,9 % (5 et 400 lux).

- Croissance (figures 22, 23, 24)

Le poids moyen final des larves est significativement plus élevé pour une intensité lumineuse de 400 lux (112,3 mg) que de 5 lux ($p < 0,05$). Les biomasses produites à 90 lux (lsmean de 12,86 g) et à 400 lux (12,16 g) sont significativement plus fortes ($p < 0,05$) qu'à 5 lux (3,81 g) et 30 lux (1,54 g). Les valeurs finales de TCS des larves sont significativement ($p < 0,05$) plus faibles sous une intensité lumineuse de 5 lux que de 400 lux. Pour les larves des traitements 30 lux et 90 lux, les valeurs finales de poids sont peu différentes (85,3 mg à 30 lux, 88,5 mg à 90 lux). De même, les valeurs de TCS de ces deux traitements sont très proches.

L'analyse des résultats au cours du temps montre qu'il n'y a pas de différence significative ($p > 0,05$) dans les valeurs intermédiaires de taille et de poids, à J7 et J14. Par contre, les lsmeans finales de taille et de poids des larves du traitement 400 lux sont significativement plus élevées ($p < 0,05$) que celles des larves des autres traitements (figures 22 et 23). De même, les lsmeans finales de taille et de poids des larves du traitement 5 lux sont significativement plus faibles qu'à 30 et 90 lux ($p < 0,05$). L'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative pour le TCS_t des larves ($p > 0,05$; figure 24).

- Hétérogénéité de croissance

L'intensité lumineuse n'affecte pas de manière significative les valeurs finales du coefficient de variation pondérale ($p > 0,05$).

Post-larves (tableau 20)

- Survie – Cannibalisme (figure 25)

Les taux de survie réels obtenus, varient entre 40,8 (400 lux) et 56,7 % (30 lux) et ne diffèrent pas significativement selon l'intensité lumineuse ($p > 0,05$). Comme lors de l'expérience sur les larves, la variabilité intra traitement est forte, dans deux traitements, 5 lux et 90 lux, du fait des

Tableau 20. Influence de l'intensité lumineuse IL sur la survie et la croissance de post-larves de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevées pendant 21 jours. Les données présentent les valeurs moyennes. Dans une même ligne, les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$).

Paramètre	Intensité lumineuse				E.T.R.	<i>p</i>
	5	30	90	400		
Ni	125	125	125	125		
Nf	36 a	48 a	38 a	35 a	7	$p = 0,176$
Sb (%)	73,1 a	74,5 a	67,1 a	69,3 a	9,0	$p = 0,739$
Sr (%)	42,7 a	56,7 a	45,4 a	40,8 a	8,3	$p = 0,163$
C (%)	22,4 a	11,4 a	15,5 a	19,2 a	11,5	$p = 0,692$
E (%)	25,1 a	24,4 a	28,3 a	33,4 a	7,4	$p = 0,470$
Pi (mg)	45,9	45,9	45,9	45,9		
Pf (mg)	408,0 c	324,7 b, c	290,0 a, b	219,7 a	52,8	$p = 0,015$
CVi (%)	29,3	29,3	29,3	29,3		
CVf (%)	30,3 a	39,1 a	30,5 a	34,2 a	5,5	$p = 0,241$
TCS (%.j ⁻¹)	10,4 c	9,2 b, c	8,6 a, b	7,4 a	0,9	$p = 0,018$

N est le nombre de post-larves de perche (i : initial, f : final). Sb et Sr désignent la survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986) et la survie réelle au terme de l'expérience. C et E sont respectivement les taux de cannibalisme et d'individus énucléés. P est le poids moyen des post-larves de perche, CV désigne le coefficient de variation pondérale des post-larves. TCS représente le taux de croissance spécifique des post-larves.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p = probabilité

résultats d'un réplicat ; cet E.T.R. élevé a vraisemblablement masqué l'effet traitement. Les taux de survie finaux, calculés selon la formule de Bergot *et al.* (1986), varient entre 67,1 et 74,5 %. L'analyse des résultats au cours du temps montre que les taux de survie calculés selon la formule de Bergot *et al.* (1986) ne diffèrent pas significativement selon le traitement lumineux ($p = 0,726$; E.T.R. = 4,8). Les comportements agressifs expliquent en partie les mortalités observées puisque approximativement un tiers des morts dénombrés était énucléé, selon le traitement lumineux. Comparativement à l'expérience sur la photopériode, des post-larves énucléées sont retrouvées parmi les morts dès le début de l'expérimentation (figure 25). Les proportions d'individus énucléés ont tendance à augmenter avec l'intensité lumineuse mais ne diffèrent pas significativement selon le traitement lumineux ($p > 0,05$), en raison sans doute de l'E.T.R. élevé. Par ailleurs, les taux de cannibalisme ont été élevés dans l'ensemble des lots (de 11,4 à 22,4 %) et n'apparaissent pas significativement différents selon l'intensité lumineuse ($p > 0,05$; tableau 20, fort E.T.R.).

- Croissance (figures 26, 27, 28)

Le poids moyen final des post-larves du traitement 5 lux atteint 408,0 mg et est significativement plus élevé ($p < 0,05$) qu'à 90 et 400 lux. Les biomasses finales varient de 7,6 g (400 lux) à 15,5 g (30 lux). En terme de biomasse produite, la forte variabilité résiduelle (E.T.R. = 3,6) ne permet pas de montrer d'effet traitement significatif ($p > 0,05$). Cependant, le TCS des post-larves du traitement 5 lux atteint une valeur de $10,4 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$, significativement supérieure ($p < 0,05$) à celui des post-larves des traitements à forte intensité lumineuse (90 et 400 lux).

L'analyse des résultats au cours du temps montre que l'interaction intensité lumineuse * temps est significative ($p < 0,05$) pour les valeurs de taille et de poids. Cependant, il n'y a pas de différence significative ($p > 0,05$) dans les valeurs intermédiaires de taille et de poids, à J7 et J14. Les différences significatives de poids et de taille n'apparaissent qu'à J21. Les valeurs finales de taille et de poids des post-larves sont significativement affectées par la valeur de l'illumination ($p < 0,05$) ; elles sont significativement plus élevées ($p < 0,05$) à 5 lux, qu'à 30, 90 et 400 lux pour le poids (figure 26) et qu'à 400 lux pour la taille (figure 27). L'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative pour le TCS_t des post-larves ($p > 0,05$; figure 28).

- Efficacité alimentaire (figure 29)

L'efficacité alimentaire augmente significativement au cours du temps ($p < 0,05$), mais l'E.T.R. est élevé et l'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative au seuil de 5 %.

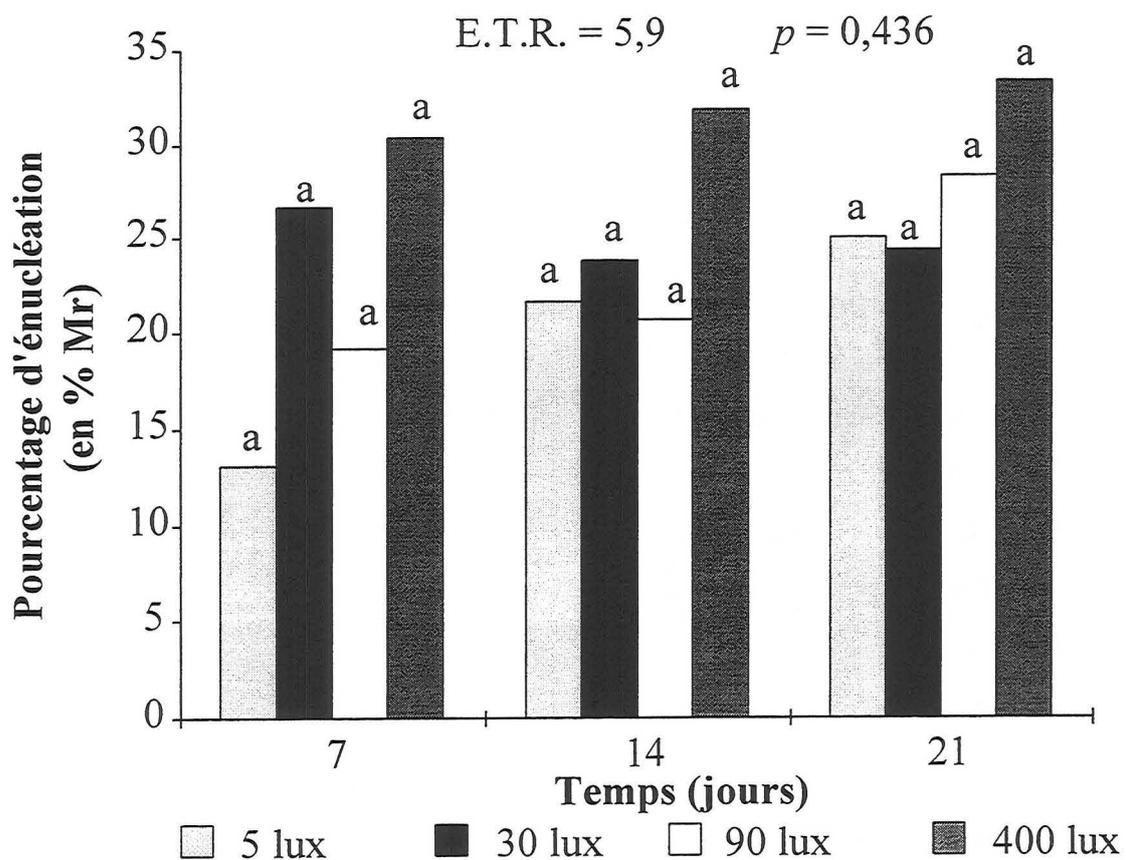


Figure 25. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux ; LO 16 : 8) sur le pourcentage d'énucléation des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.

Mr : Mortalités recensées

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

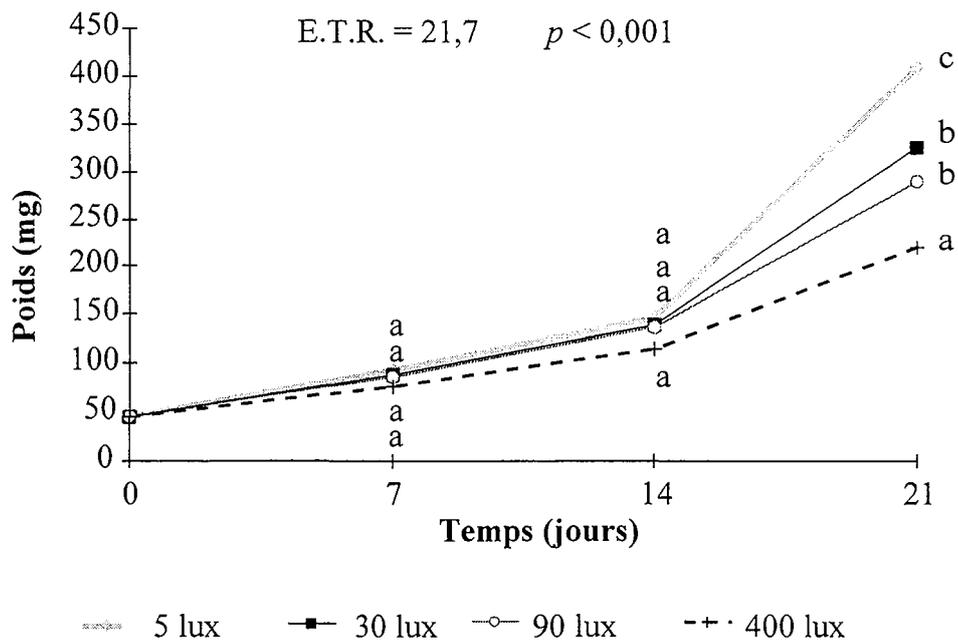


Figure 26. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux ; LO 16 : 8) sur le poids moyen des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.

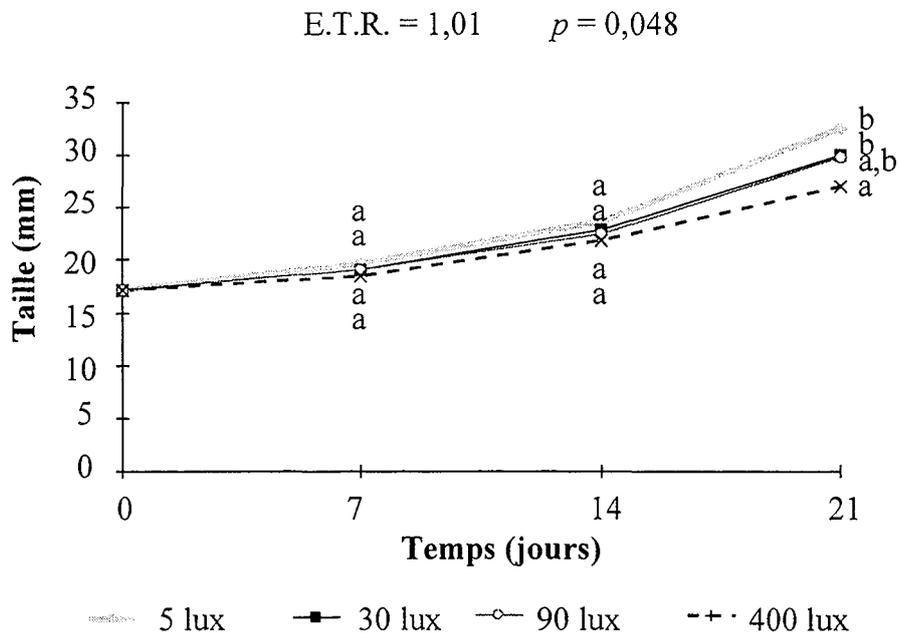


Figure 27. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux ; LO 16 : 8) sur la taille moyenne des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

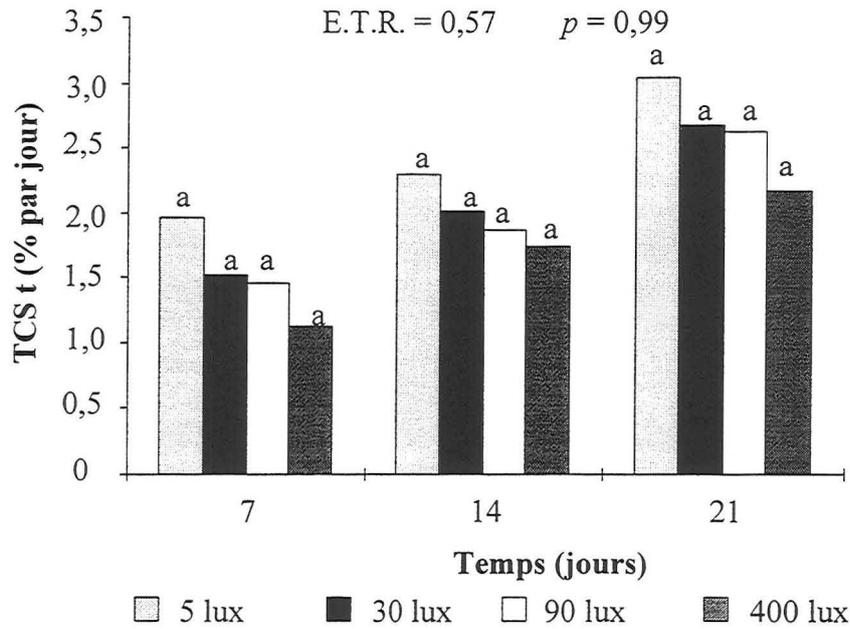


Figure 28. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux ; LO 16 : 8) sur le taux de croissance spécifique en taille (TCS_t) des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L. Les TCS_t sont calculés par rapport à la taille initiale.

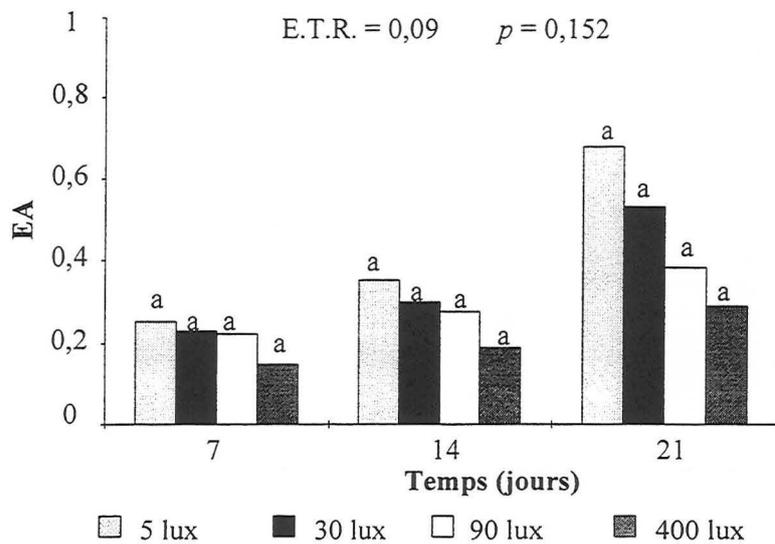


Figure 29. Influence de l'intensité lumineuse (5, 30, 90 et 400 lux ; LO 16 : 8) sur l'efficacité alimentaire EA des post-larves de perche *Perca fluviatilis* L.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse * temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

L'efficacité alimentaire semble décroître avec l'intensité lumineuse aux trois temps (J7, J14 et J21) et atteint des valeurs finales comprises entre 0,29 (400 lux) et 0,68 (5 lux).

- Hétérogénéité de croissance

Le coefficient de variation pondérale, initialement de 29,3 %, atteint des valeurs finales comprises entre 30,3 et 39,1 %. Il n'y a pas d'effet significatif ($p > 0,05$) de l'intensité lumineuse sur la variabilité de croissance.

3.2 INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE SUR LA SURVIE, LA CROISSANCE ET SA VARIABILITÉ, LES RYTHMES ALIMENTAIRES DES JUVÉNILES DE PERCHE

3.2.1 Introduction

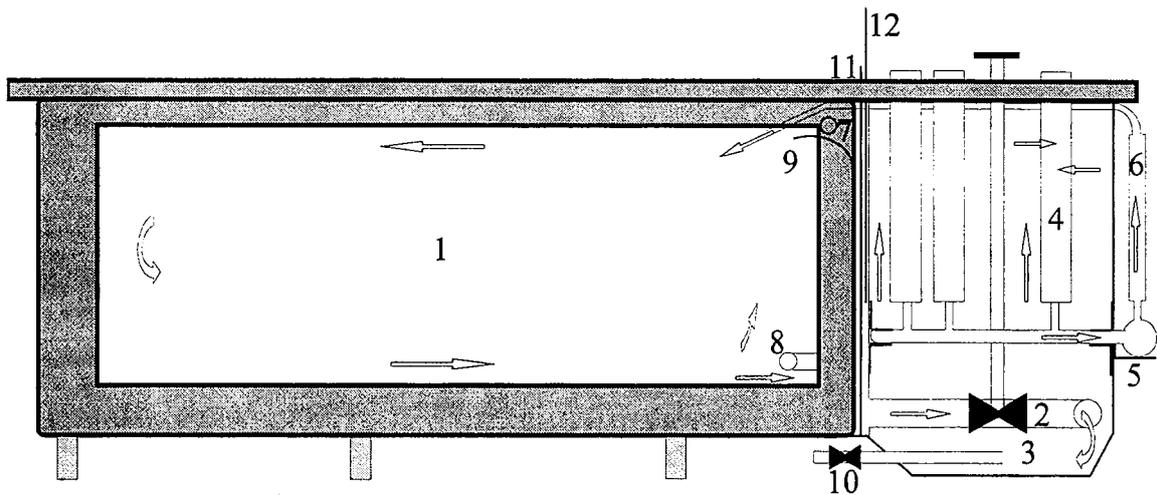
Cette étude présente les résultats de deux expériences menées pendant 112 jours (photopériode) et 98 jours (intensité lumineuse). Elles ont pour objectif de préciser l'influence respective des facteurs environnementaux, intensité lumineuse et photopériode, sur la survie, la croissance, l'hétérogénéité de croissance et le cannibalisme, de juvéniles de perches élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande. Une attention particulière est portée aux réponses comportementales manifestées par les juvéniles de perche en fonction du traitement lumineux. Les conséquences sur les paramètres d'élevage (efficacité alimentaire, croissance, rétentions et pertes en nutriments) sont examinées. Un lien est établi entre les facteurs environnementaux, les rythmes alimentaires et la variabilité de croissance. Il est discuté en fonction des phénomènes de compétition et d'interaction sociale, notamment du dimorphisme sexuel de croissance.

3.2.2 Matériel et méthodes

3.2.2.1 Conditions d'élevage

Structures d'élevage (figure 30)

Les expériences sur les juvéniles de perche ont été réalisées dans un local climatisé (80 m²). Cette salle comprend 9 bassins d'un volume utile de 1450 litres, en polyester stratifié. Trois des parois latérales et le fond des bassins sont de couleur bleu – clair, la quatrième est une vitre latérale permettant les observations comportementales. Chaque bac constitue une unité



- | | |
|--|------------------------------|
| 1 - Volume utile | 7 - Trop-plein |
| 2 - Vanne d'isolement du filtre | 8 - Diffuseur en inox fritté |
| 3 - Bac de décantation | 9 - Déflecteur |
| 4 - Filtration mécanique et biologique | 10 - Vanne de vidange |
| 5 - Pompe de circulation | 11 - Plaque perforée |
| 6 - Stérilisation par rayonnement U.V. | 12 - Plaque pleine |

Figure 30. Principe de fonctionnement des bassins d'élevage utilisés au cours des expériences sur le grossissement des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L.

expérimentale indépendante, fonctionnant selon les principes du circuit fermé, décrit par Fontaine *et al.* (1996 b). De plus, les bassins sont isolés les uns des autres par des bâches de plastique noir afin d'assurer un éclairage indépendant et d'éviter les éclairages parasites.

Qualité de l'eau (tableau 21)

Tout au long des expériences sur les juvéniles de perche, les paramètres physico-chimiques de l'eau sont mesurés trois fois par semaine. En moyenne, la température de l'eau est maintenue à 23°C, valeur optimale pour la croissance de la perche selon Mélard *et al.* (1996), par le biais de résistances chauffantes thermostatées Visitherm VTH100 (100 W). La concentration en oxygène dissous est relevée à l'aide d'un oxymètre de type Bioblock Oxi 320 Set et reste supérieure à 7 mg.l⁻¹. Le pH est mesuré avec un pH-mètre de type Bioblock pH 330 Set et oscille entre 7 et 8. Il est ajusté le cas échéant avec des apports d'hydrogénocarbonate de sodium (NaHCO₃) ; les quantités totales ajoutées sont de 5,57 et 6,57 kg au cours des expériences, sur la photopériode et l'intensité lumineuse. Les concentrations en azote ammoniacal total et en azote nitreux sont obtenues par dosage spectrophotométrique (Spectrophotomètre Cary 1E U.V. - Visible). Elles restent inférieures respectivement à 0,5 mg.l⁻¹ et 1 mg.l⁻¹ durant toute la durée des expériences.

3.2.2.2 Matériel biologique

Photopériode

En avril 1997, un ruban d'œufs de perche a été récolté sur un étang du Centre Piscicole du Domaine de Lindre (Moselle) et incubé au laboratoire selon le protocole défini dans le cadre des expériences sur les larves. A l'éclosion, les larves sont nourries avec des nauplii d'*Artemia* sp. pendant les 30 premiers jours, dans un bac de 500 l. Les post-larves sont ensuite sevrées, puis nourries avec un aliment composé (Aliment BioMar Aquastart 15.20 n°1, 500 µm ; 55 % de protéines et 12 % de lipides) pendant un mois. Les juvéniles sont ensuite transférés dans deux bacs de 1750 l, et élevés pendant 3 mois à 20 - 22°C, sous une photopériode LO 12 : 12 (pas de simulation des phases d'aube et de crépuscule) et une intensité lumineuse de 100 lux. Ils reçoivent un aliment extrudé (Miettes BioMar Aquastart 15.20 n°4, 1,5 mm ; 55 % protéines, 12 % lipides) distribué manuellement (3 repas par jour). Au début de l'expérience (17 septembre 1997), un tri initial est réalisé de manière à limiter l'hétérogénéité initiale pondérale. La population initiale de 2660 perches, âgées de 150 jours ($P_i = 5,1$ g), est répartie aléatoirement en 9 lots de 280 - 310 individus ($B_i = 1$ kg.m⁻³ ; $CV_i = 27 - 30$ %). La durée de l'expérience est de 16 semaines (112 jours) réparties sur septembre 1997 à janvier 1998.

Tableau 21. Valeurs moyennes (\pm écart-type) des paramètres physico-chimiques mesurés au cours des expériences menées sur les juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.)

Paramètre	Photopériode (9/97 – 1/98)	Intensité lumineuse (11/98-2/99)
Température (°C)	23,0 ($\pm 0,4$)	21,8 ($\pm 0,2$)
Oxygène (mg.l ⁻¹)	7,6 ($\pm 0,3$)	8,0 ($\pm 0,3$)
pH	7,1 ($\pm 0,1$)	7,2 ($\pm 0,0$)
Azote ammoniacal total (mg.l ⁻¹)	0,10 ($\pm 0,03$)	0,23 ($\pm 0,16$)
Azote nitreux total (mg.l ⁻¹)	0,06 ($\pm 0,05$)	0,74 ($\pm 0,49$)
Carbonate de sodium (g)	619 (± 182)	730 (± 98)

Intensité lumineuse

Les juvéniles utilisés dans le cadre de cette expérimentation ont été fournis par le Lycée Aquacole de Poisy (Haute-Savoie). Après incubation d'une ponte récoltée dans le lac d'Annecy, les larves ont été nourries avec des nauplii d'*Artemia* sp. jusqu'à J30. Les post-larves ont ensuite été sevrées, puis nourries avec un aliment commercial pour bar, de type extrudé. Le transfert des juvéniles vers le laboratoire a eu lieu le 2 septembre 1998. Les juvéniles sont acclimatés aux conditions du laboratoire dans un bac commun de 6000 litres (20 - 22°C, LO 12 : 12). Ils sont nourris avec un aliment commercial pour bar (BioMar Aquastart 15.20 n°4, 1,5 mm ; 55 % protéines, 12 % lipides) pendant deux mois. Au début de l'expérience (4 novembre 1998), un tri initial est réalisé de manière à limiter l'hétérogénéité initiale pondérale. La population initiale de 1125 perches ($P_i = 13,8$ g) est répartie aléatoirement en 9 lots de 125 individus ($B_i = 1,2$ kg.m⁻³ ; $CV_i = 19 - 22$ %). La durée de l'expérience est de 14 semaines (98 jours) réparties sur novembre 1998 à février 1999.

3.2.2.3 Conditions expérimentales

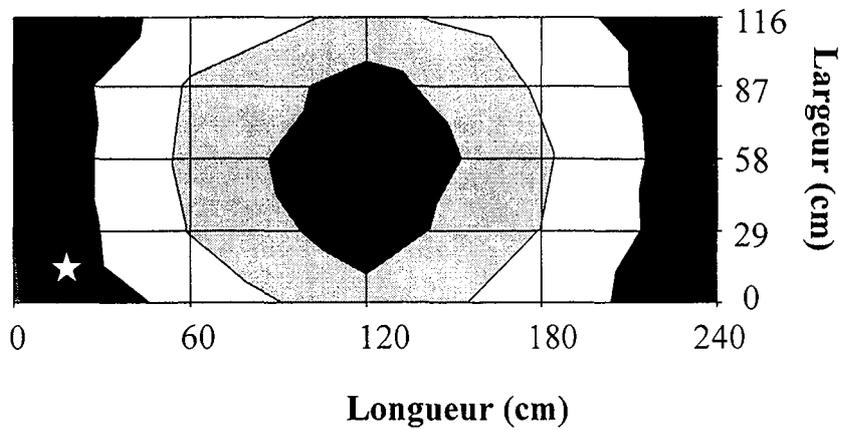
Photopériode

La valeur de l'éclairement est fixée au cours de cette expérience à une valeur de 100 lux. Les perches ont été exposées à trois photopériodes, correspondant à une alternance Lumière (L) – Obscurité (O) respectivement de LO 12 : 12 (définie comme le traitement 12h, allumage à 8h00), LO 18 : 6 (définie comme le traitement 18h, allumage à 5h00) et LO 24 : 0 (définie comme le traitement 24h). Chaque groupe comporte trois réplicats. Dans les traitements 12h et 18h, l'aube et le crépuscule sont simulés par une période de transition d'intensité lumineuse réduite, d'une durée de 30 minutes à l'allumage et à l'extinction de la lumière.

Intensité lumineuse

Conformément aux résultats de la précédente expérience, les juvéniles de perche ont été soumis à une photopériode LO 18 : 6 (allumage à 5h00). Les traitements expérimentaux correspondent respectivement à des intensités lumineuses de **10 lux, 100 lux et 400 lux**. La répartition de l'intensité lumineuse au sein des structures d'élevage est présentée sur la figure 31. Pour les traitements 100 lux et 400 lux, une période de 30 minutes d'intensité lumineuse réduite (10 lux) simule l'aube et le crépuscule (allumage et extinction de la lumière). Lorsque la valeur de l'éclairement est de 10 lux, l'intensité lumineuse décroît rapidement à partir du centre du bassin où elle est mesurée. Elle est nulle sur les bords des bassins et au niveau du nourrisseur à la demande. Chaque traitement comprend trois réplicats.

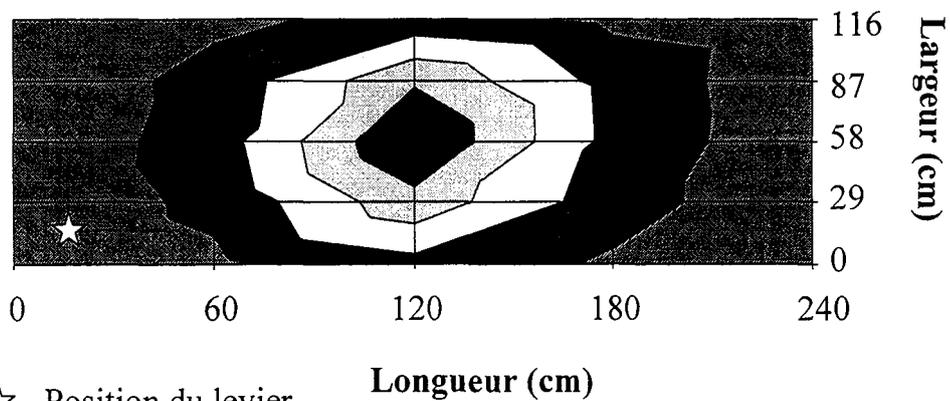
a) Répartition de l'intensité lumineuse dans le traitement 100 lux



☆ Position du levier

■ 0-20 lux ■ 20-40 lux □ 40-60 lux □ 60-80 lux ■ 80-100 lux

b) Répartition de l'intensité lumineuse dans le traitement 400 lux



☆ Position du levier

■ 0-80 lux ■ 80-160 lux □ 160-240 lux □ 240-320 lux ■ 320-400 lux

Figure 31. Répartition des valeurs d'intensité lumineuse au sein des structures d'élevage au cours des phases de grossissement des juvéniles de perche.

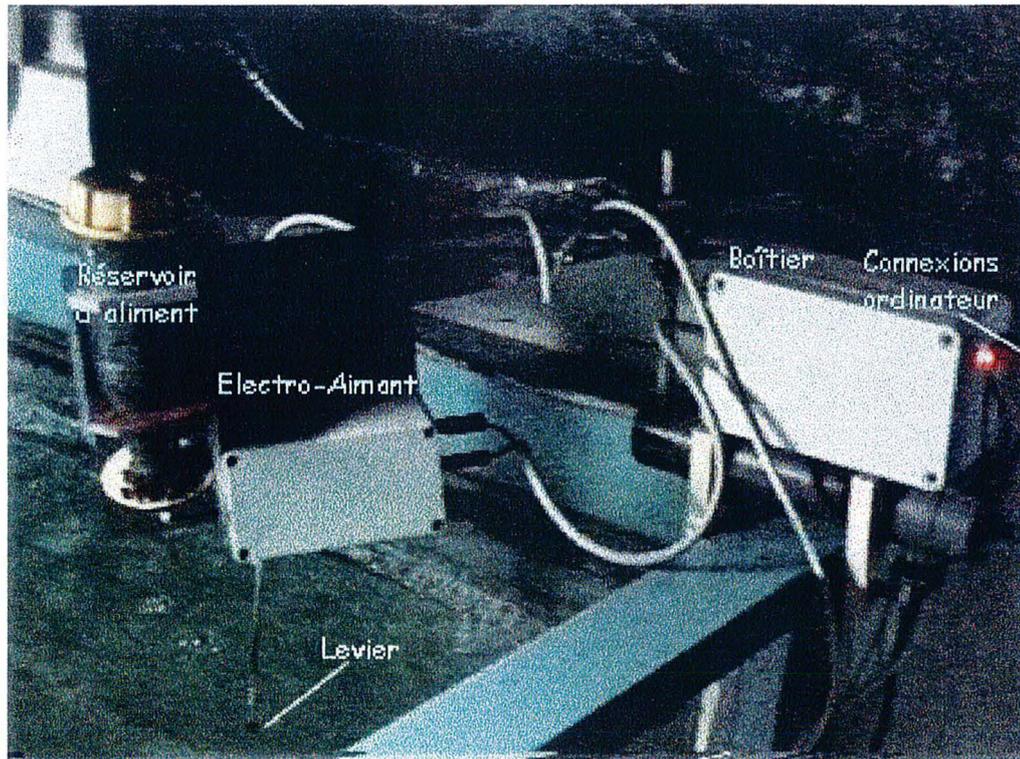


Figure 32. Description du nourrisseur à la demande.

3.2.2.4 Variables alimentaires

Composition de l'aliment

a) Photopériode

Les juvéniles de perche ont été nourris avec un aliment commercial pour bar de type extrudé (BioMar Ecolife 15.50 n°2, 2 mm ; 49 % protéines, 13 % lipides), adapté aux besoins en protéines (entre 36,8 % et 56,5 % ; Fiogbé *et al.* 1996) et en lipides (optimum entre 12 et 16 % ; Kestemont *et al.* 1997) de l'espèce.

b) Intensité lumineuse

Du fait des difficultés rencontrées dans l'adaptation des poissons au nourrissage à la demande lors de l'expérience sur la photophase, il a été décidé de réaliser la phase d'apprentissage avec un aliment de plus petite taille (BioMar Aquastart 15.20 n°4, 1,5 mm ; 55 % protéines, 12 % lipides, 1,5 mm), en référence aux travaux d'Anthouard *et al.* (1994) chez le bar. A la fin de la phase d'appel (J42), les perches ont ensuite été nourries avec le même aliment (BioMar Ecolife 15.50 n°2).

Distribution de l'aliment – Nourrissage à la demande

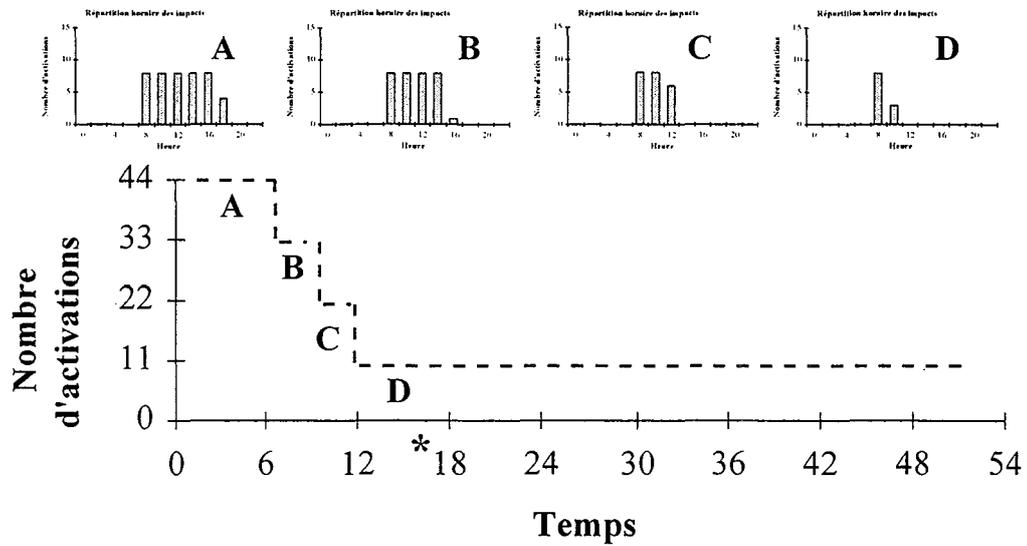
Chaque bac possède son propre nourrisseur à la demande (figure 32). La distribution de la ration s'effectue en deux étapes. Les poissons pressent un levier immergé à une profondeur de 5 cm qui est relié à un système de distribution de l'aliment actionné par un électro-aimant (Anthouard et Wolf 1988). Ce système est informatisé avec l'enregistrement de l'activation du levier (Apple Macintosh ; Anthouard et Rosenthal 1992).

Phase d'appel (figure 33)

a) Photopériode

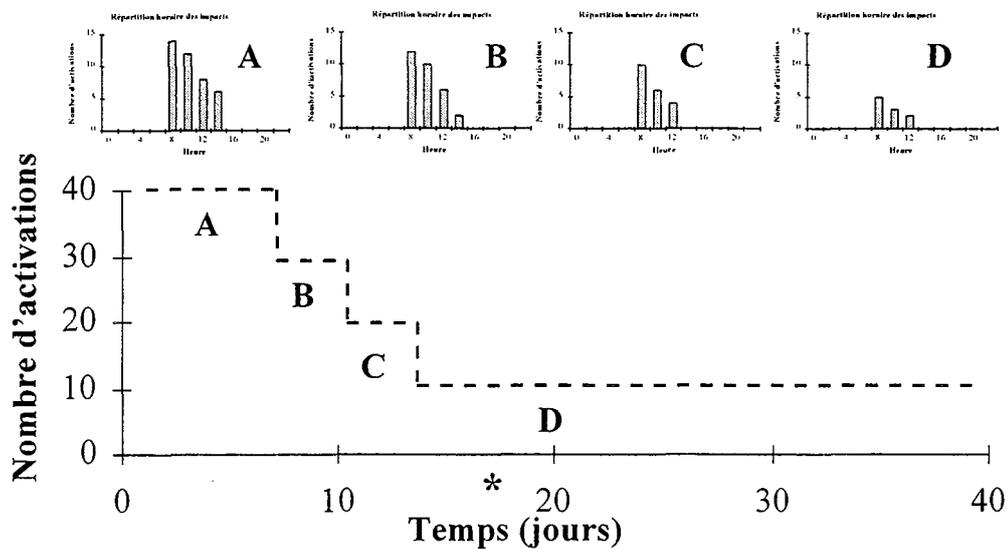
On procède à une phase d'appel au cours de laquelle des impacts sont provoqués pour faciliter l'utilisation du nourrisseur à la demande par les poissons. La période d'apprentissage est réalisée selon le protocole défini par Anthouard et Fontaine (1998), avec un impact toutes les 15 minutes pendant 11 heures sur une période de 7 jours (de 8h00 à 19h15). Le nombre initial d'impacts provoqués est de 44 par bac. Ensuite, on procède tous les deux jours à une réduction de 25 % du nombre d'impacts. Au quatorzième jour, il n'y a plus d'impacts provoqués. Toutefois, cette phase d'appel a été prolongée avec un niveau d'impacts de l'ordre de 25 % du nombre initial pour certains lots jusqu'à J56, du fait de leur difficulté d'apprentissage (figure 33 a).

**a) Nombre d'impacts provoqués durant la phase d'appel
(expérience «photopériode»)**



* : Fin théorique de la phase d'appel; les activations sont maintenues jusqu'à J54 dans les lots 1, 2 et 3

**b) Nombre d'impacts provoqués durant la phase d'appel
(expérience intensité lumineuse)**



* : Fin théorique de la phase d'appel; les activations sont maintenues jusqu'à J39 dans les lots 2, 6 et 8

Figure 33. Déroulement des activations provoquées (phase d'appel) et apprentissage des juvéniles de perche à l'utilisation des nourrisseurs à la demande.

b) Intensité lumineuse

Les résultats obtenus lors de l'expérience sur la photopériode nous ont amenés à modifier le protocole d'appel. Les phases d'impacts provoqués ont été espacées de deux heures, avec une diminution du nombre des impacts à chaque pas de temps (figure 33 b). Lors des sept premiers jours, le nombre d'impacts provoqués est de 44 ; ce nombre décroît ensuite de 25 % tous les deux jours. Des impacts provoqués (25 % du nombre initial) ont été maintenus jusqu'à J39 dans 3 réplicats.

Niveau de récompense alimentaire

Pendant la première semaine de la phase d'apprentissage, les perches sont nourries au taux de rationnement optimal R_{opt} défini par Mélard *et al.* (1996), exprimé en pourcentage de la biomasse :

$$R_{opt} (\%) = 3,3 \times P^{-0.24} \text{ avec } P = \text{poids individuel moyen en g}$$

Le niveau de récompense est fixé en conséquence à une valeur de $0,7 \pm 0,1$ g (moyenne \pm écart-type) par activation du levier, ce qui correspond à 25 - 30 granulés par impact. Ce niveau de récompense est conservé durant toute la durée des deux expériences et contrôlé une fois par semaine.

Traitement des données

Le fichier des enregistrements de l'activation du levier comprend pour chaque impact, la date, l'heure et le bac. Ces données sont analysées quotidiennement par le calcul de la fréquence horaire des activations au sein de chaque lot, grâce à une procédure mise au point sous Microsoft Excel.

3.2.2.5 Variables environnementales

L'éclairage des bassins s'effectue par le biais de tubes non fluorescents, de qualité blanc industriel et d'une puissance de 18W (type « Lumiluxe de luxe », Osram L 18W, 12 - 950) ; l'intensité lumineuse lors de la phase obscure est de 0 lux. Les valeurs d'intensité lumineuse sont fixées à l'aide d'un luxmètre et sont mesurées à la surface de l'eau et au centre des bacs (sous l'éclairage). Elles varient en fonction de la hauteur de l'éclairage. Une phase de transition lumineuse (30 minutes) simule l'aube et le crépuscule, périodes décrites par Helfman (1981) et Dabrowski (1982 b) parmi les plus favorables pour l'alimentation des juvéniles respectivement de perchaude et de perche en milieu naturel. Ces simulations sont assurées dans chaque bac par une ampoule à bulbe de 15 W (Osram), fixée à 80 cm de la surface de l'eau, qui fournit une

Tableau 22. Définition des principaux paramètres zootechniques étudiés dans le cadre des expérimentations réalisées sur les juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.).

Paramètre	Définition	Formule
N	Nombre de juvéniles par bac	
S	Survie théorique	$S_j (\%) = 100 \times N_j / N_i$
Sr	Survie réelle en %	$Sr = 100 \times N_f / (N_i - p)$
Nd	Nombre de disparu	$Nd = N_i - N_f - p - Mr$
C	Pourcentage de disparu	$C = Nd / (N_i - p)$
P (g)	Poids moyen	
B (kg)	Biomasse des juvéniles de perche	$B = N \times P / 1000$
CV	Coefficient de variation pondérale en %	$CV = 100 \times \text{écart type} \times \text{moyenne}^{-1}$
Gb (g)	Gain de biomasse en grammes	$Gb = B_f + B_p - B_i$
Qa (g)	Quantité d'aliment distribuée	
EA	Efficacité alimentaire	$EA = Gb \times Qa^{-1}$
TCS (%.j⁻¹)	Taux de croissance spécifique	$TCS = 100 \times (\ln(P_f) - \ln(P_i)) / \sum_j$
K	Coefficient de condition	$K = P \times T^{-3}$
IGS	Indice gonado-somatique	$IGS = P_g / P \times 100$
IVS	Indice viscérosomatique	$IVS = P_v / P \times 100$

i : initial, f : final

Mr désignent les mortalités recensées, j le jour, N_j le nombre théorique d'individus au jour j (N_j = N_i - Mr_j) et p le nombre d'individus prélevés. P_g et P_v sont respectivement le poids de la gonade et le poids des viscères.

intensité lumineuse de 10 lux à la surface de l'eau et au centre des bassins. La durée de la photopériode est réglée par le biais d'horloges électriques.

3.2.2.6 Paramètres étudiés

Comportement et demande alimentaires des poissons

- Demande alimentaire

Les niveaux d'aliment restant dans les réservoirs des nourrisseurs à la demande sont contrôlés et complétés deux fois par jour (8h30 et 18h00). La quantité d'aliment distribuée (Q_a) dans chaque lot, qui correspond à la demande en aliment des poissons, est pesée chaque jour (Balance Mettler SM-L, précision de 0,1 g).

- Habituation des poissons au nourrissage à la demande et phase d'appel

La réponse comportementale des poissons lors de la phase d'habituation aux conditions de nourrissage à la demande est mesurée pour chaque bac par l'intermédiaire du nombre d'impacts alimentaires quotidien. L'évolution au cours du temps du nombre moyen d'impacts, calculé par période de trois jours, est décrite pour chaque réplicat. L'évolution des valeurs moyennes par traitement est ensuite comparée.

- Rythmes alimentaires

Le nombre total d'impacts quotidiens (TA) est déterminé pour chaque réplicat. La répartition horaire de ces impacts quotidiens est déterminée et exprimée en pourcentage horaire du TA pour chaque réplicat. Pour décrire l'évolution des profils nyctéméraux d'alimentation au cours du temps en fonction du traitement, une approche descriptive est réalisée avec le calcul des moyennes hebdomadaires. A la fin de la phase d'apprentissage, les rythmes d'alimentation journaliers sont décrits par les fréquences horaires moyennes sur l'ensemble de la période, moyennes calculées respectivement entre J56 et J112 (photopériode) et entre J42 et J98 (intensité lumineuse).

Variables zootechniques

- Evaluation de la survie

Les mortalités sont recensées 2 fois par jour (8h30 et 18h00). Les poissons retrouvés morts sont pesés et mesurés. Les causes de mortalités sont évaluées par l'observation des symptômes externes (malformation, nécrose, blessure, énucléation, régurgitation). Sur la base de ces observations, un taux de survie théorique (S, %) est calculé. A la fin de chaque expérience, les

Tableau 23. Valeurs initiales de poids et des indices morpho-anatomiques (moyenne \pm écart - type, 32 mâles et 22 femelles) en relation avec le sexe des juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.). Dans une même ligne, les moyennes suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 0,05$).

Paramètres	Sexe		t-student	p
	M	F		
P (g)	12,8 a ($\pm 3,6$)	13,7 a ($\pm 4,6$)	0,83	$p = 0,415$
IGS (%)	0,20 a ($\pm 0,11$)	0,53 b ($\pm 0,11$)	10,92	$p < 0,001$
IVS (%)	5,4 a ($\pm 1,2$)	5,3 a ($\pm 1,4$)	0,274	$p = 0,781$

Un test de Student est réalisé sur les valeurs moyennes initiales de poids (P), d'indice gonadosomatique (IGS) et d'indice viscéro-somatique (IVS), en fonction du sexe.

poissons sont comptés afin de déterminer le taux de survie réel (Sr). Le taux de disparition (C, %), estimateur du cannibalisme, est obtenu par différence entre les taux de survie théorique et réelle finales.

- Suivi biométrique

Des contrôles de croissance intermédiaires sont réalisés mensuellement sur 100 individus pris au hasard dans chaque réplicat avec une mesure de la longueur totale et une pesée du poids de chaque individu (Mettler SM-L, précision de 0,1 g), après anesthésie (2-phénoxyéthanol, $C_8H_{10}O_2$; 0,3 ml.l⁻¹). Le premier contrôle de croissance est réalisé à la fin de la phase d'apprentissage (respectivement à J56 pour l'expérience sur la photopériode et à J42 pour celle sur l'intensité lumineuse). Au terme de chaque expérience, tous les poissons sont comptés, mesurés et pesés individuellement. Les données sont interprétées essentiellement en terme de croissance (évolution du poids moyen, taux de croissance spécifique), de variabilité de croissance (coefficient de variation pondérale) et d'efficacité alimentaire. On procède également au calcul du coefficient de condition :

$K = (P \times T^{-3})$ où P et T sont respectivement le poids et la longueur totale du poisson.

Les principaux descripteurs zootechniques relatifs aux expériences sur les juvéniles sont présentés dans le tableau 22.

- Prélèvement d'organes et calcul d'indices morpho-anatomiques

A l'issue de chaque expérience, 15 - 20 poissons par réplicat sont tués dans un excès de phénoxy-éthanol (2-phénoxyéthanol, $C_8H_{10}O_2$; 1,0 ml.l⁻¹). Les poissons sont pesés individuellement sur une balance Mettler PM100 (précision de 0,001 g) et leur sexe est déterminé. Les gonades, les viscères y compris le tissu adipeux périviscéral, sont entièrement prélevés et pesés, afin de procéder au calcul des indices suivants :

- Indice gonado-somatique (IGS)

$$IGS (\%) = (P_g / P) \times 100$$

- Indice viscérosomatique (IVS)

$$IVS (\%) = (P_v / P) \times 100$$

où P, P_g et P_v désignent respectivement le poids du poisson, le poids des gonades et le poids des viscères. Ces indices sont calculés pour chaque poisson et regroupés par sexe.

Les valeurs moyennes initiales de ces indices ont été calculées sur un échantillon de 55 individus, au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, et sont comparées entre sexe par un test de Student (tableau 23).

- Etude du bilan Azote (N) – Phosphore (P) [Photopériode uniquement]

Un échantillon initial de 100 g de perche et de 100 g d'aliment expérimental, et un échantillon final de 20 poissons par réplicat ont été prélevés, broyés, homogénéisés puis séchés à froid avant les analyses de la composition chimique. Ces analyses ont été réalisées selon la procédure usuelle :

- calcul de la matière sèche (MS) après séchage des échantillons à l'étuve à 105°C pendant 24h
- dosage de l'azote par la méthode Kjeldahl après minéralisation et digestion acide (Protéine = $6,25 \times N$)
- dosage du phosphore par mesure spectrophotométrique du complexe phosphovanadomolybdate après minéralisation et digestion acide (méthode ISO – DIS 6491).

Les rétentions et pertes en azote et phosphore ont été déduites après le calcul de l'apport en N et P, et la mesure des poids de carcasse et du contenu de l'aliment en N et P selon les formules suivantes :

- Rétention (%) = $100 \times (((Bf+Bm) \times \text{contenu final en nutriment des carcasses}) - (Bi \times \text{contenu initial en nutriment des carcasses})) \times (\text{Offre en nutriment})^{-1}$
- Pertes totales ($g \times kg \times Gb^{-1}$) = $1000 \times (\text{Offre en nutriment} - (Bf \times \text{contenu final en nutriment des carcasses}) - (Bi \times \text{contenu initial en nutriment des carcasses})) \times Gb^{-1}$
- Pertes métaboliques et fécales ($g \times kg \times Gb^{-1}$) = $1000 \times (\text{Offre en nutriment} - ((Bf+Bm) \times \text{contenu final en nutriment des carcasses}) - (Bi \times \text{contenu initial en nutriments des carcasses})) \times Gb^{-1}$
- Pertes dues à la mortalité ($g \times kg \times Gb^{-1}$) = Pertes totales - Pertes métaboliques et fécales
avec Offre en nutriments (g) = $Qa \times \text{Contenu de l'aliment en nutriment}$ et $Gb = Bf - Bi$.

Bf et Bi désignent les biomasses initiales et finales, Gb le gain de biomasse, Bm la biomasse des morts.

Tableau 24. Décomposition des sources de variabilité pour l'analyse statistique des résultats des expériences sur l'influence de la photopériode ou de l'intensité lumineuse (effet « traitement ») sur les juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.).

a) ANOVA 1 sur les valeurs finales des paramètres zootechniques

Source de variabilité	d.d.l
Traitement	2 / 1
Résiduelle	6 / 7

b) Modèle mixte hiérarchisé en mesures répétées (Traitement)

Source de variabilité	d.d.l	d.d.l
	Rythmes alimentaires (sur 24h)	Impacts (phase d'appel) LO / IL
Traitement	2	2
Temps	23	17 / 12
Temps * Traitement	46	34 / 24
Bac [Traitement]	6	6
Temps * Bac [Traitement]	138	102 / 72

d.d.l. : degrés de liberté

c) Split-plot ANOVA sur le temps (Traitement)

Source de variabilité	d.d.l
Données zootechniques (S, P, CV, Qa, Ea, TCS, K)	
Traitement	2
Temps	2 / 3
Temps * Traitement	4 / 6
Bac [Traitement]	6
Temps * Bac [Traitement]	12 / 18

d) Modèle mixte hiérarchisé (Traitement et Sexe)

Source	d.d.l.
Traitement	2
Sexe	1
Sexe * Traitement	2
Bac [Traitement]	6
Sexe * Bac [Traitement]	6

d.d.l. : degrés de liberté

3.2.2.7 Analyse statistique des résultats (tableau 24)

Phase d'apprentissage

A chaque temps, les impacts quotidiens (moyenne de trois jours successifs) au sein des différents traitements ont été comparés par une analyse de variance (ANOVA 1) à un facteur fixe, l'effet « traitement », photopériode (LO) ou intensité lumineuse (IL), afin de vérifier l'hypothèse de normalité des résidus sous STAT-ITCF (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 24 a). Puis, pour comparer l'évolution des impacts quotidiens au cours du temps au sein de chaque traitement et entre les différents traitements, les données ont été traitées selon un modèle mixte d'ANOVA en mesures répétées avec la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996). L'effet « traitement » et l'effet « temps » sont considérés comme des facteurs fixes, l'effet « bac » est considéré comme aléatoire, hiérarchisé dans le traitement (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 24 b).

Rythmes d'alimentation

La répartition horaire des impacts (rythmes alimentaires) au cours d'un nyctémère a été analysée selon le même protocole que précédemment, avec l'heure comme unité de temps.

Variables zootechniques

A la fin de chaque expérience, tous les paramètres zootechniques définis dans le tableau 22 ainsi que les données relatives au bilan azote – phosphore, l'évolution des CV, sont analysés par une ANOVA 1 (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 24 a). Pour l'analyse des données zootechniques (S, Qa, P, CV, TCS, EA, K) dont les valeurs varient avec le temps, une ANOVA 1 est réalisée à chaque temps pour vérifier l'hypothèse de normalité des résidus. Le modèle d'analyse des données est un modèle mixte équilibré hiérarchisé (décomposition des sources de variabilité dans le tableau 24 c). Les données sont analysées avec une ANOVA en split-plot sur le temps selon la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996).

Influence du sexe sur le poids et les indices morpho-anatomiques

Au terme de l'expérience, les poids finaux ainsi que les valeurs des indices morpho-anatomiques des mâles et des femelles sont comparés. Le modèle d'analyse des données est un modèle équilibré hiérarchisé, avec les effets « traitement » et « sexe » considérés comme des effets fixes (le sexe est considéré comme naturellement randomisé entre poissons, tableau 24 d), et l'effet hiérarchique bac [Traitement] considéré comme aléatoire. Les données sont donc analysées avec la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996).

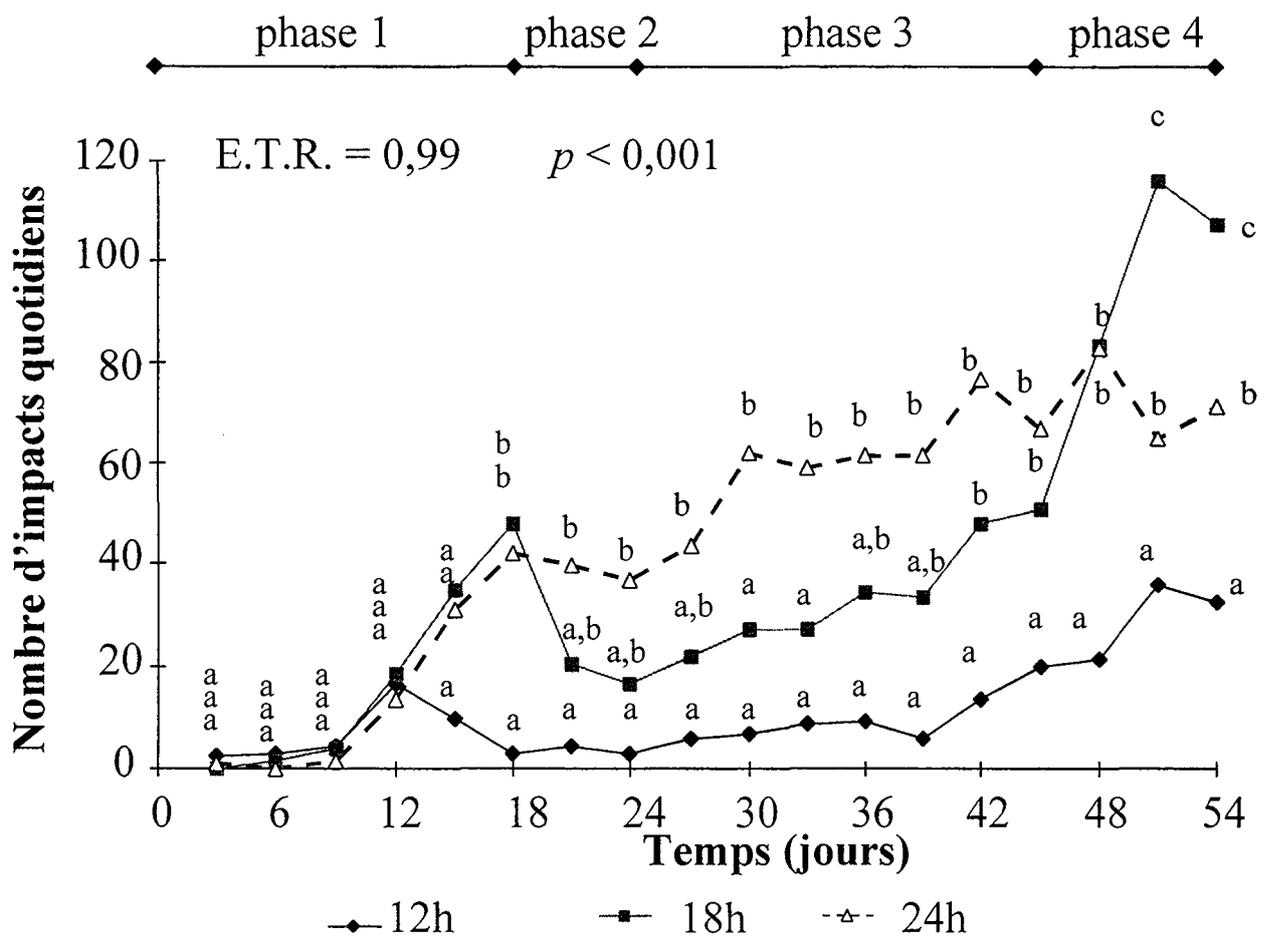


Figure 34. Comportement au levier manifesté par les juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. durant la phase d'appel entre J0 et J54 lors de l'expérience sur l'influence de la photopériode. Chaque point représente la valeur moyenne de trois jours consécutifs.

E.T.R. = Erreur Type Résiduelle, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode* temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Regroupement de populations et comparaison des moyennes

Lors de l'expérience sur l'intensité lumineuse, une comparaison des données zootechniques finales est réalisée sur deux populations, différant par leur comportement alimentaire :

A : absence d'acrophase d'activité alimentaire (3 réplicats)

B : rythme alimentaire marqué avec acrophase d'activité à l'aube (6 réplicats).

Pour l'analyse des données zootechniques (P, CV, EA, TCS) en fonction du comportement alimentaire, une ANOVA 1 est réalisée selon un modèle déséquilibré avec la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996). Les poids finaux ainsi que l'indice viscérosomatique des mâles et des femelles sont comparés. Le modèle d'analyse des données est un modèle mixte déséquilibré, avec les effets « traitement » et « sexe » considérés comme des effets fixes (le sexe est considéré comme naturellement randomisé entre poissons). Les données sont analysées avec la procédure MIXED (SAS Software, Little *et al.* 1996).

Tests statistiques et seuil de probabilité

Les valeurs des variables analysées correspondent aux moyennes (lsmeans) des mesures obtenues pour chaque unité expérimentale, ajustées des effets des autres facteurs. Les moyennes brutes (ANOVA 1) sont comparées par un test de Newman-Keuls et les lsmeans (modèle mixte) par la méthode des contrastes (seuil de risque $\alpha = 5\%$).

3.2.3 Résultats

3.2.3.1 Influence de la photopériode

Le but de cette expérience, d'une durée de 112 jours, est de déterminer les effets de trois photopériodes (LO 12h, 18h et 24h) sur la survie, la croissance et sa variation chez des juvéniles de perche commune élevés en système fermé. Les facteurs explicatifs considérés sont les variables alimentaires (demande et efficacité alimentaires), les rythmes alimentaires et les variables physiologiques (bilan N – P, indices morpho-anatomiques).

Phase d'apprentissage (figure 34)

Un modèle général d'apprentissage est apparent. Il y a d'abord une augmentation progressive de l'activité alimentaire jusqu'à une valeur journalière maximale (phase 1). Le nombre d'impacts décroît alors sensiblement (phase 2) ; puis, le niveau d'activations quotidiennes du levier augmente régulièrement au cours du temps ($p < 0,05$; phase 3). L'analyse des réponses en fonction du traitement photopériodique, montre qu'au 18^{ème} jour, les perches du traitement 12h présentent une activité alimentaire significativement plus faible (lsmean = 9,7 ; $p < 0,05$) que

Tableau 25. Influence de trois photopériodes (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur les valeurs finales de survie et de croissance, les performances alimentaires et la variabilité de croissance de juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

Paramètres	Photopériode			ETR	<i>p</i>
	LO (h)	12	18		
S (%)	90,5 a	91,6 a	80,8 a	6,0	<i>p</i> = 0,124
Sr (%)	89,1 b	88,2 b	76,2 a	4,9	<i>p</i> = 0,031
C (%)	1,4 a	3,3 a	4,6 a	1,9	<i>p</i> = 0,200
Pi (g)	5,1 a	4,9 a	5,4 a	0,6	<i>p</i> = 0,537
Pf (g)	23,5 a	36,4 b	39,3 b	5,1	<i>p</i> = 0,020
CVi (%)	29,0 a	27,2 a	28,4 a	1,7	<i>p</i> = 0,463
CVf (%)	40,3 a	50,2 b	54,1 b	4,7	<i>p</i> = 0,029
EA	0,82 a	0,77 a	0,80 a	0,06	<i>p</i> = 0,589
Bf (g)	6312 a	10042 a	9163 a	1680	<i>p</i> = 0,077
ln (Bf)	8,75 a	9,20 b	9,11 b	0,18	<i>p</i> = 0,043
TCS (%.j ⁻¹)	1,36 a	1,78 b	1,77 b	0,13	<i>p</i> = 0,010

S et Sr désignent la survie théorique et la survie réelle des juvéniles de perche au terme de l'expérience. C désigne le taux de cannibalisme. P est le poids moyen des juvéniles, CV désigne le coefficient de variation pondérale (i : initial, f : final). EA et Bf symbolisent l'efficacité alimentaire et la biomasse finales. TCS désigne le taux de croissance spécifique des juvéniles de perche. Du fait d'un fort E.T.R., l'analyse de la variable Bf a été réalisée après transformation logarithmique en utilisant la fonction ln (Bf). Les valeurs brutes de Bf sont présentées à des fins de comparaison bibliographique.

Sur une même ligne, les lsmeans suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement (*p* > 0,05).

ETR = Ecart Type Résiduel, *p* = probabilité

celles des traitements 18h et 24h. Les perches de ce lot manifestent davantage de difficultés dans la compréhension du mode de fonctionnement des nourrisseurs à la demande. La phase d'appel (impacts provoqués) a dû être maintenue jusqu'à J42. A cette date, les poissons manifestent une activité autonome significativement différente de zéro ($l_{smean} = 13,7$; $p < 0,05$). Le nombre d'impacts augmente significativement à partir de J24, dans les traitements 18h et 24h, par rapport aux valeurs initiales, ce qui témoigne d'un comportement autonome d'activation du levier ($p < 0,05$). Le nombre d'activations est significativement plus élevé pour le traitement 24h par rapport au traitement 18h à J30 ($p < 0,05$). Le niveau d'activité alimentaire du traitement 18h devient proche de celui du traitement 24h à partir de J36 ($p > 0,05$), l'égale à J48 (phase 4 ; $p > 0,05$) et le dépasse significativement à J54 ($p < 0,05$).

Suivi biométrique (tableau 25)

- **Survie (figures 35, 36 et 37)**

La survie finale des juvéniles de perche, S_r , est significativement plus élevée dans les traitements 12h et 18h, qu'à 24h ($p < 0,05$), et l'interaction photopériode * temps est significative ($p < 0,05$; figure 35) pour le taux de survie théorique S . Le taux de cannibalisme, C , compris entre 1,4 et 4,6 %, ne diffère pas significativement en fonction du traitement photopériodique ($p > 0,05$) mais la forte variabilité ($E.T.R. = 1,9$) masque vraisemblablement l'effet « traitement » principal. Les mortalités sont la conséquence principalement des régurgitations et des individus énucléés (figure 36) ; ces comportements agressifs (énucléation, régurgitation et cannibalisme) constituent plus de 60 % des mortalités totales au terme de l'expérience (figure 37).

- **Croissance (figures 38 et 39)**

Les poids finaux des juvéniles de perche des traitements 18h et 24h sont significativement plus élevés qu'à 12h ($p < 0,05$). La valeur moyenne de la variable transformée $\ln(B_f)$ de la biomasse finale (B_f) est significativement plus faible dans le traitement 12h qu'à 18h et 24h (ANOVA après transformation logarithmique, test de Newman-Keuls, $p < 0,05$). De même, le TCS des juvéniles de perche est significativement plus élevé ($p < 0,05$) à 18h et 24h qu'à 12h. Aucune différence significative n'est observée entre les valeurs finales de poids moyens, de TCS, et de biomasse des juvéniles de perche entre les traitements 18h et 24h ($p > 0,05$).

L'analyse des résultats au cours du temps montre que le poids moyen des juvéniles de perche du traitement 12h est significativement plus faible que celui des juvéniles des traitements 18h et 24h ($p < 0,05$), dès J56 et jusqu'au terme de l'expérience (figure 38).

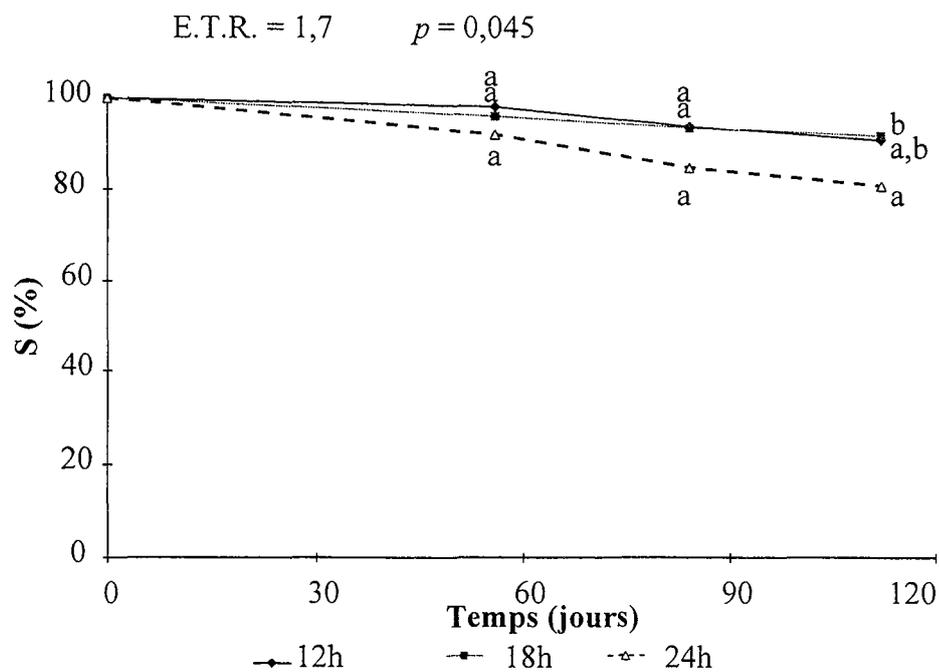


Figure 35. Influence de la durée de la photophasse (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur la survie des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode* temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

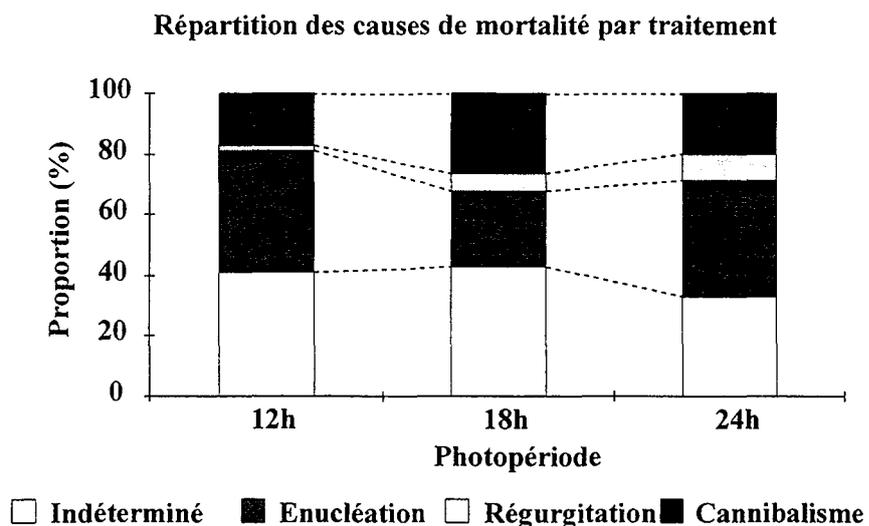
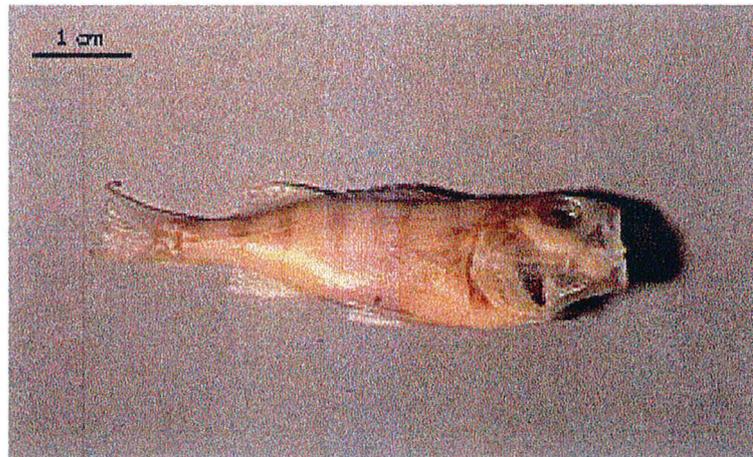
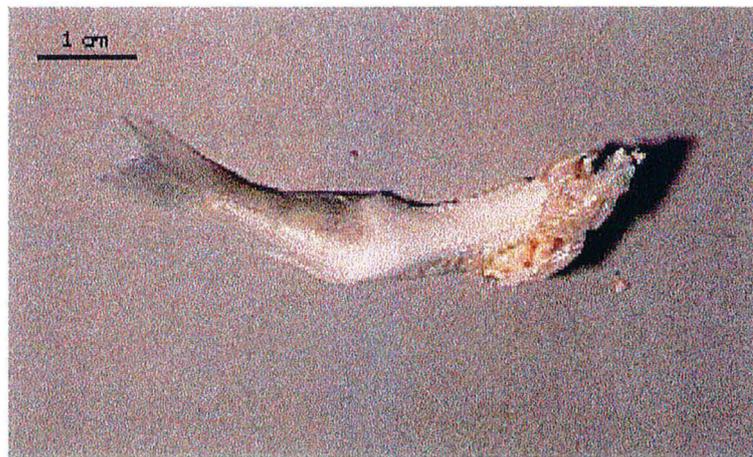


Figure 36. Evolution cumulée des mortalités recensées au cours du temps des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. au cours de l'expérience sur la photopériode.

a)



b)



c)



Figure 37. Présentation des causes de mortalités chez les juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. observées au cours de l'expérience sur l'influence de la photopériode. a) énucléation ; b) régurgitation ; c) cannibalisme et suffocation.

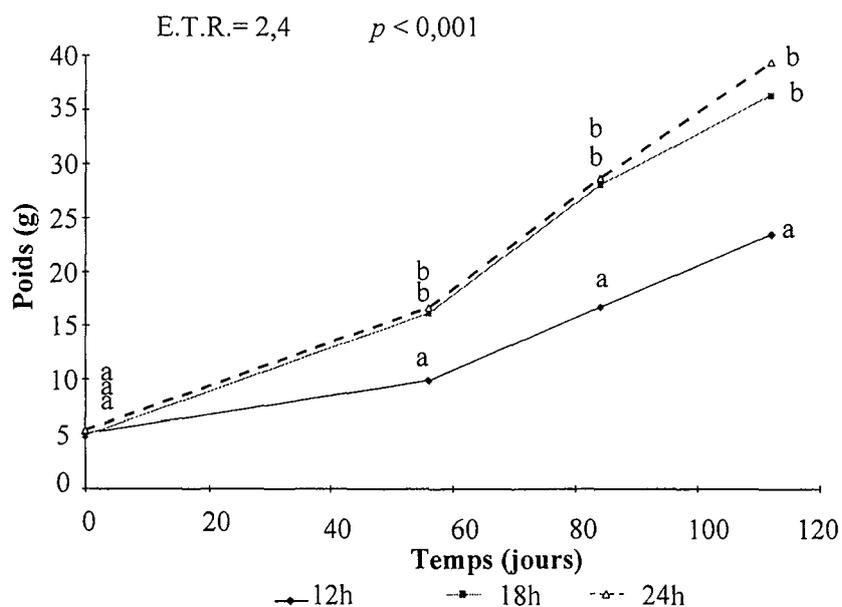


Figure 38. Influence de la durée de la photophase (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur le poids moyen des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

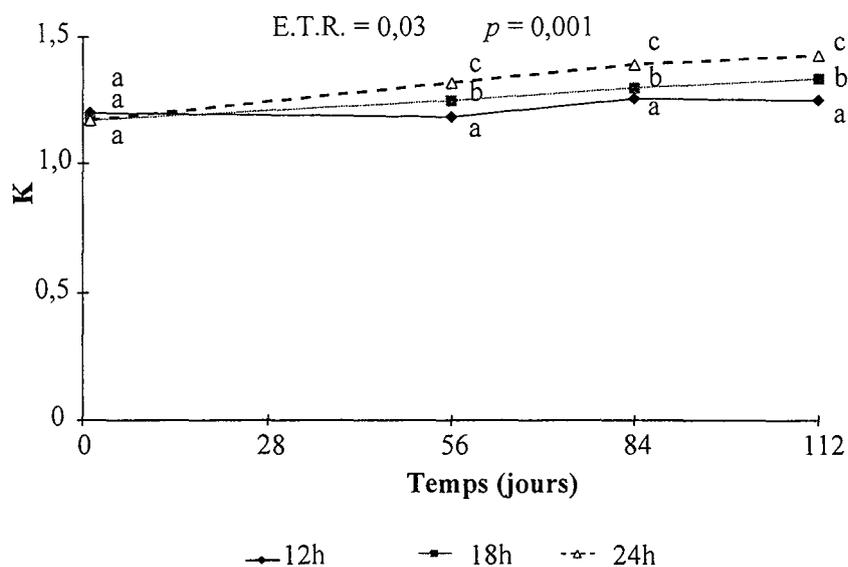


Figure 39. Influence de la durée de la photophase (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur le coefficient de condition K des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode* temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

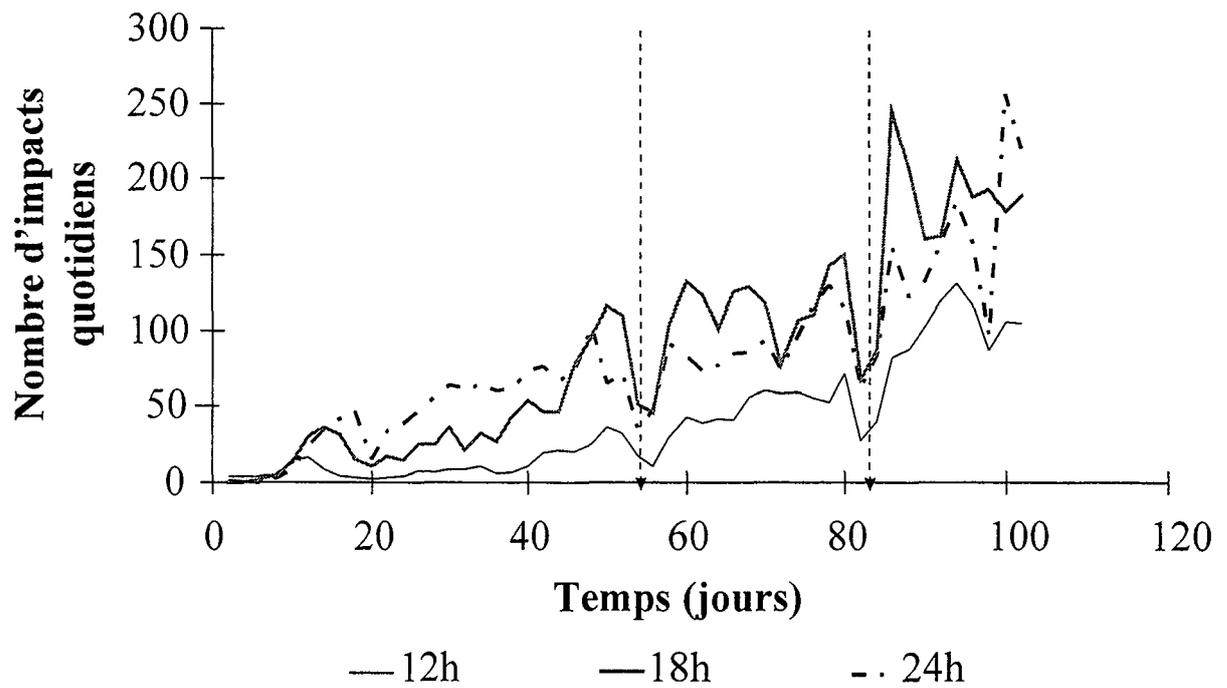


Figure 40. Influence de la durée de la photophase (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur le nombre d'impacts quotidiens des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande. Les flèches désignent les dates des contrôles de croissance.

Le coefficient de condition K des juvéniles de perche augmente significativement avec la durée de l'éclairage dès J56 ($p < 0,05$; figure 39). Il atteint au terme de l'expérience des valeurs respectives de 1,25, 1,34 et 1,43, pour les juvéniles de perche des traitements 12h, 18h et 24h.

- Demande et efficacité alimentaires

Les quantités alimentaires Q_a finales demandées par les juvéniles de perche du traitement 12h sont significativement ($p < 0,05$) plus faibles qu'à 18h et 24h. L'efficacité alimentaire ne diffère pas significativement en fonction du traitement photopériodique ($p > 0,05$) et atteint des valeurs finales comprises entre 0,77 et 0,82.

L'analyse de la demande alimentaire quotidienne (figure 40) montre une augmentation progressive au cours du temps ($p < 0,05$). Au cours de cette expérience, les contrôles de croissance affectent nettement la demande alimentaire des poissons. Il y a une augmentation significative du nombre d'impacts recensés quotidiennement et de la demande alimentaire des poissons au cours du temps ($p < 0,05$).

L'analyse des résultats au cours du temps (figure 41) montre qu'à partir de J84, les quantités d'aliment, Q_a , demandées par les juvéniles de perche du traitement 12h sont significativement plus faibles qu'à 18h et 24h ($p < 0,05$). Les valeurs intermédiaires et finales de Q_a des traitements 18h et 24h ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$). De même, l'interaction photopériode * temps n'est pas significative ($p = 0,328$; E.T.R. = 0,06) pour l'efficacité alimentaire des juvéniles de perche.

Etude des rythmes alimentaires (figures 42, 43, 44)

L'observation de la répartition de la demande alimentaire des juvéniles de perche (figures 42 et 43) montre une absence d'impact durant la scotophase pour les lots en condition d'alternance Jour / Nuit (12h et 18h) et traduit un rythme exclusivement diurne ; la prise alimentaire, au sein du traitement 24h, se répartit sur l'ensemble de la plage horaire des 24 h, d'une manière plus ou moins homogène. La demande alimentaire des juvéniles de perche, présente une répartition temporelle assez répétitive dès la fin de la phase d'apprentissage (8^{ème} semaine). La rythmicité est marquée pour les traitements 12h et 18h, en relation avec l'alternance nyctémérale, et se maintient jusqu'au terme de l'expérience.

Pour les juvéniles de perche du traitement 12h, la plupart des activations du levier a lieu durant les premières heures de la journée (entre 8h00 et 13h00) avec une acrophase significative à 12h00 (lsmean = 19,2 % ; $p < 0,05$). Une acrophase importante a lieu à l'aube, dès

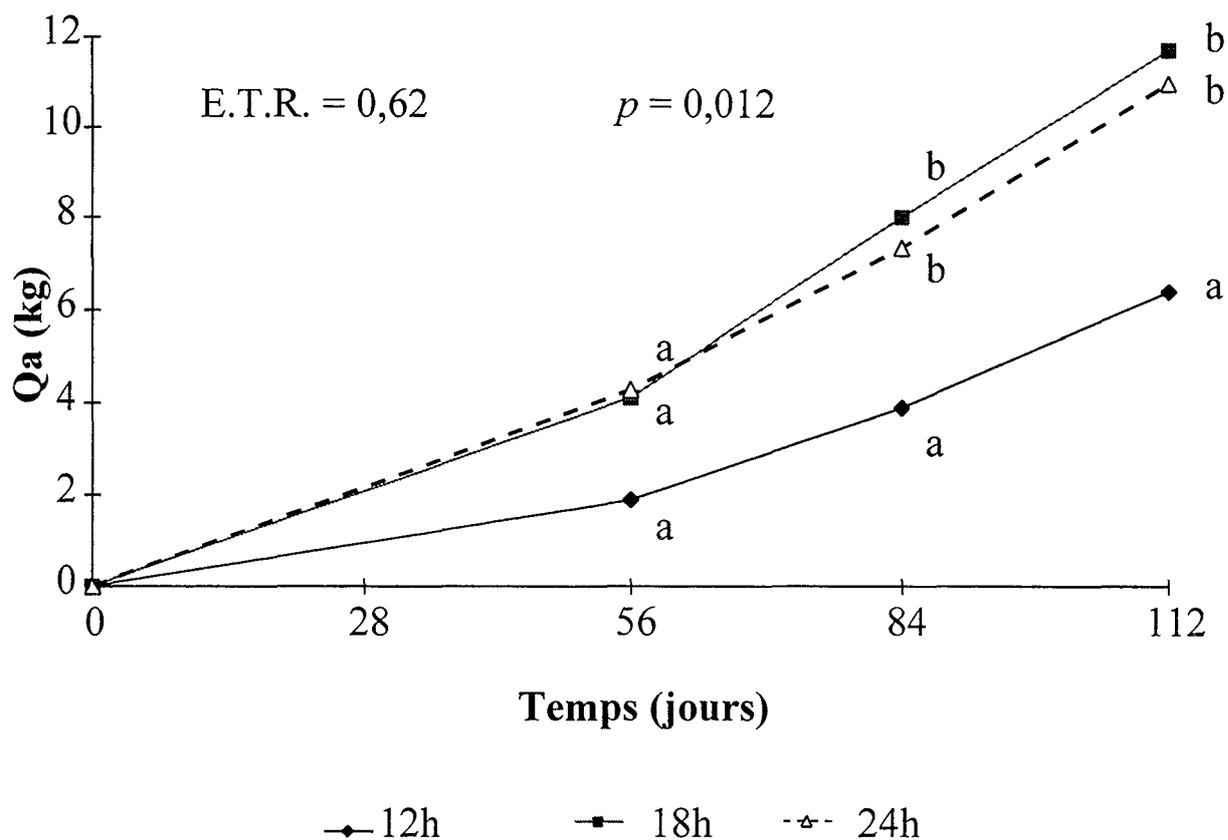


Figure 41. Influence de la durée de la photophase (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur les quantités alimentaires, Q_a , consommées par les juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode* temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

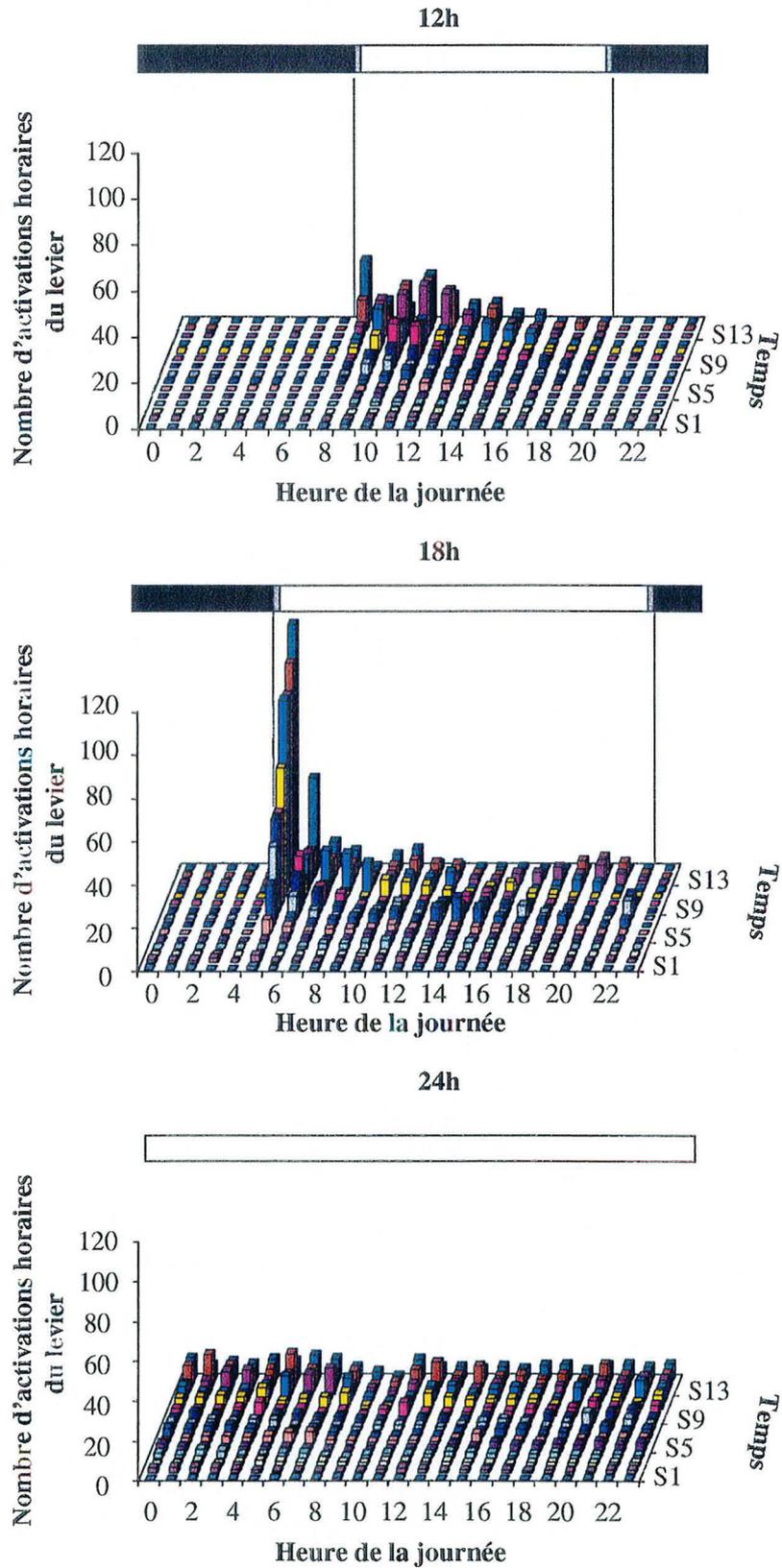


Figure 42. Evolution des profils nycthémeraux d'alimentation des juvéniles de perche élevés en circuit fermé et soumis à trois LO (12h, 18h et 24h) pendant les 15 semaines (S) d'expérimentations. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grisées figurent les périodes d'aube et de crépuscule.

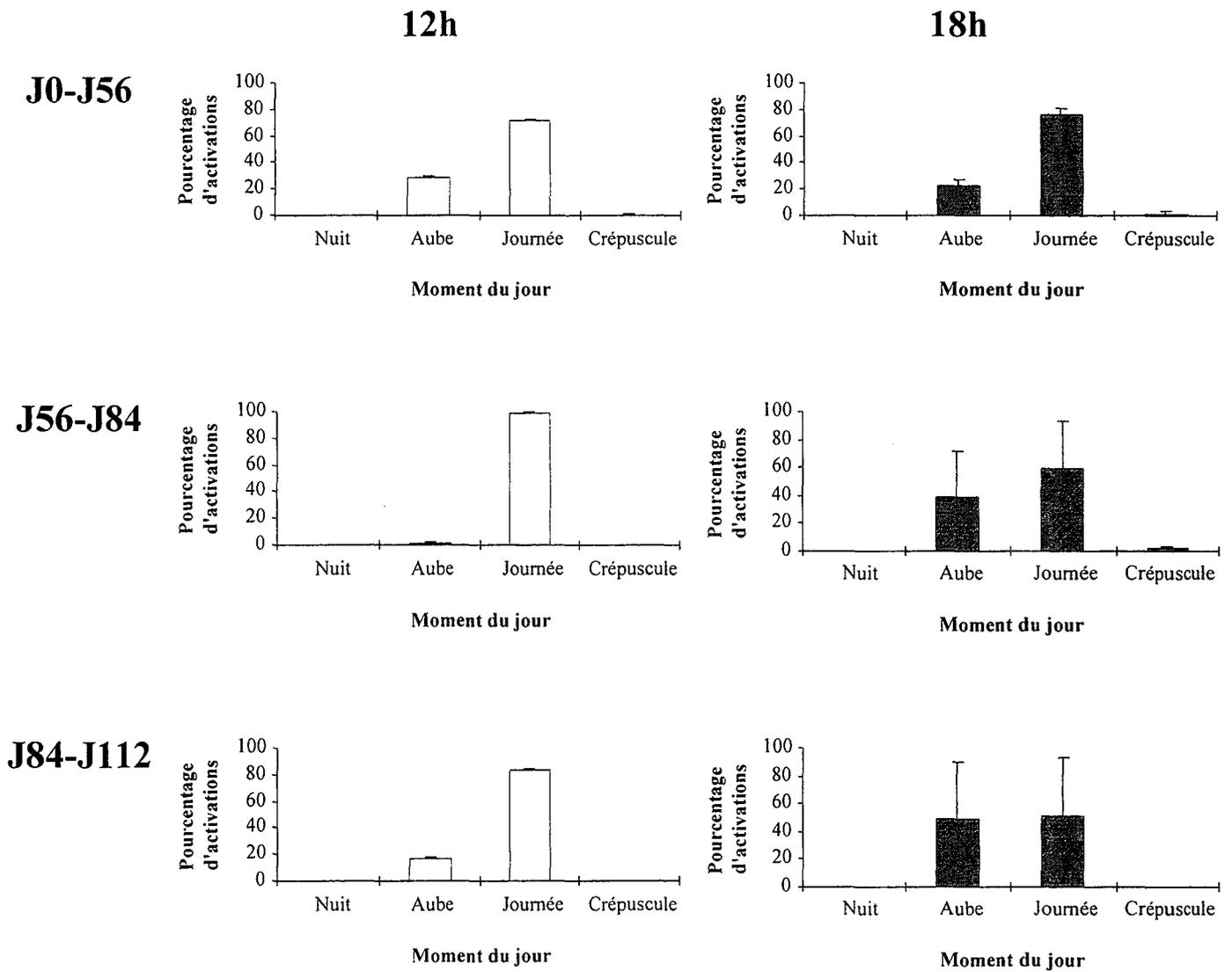


Figure 43. Répartition nyctémérale des activations du levier (moyennes sur l'ensemble de la période \pm écart-type) des juvéniles de perche élevés en circuit fermé entre chaque contrôle de croissance (J56, J84 et J112) pour les traitements photopériodiques 12h et 18h.

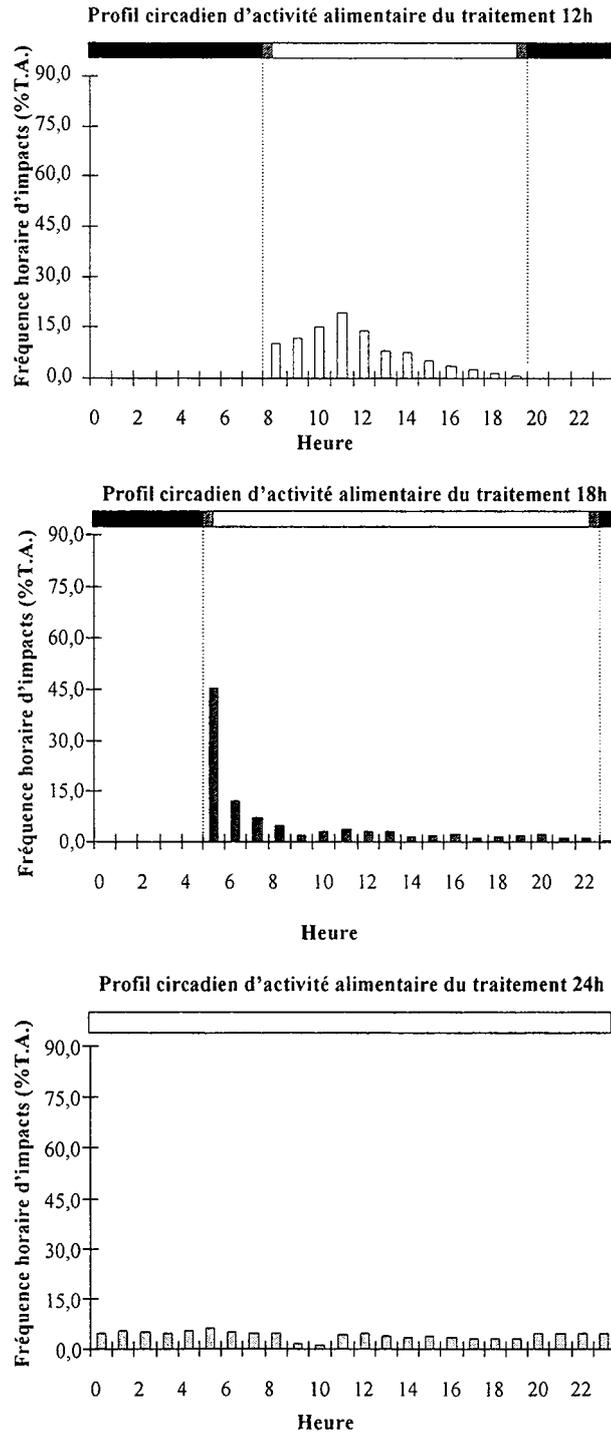
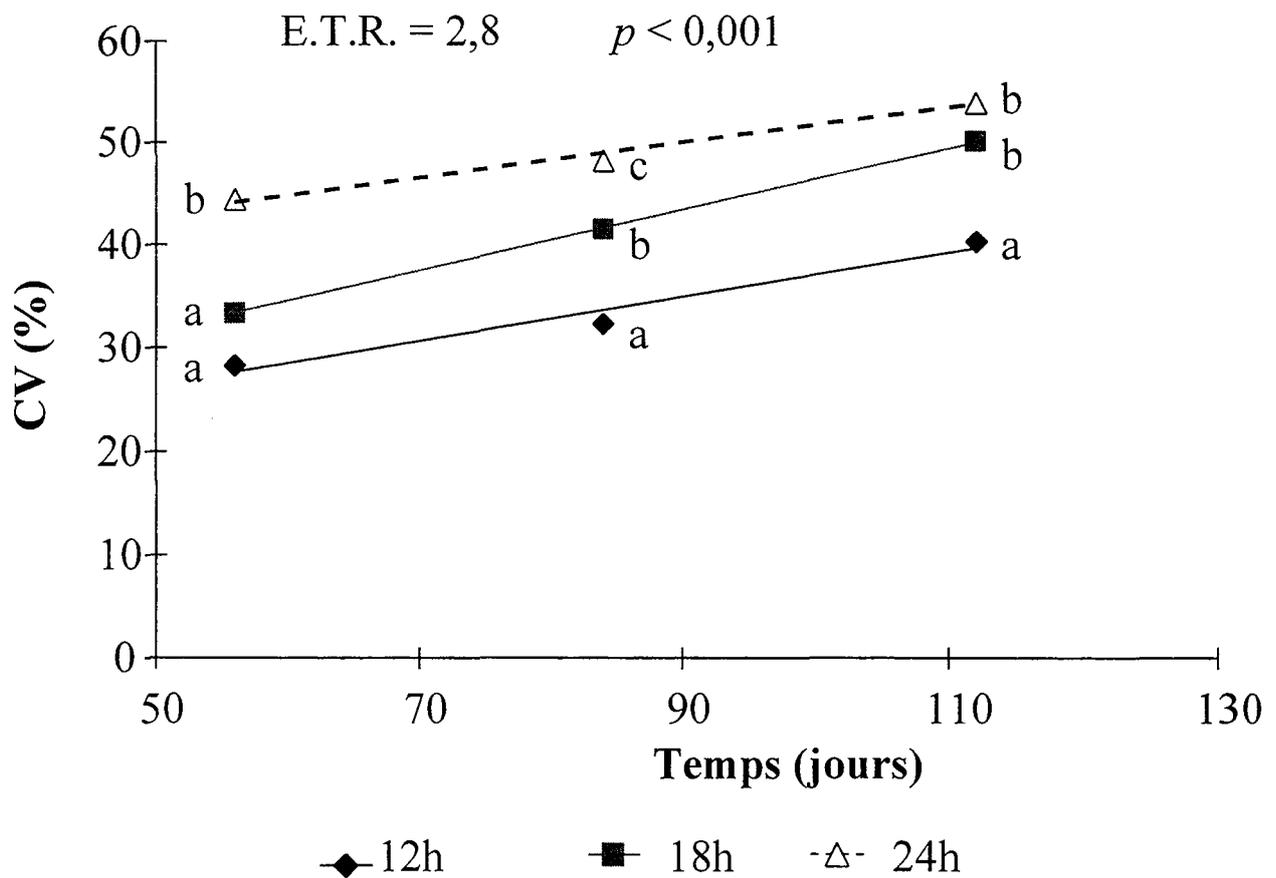


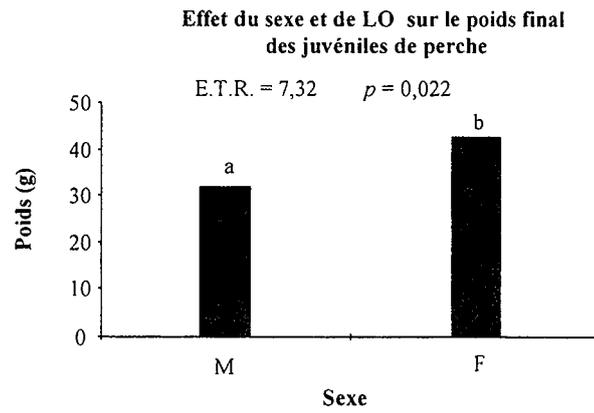
Figure 44. Rythmes alimentaires moyens des juvéniles de perche (Ismeans des activations quotidiennes) élevés en circuit fermé et soumis à trois photopériodes (LO 12h, 18h et 24h) de la fin de la phase d'appel jusqu'au terme de l'expérience (J56-J112). T.A. désigne le total des activations quotidiennes. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grisées figurent les périodes d'aube et de crépuscule.



12h	$CV = 0,2180^a t + 15,275$	$r^2 = 0,9686$
18h	$CV = 0,2998^b t + 16,515$	$r^2 = 0,9998$
24h	$CV = 0,1716^a t + 34,535$	$r^2 = 0,9881$

Figure 45. Evolution du coefficient de variation pondérale CV de juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. soumis à trois photopériodes (LO 12 : 12, 18 : 6 et 24 : 0) entre la fin de la phase d'appel et le terme de l'expérience (J56-J112).

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction photopériode* temps. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).



L'interaction sexe * LO n'est pas significative ($p = 0,76$)

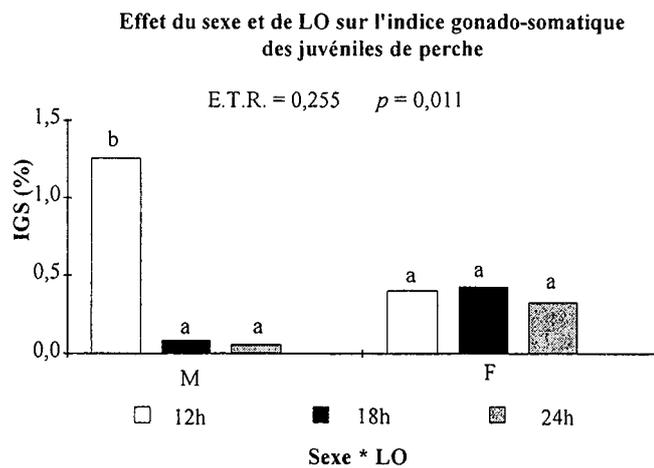
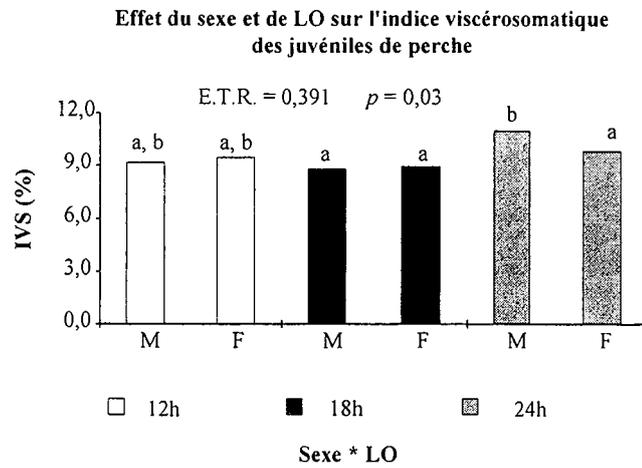


Figure 46. Influence de la photopériode LO (12h, 18h et 24h) et du sexe (Mâle, Femelle) sur le poids final et les indices morpho-anatomiques finaux des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité. Les lsmeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

l'illumination, pour les juvéniles de perche du traitement 18h (lsmean = 45,2 % ; $p < 0,05$). Au sein de ces deux traitements, l'activité est moins importante durant la phase de crépuscule. Pour les lots soumis à un éclairage continu, aucune rythmicité alimentaire ne se manifeste, avec des impacts répartis sur l'ensemble de la journée et aucune acrophase dans la demande alimentaire (figure 44). La diminution de l'activité alimentaire, observée entre 8h00 et 10h00, n'est pas significative ($p > 0,05$) et résulte vraisemblablement des perturbations provoquées lors du recensement des mortalités et du remplissage des réservoirs d'aliment, à 8h30.

Variabilité de croissance (figure 45)

Le coefficient de variation pondérale, CV, est significativement plus élevé ($p < 0,05$) pour les perches des traitements 18h et 24h par rapport à celles des traitements 12h, au terme de l'expérience. Il n'y a pas de différence significative ($p > 0,05$) dans les valeurs finales de CV des juvéniles de perche des traitements 18h et 24h.

L'analyse de l'évolution du CV au cours du temps montre qu'il est significativement plus élevé ($p < 0,05$) pour les perches des traitements 24h par rapport à 12h et 18h, dès la fin de la phase d'apprentissage et à J84. L'analyse de l'accroissement du CV au cours du temps entre la fin de la phase d'apprentissage (J56) et le terme de l'expérience (J112), révèle une pente significativement plus élevée pour le CV des perches du traitement 18h par rapport à ceux des traitements 12h et 24h ($p < 0,05$).

Indices morpho-anatomiques (figure 46)

Au terme de l'expérience, le sexe ratio est légèrement déséquilibré en faveur des femelles, mais ne diffère pas significativement entre les traitements ($p > 0,05$) avec respectivement 55,0, 54,7 et 52,5 % de femelles à 12h, 18h et 24h de photophase. L'interaction photopériode * sexe sur les poids n'est pas significative ($p > 0,05$). Il y a cependant un effet significatif du sexe sur les valeurs finales de poids. L'interaction photopériode * sexe est significative ($p < 0,05$) pour l'IVS. Les mâles du traitement 24h ont un indice viscérosomatique plus élevé que les femelles du même traitement ($p < 0,05$). Enfin, l'interaction photopériode * sexe sur l'IGS est significative ($p < 0,05$); les mâles du traitement 12h présentent un IGS de 1,25 %, significativement plus élevé que l'IGS des mâles des traitements 18h et 24h. Les valeurs finales d'IGS des femelles ne diffèrent pas significativement entre traitements photopériodiques ($p > 0,05$).

Tableau 26. Influence de trois photopériodes (LO 12 :12, 18 :6 et 24 :0) sur les teneurs en N et P des carcasses, sur les rétentions et les pertes de juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

Paramètres LO (h)	Photopériode			ETR	p
	12	18	24		
<i>Contenu final des carcasses</i>					
Protéine (%)	16,6 a	17,4 b	16,5 a	0,2	p = 0,006
Phosphore (%)	0,60 a	0,65 a	0,65 a	0,04	p = 0,303
<i>Rétention (en % de l'aliment distribué)</i>					
Azote (%)	30,4 a	29,0 a	27,4 a	1,5	p = 0,130
Phosphore (%)	49,2 a	49,5 a	49,3 a	5,9	p = 0,990
<i>Pertes totales</i>					
Azote (g.kg ⁻¹)	70,0	74,3	87,6		*
Phosphore (g.kg ⁻¹)	7,1 a	7,3 a	8,8 a	1,6	p = 0,421
<i>Pertes métaboliques et fécales</i>					
Azote (g.kg ⁻¹)	62,8 a	69,7 a	71,7 a	5,8	p = 0,220
Phosphore (g.kg ⁻¹)	6,2 a	6,7 a	6,7 a	1,1	p = 0,809
<i>Pertes dues à la mortalité</i>					
Azote (g.kg ⁻¹)	7,2 a	4,6 a	15,9 a	7,3	p = 0,219
Phosphore (g.kg ⁻¹)	0,9 a	0,6 a	2,1 a	0,9	p = 0,217

Sur une même ligne, les lsmeans suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

* aucune analyse de variance n'est réalisée sur cette variable en raison de la non-normalité des résidus.

ETR = Ecart Type Résiduel, p = probabilité

Budget N et P

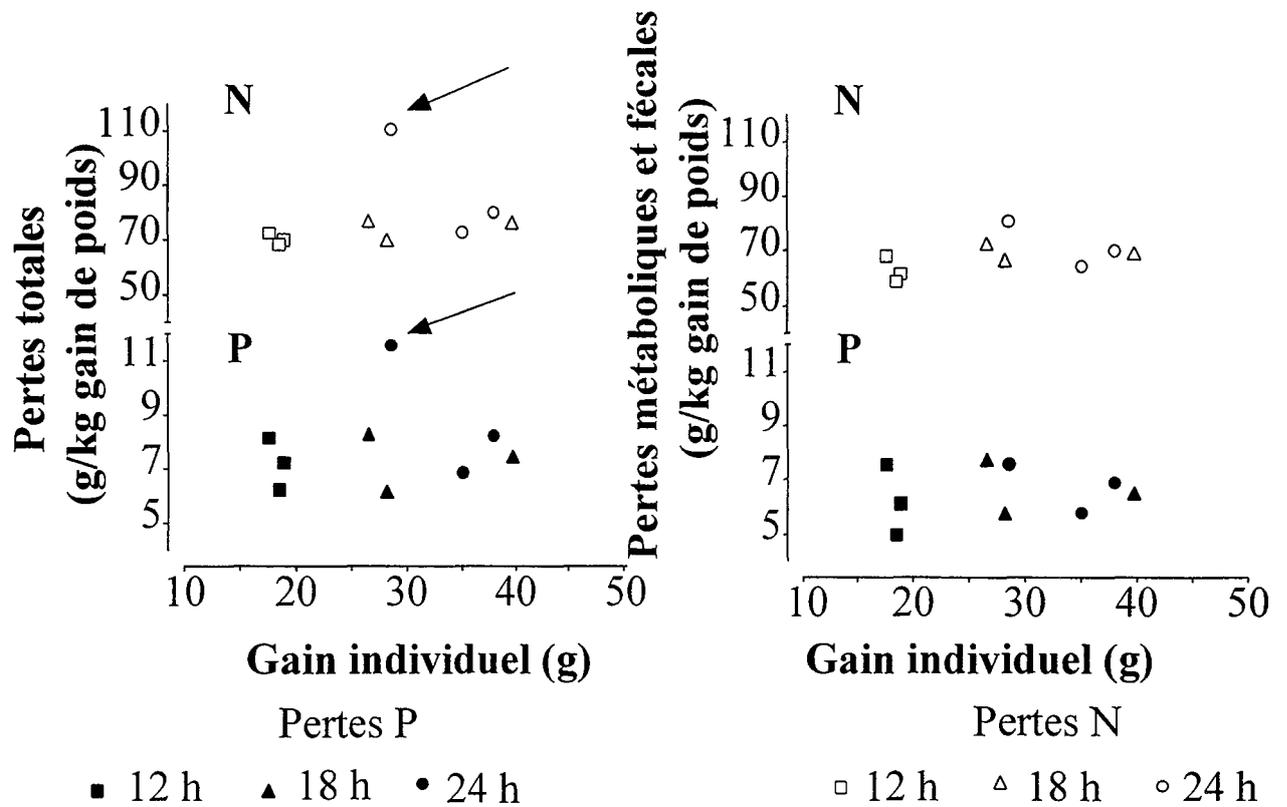


Figure 47. Relation entre gain individuel de croissance des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande, et les pertes en azote (N) et phosphore (P). Les flèches indiquent les valeurs élevées des pertes totales du lot 7, liées à une mortalité plus élevée dans ce lot.

Bilan Azote - Phosphore (tableau 26, figure 47)

Au début de l'expérience, la teneur en matières sèches (MS) des juvéniles de perche est de 26 %. Le contenu initial, exprimé en pourcentage de la matière fraîche (poids frais), est respectivement de 15,1 % pour les protéines et de 0,6 % pour le phosphore (P).

La valeur finale de la teneur en MS des juvéniles de perche ne diffère pas significativement en fonction du traitement photopériodique ($p > 0,05$) et représente 28 - 29 % du poids vif. Les carcasses des juvéniles de perche du traitement 18h présentent un taux de protéines, exprimé en pourcentage du poids frais, significativement plus élevé qu'à 12h et 24h. La valeur finale des teneurs des carcasses en phosphore n'est pas significativement affectée par la durée de la photophase ($p > 0,05$). De même, aucune différence significative n'est observée tant dans les valeurs finales de rétention en N et P. Une forte variabilité des résultats se manifeste au travers du calcul des pertes totales en N (non normalité des variances). Cette variabilité s'observe moins pour les valeurs concernant les pertes métaboliques et fécales. L'origine de la variabilité découle en grande partie des résultats d'un réplicat (lot 7) du traitement 24h, où les mortalités étaient élevées. De ce fait, aucune relation ne peut être établie entre le gain individuel et les pertes en N et P.

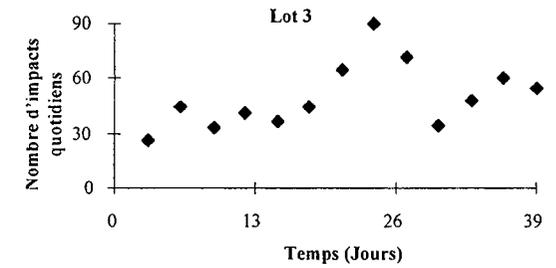
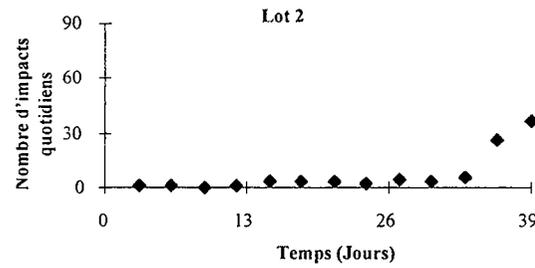
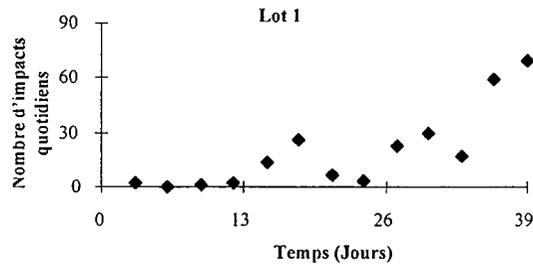
3.2.3.2 Influence de l'intensité lumineuse

Le but de cette expérience, d'une durée de 98 jours, est de déterminer les effets de trois intensités lumineuses (IL 10 lux, 100 lux et 400 lux) sur la survie, la croissance et sa variation chez des juvéniles de perche commune élevés en système fermé, sous une photopériode de 18h. Les facteurs explicatifs considérés sont les variables alimentaires (demande et efficacité alimentaires, rythmes) et physiologiques (indices morpho-anatomiques). Les résultats obtenus doivent également permettre de préciser le rôle de l'intensité lumineuse comme synchroniseur du comportement alimentaire. Le rythme alimentaire observé au cours de l'expérience précédente, dans le traitement 18h, est-il en relation avec l'alternance nyctémérale, ou traduit-il une valeur privilégiée d'intensité lumineuse pour l'alimentation des juvéniles de perche ?

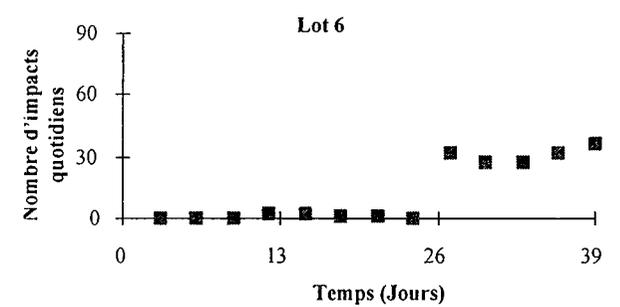
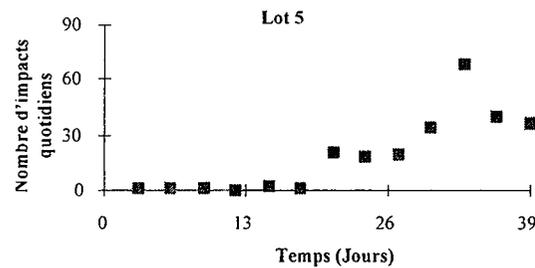
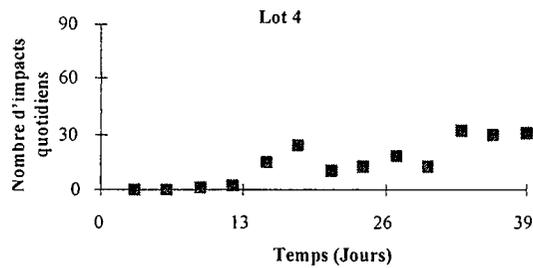
Phase d'apprentissage (figures 48 et 49)

L'évolution des profils d'activation du levier (figure 48) au sein de chaque lot expérimental au cours du temps montre une variabilité importante des réponses intra - traitement. Deux lots ont manifesté un apprentissage rapide (lots 3 et 9). Entre J13 (fin de la phase initiale d'appel) et J26, 4 autres lots présentent une activité alimentaire autonome (lots 1, 4, 5 et 7). Enfin, les lots 2 (10 lux), 6 (100 lux) et 8 (400 lux) manifestent un retard dans l'utilisation des distributeurs à la

10
lux



100
lux



400
lux

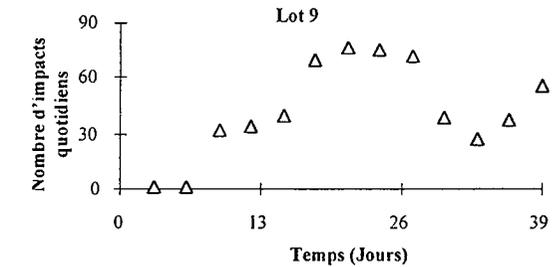
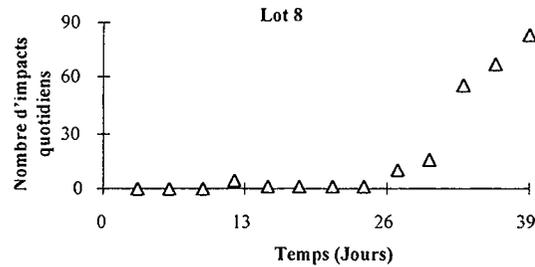
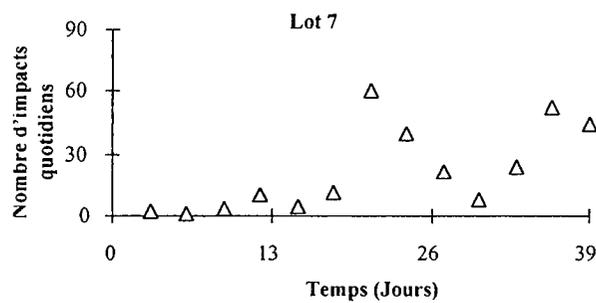


Figure 48. Comportement au levier manifesté par les juvéniles de perche durant la phase d'appel entre J0 et J42 lors de l'expérience sur l'influence de l'intensité lumineuse. Chaque point représente la valeur moyenne de trois jours consécutifs.

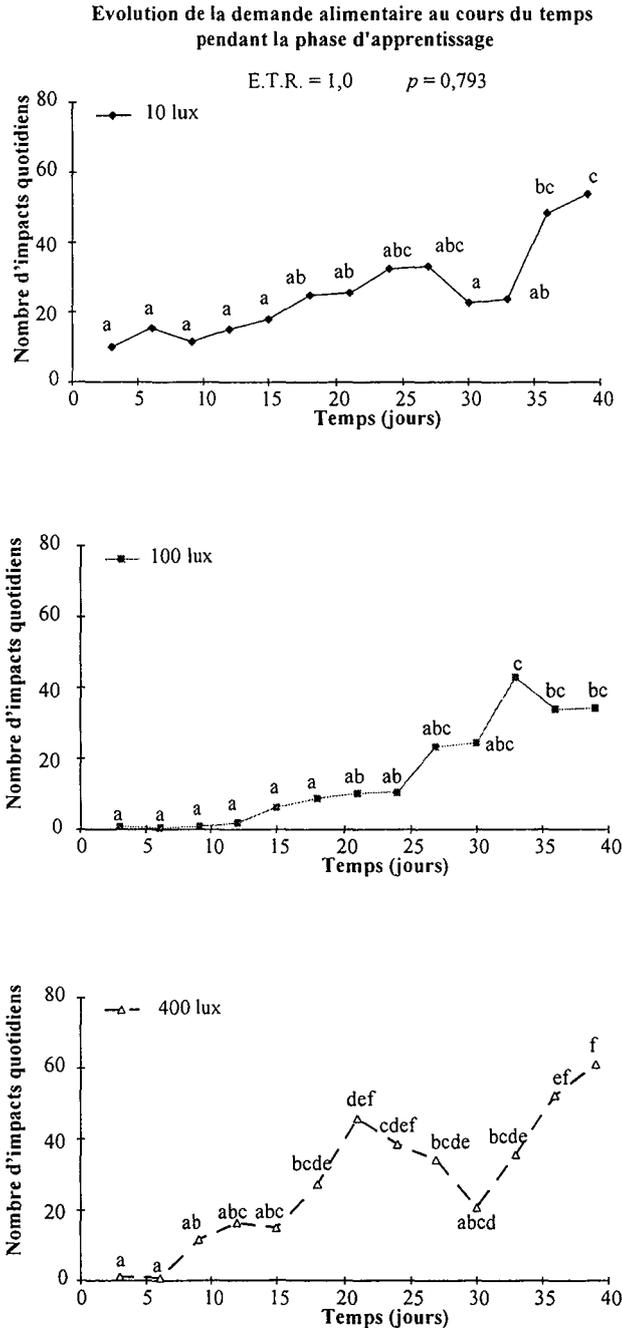


Figure 49. Evolution de la demande alimentaire en fonction de l'intensité lumineuse (10, 100 et 400 lux) de juvéniles de perche, pendant la phase d'appel entre J0 et J42. Chaque point représente la valeur moyenne de trois jours consécutifs.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse* temps.

Pour un même traitement, les lsmeans suivies par une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

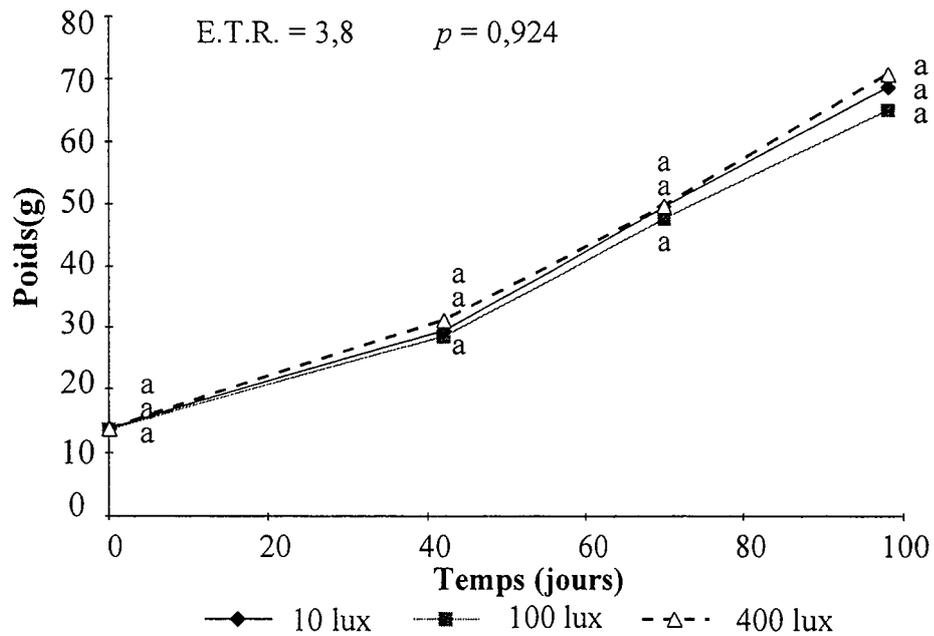


Figure 50. Influence de l'intensité lumineuse (10, 100 et 400 lux) sur le poids moyen des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse* temps. Les Ismeans suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

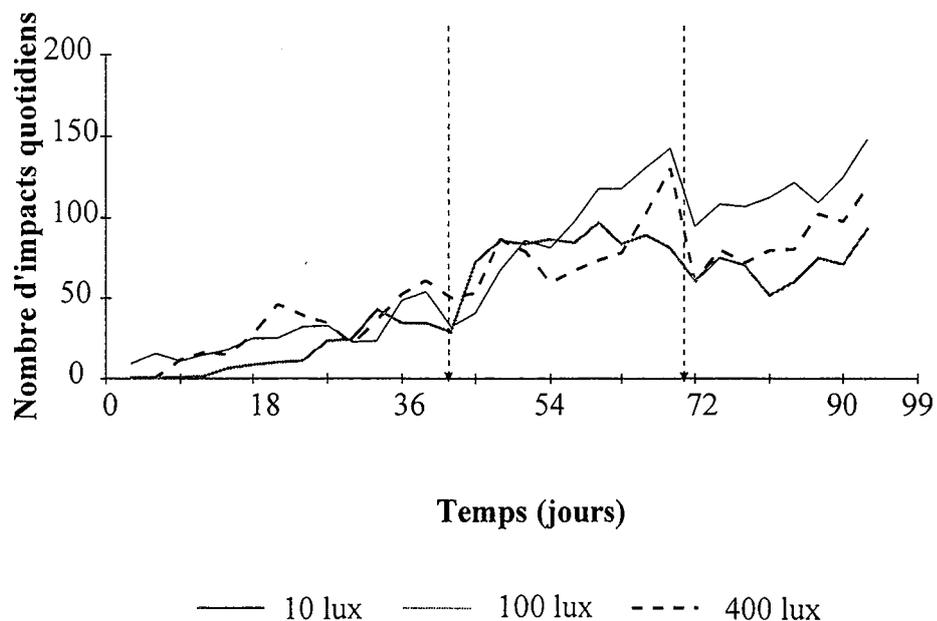


Figure 51. Influence de l'intensité lumineuse (10, 100 et 400 lux) sur le nombre d'impacts quotidiens des juvéniles de perche *Perca fluviatilis* L. élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande. Les flèches désignent les dates des contrôles de croissance.

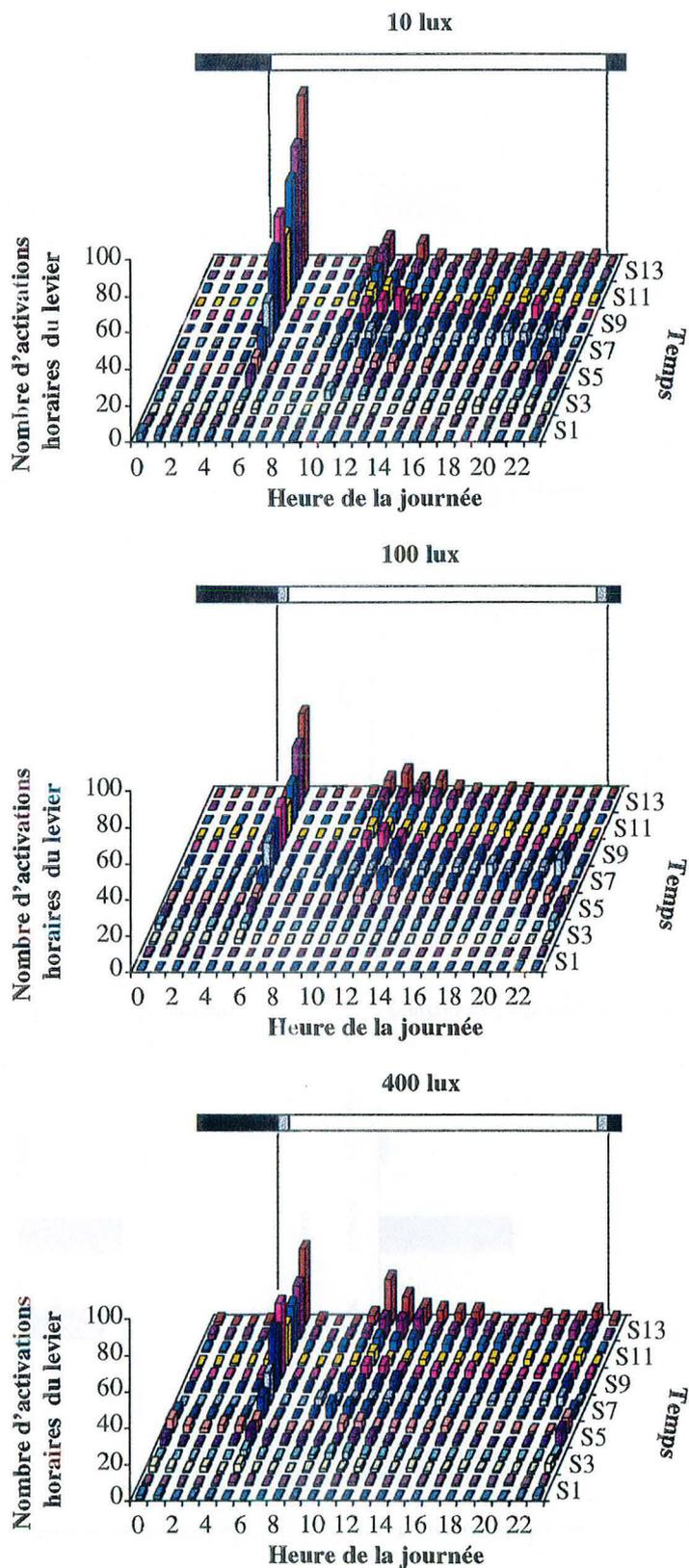
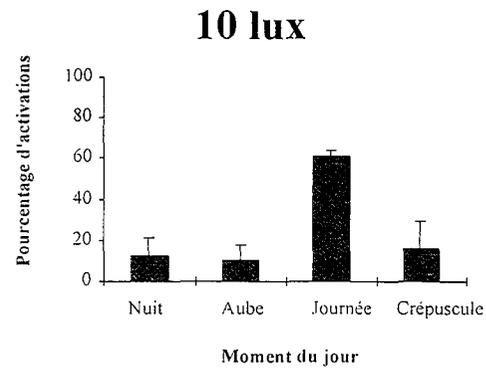
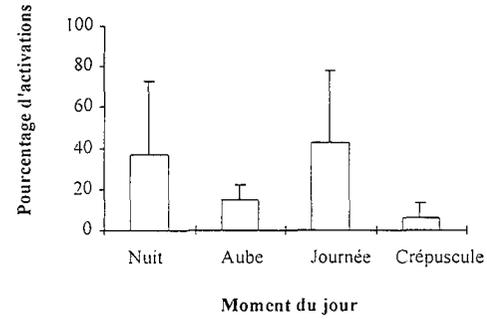


Figure 52. Evolution des profils nycthémeraux d'alimentation des juvéniles de perche élevés en circuit fermé et soumis à trois IL (10, 100 et 400 lux) pendant les 14 semaines d'expérimentations. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grises figurent les périodes d'aube et de crépuscule.

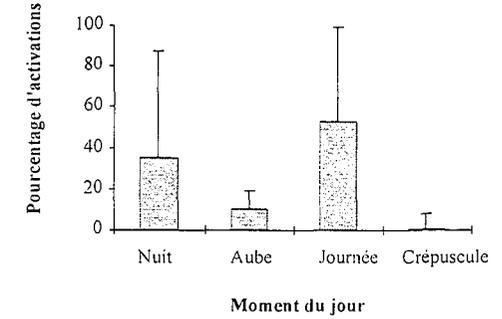
J0-J42



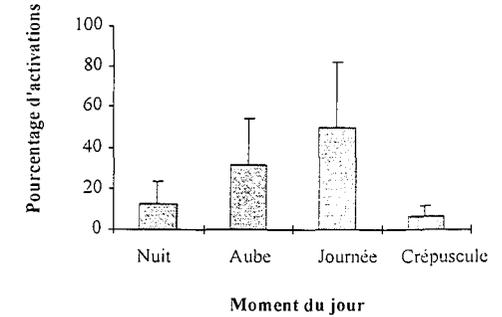
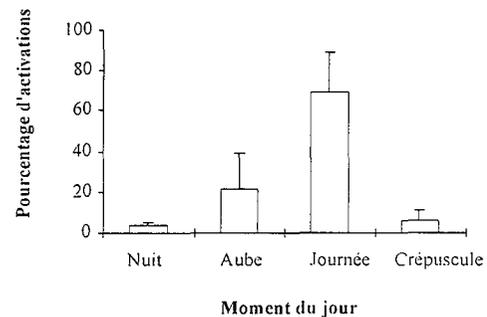
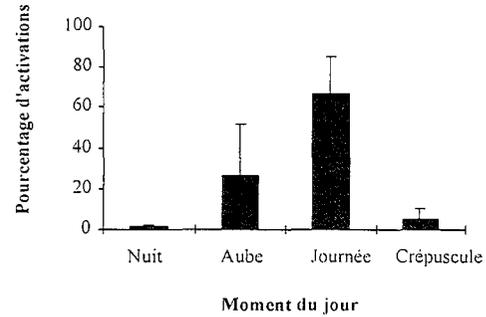
100 lux



400 lux



J42-J70



J70-J98

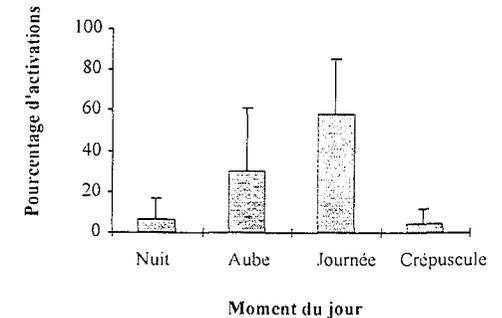
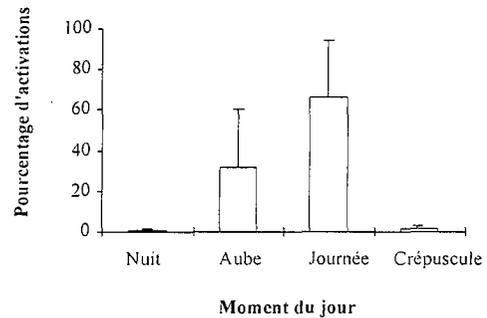
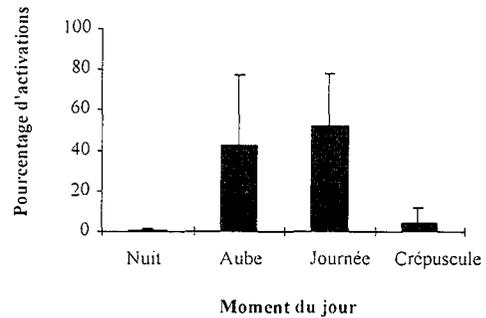


Figure 53. Répartition circadienne des activations du levier (moyennes sur l'ensemble de la période \pm écart-type) des juvéniles de perche élevés en circuit fermé entre chaque contrôle de croissance (J42, J70 et J98) pour les traitements lumineux 10, 100 et 400 lux.

demande ; les premières activations volontaires ont lieu entre le 27^{ème} et le 36^{ème} jour (figure 48). On retrouve un profil d'évolution des activations au cours du temps proche de celui observé au cours de l'expérience sur la photopériode. Le nombre quotidien d'impacts par traitement présente un pic d'activation (figure 49), puis baisse sensiblement, avant d'augmenter de manière régulière au cours du temps. L'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative ($p > 0,05$) dans l'évolution quotidienne du nombre d'impacts. Néanmoins, l'effet temps est significatif ($p < 0,05$).

Suivi biométrique (tableau 27)

- **Survie**

La survie finale, S_r , ne diffère pas significativement en fonction du traitement lumineux ($p > 0,05$). De même, l'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative ($p = 0,716$; E.T.R. = 1,2) pour la survie théorique (S). Aucune disparition de poisson n'a été constatée au cours de cette expérience. Seul un individu retrouvé mort présentait une énucléation (lot 8). Les autres poissons retrouvés morts au cours de l'expérience avaient un aspect normal (absence de blessure, de lésions ou de mycoses).

- **Croissance (figure 50)**

Aucune différence significative n'est observée dans les poids finaux, les biomasses produites, et les valeurs finales de TCS, en fonction du traitement lumineux appliqué ($p > 0,05$).

De même, l'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative ($p > 0,05$) pour le poids (figure 50) et le coefficient de condition K ($p = 0,614$; E.T.R. = 0,04).

- **Demande et efficacité alimentaires**

L'analyse de la demande alimentaire quotidienne (moyenne de trois jours consécutifs, figure 51) montre une augmentation progressive au cours du temps. Au cours de l'expérience, les perturbations que constituent les contrôles de croissance affectent nettement la demande alimentaire des poissons.

Les valeurs intermédiaires et finales de Q_a et d'EA des juvéniles de perche ne sont pas significativement affectées ($p > 0,05$) par l'intensité lumineuse.

Etude des rythmes alimentaires (figures 52, 53, 54, 55, 56 et 57)

Contrairement aux observations réalisées lors de la précédente expérience, des impacts ont lieu durant la scotophase (figures 52 et 53). Un comportement d'activation nocturne du levier est observé pour les lots 1, 3, 4, 7 et 9, et à un degré moindre, dans le lot 5, lorsque les poissons

Tableau 27. Influence de trois intensités lumineuses (10, 100 et 400 lux) sur les valeurs finales de survie et de croissance, les performances alimentaires et la variabilité de croissance de juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

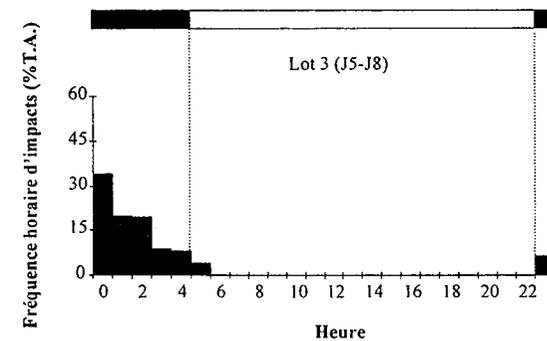
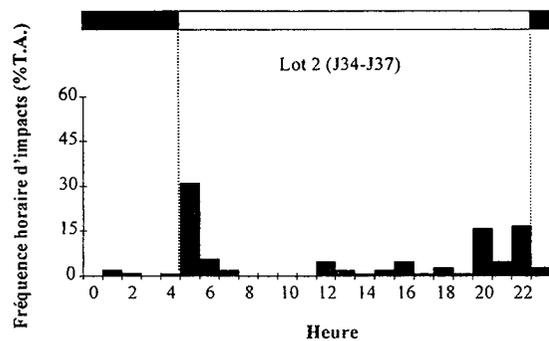
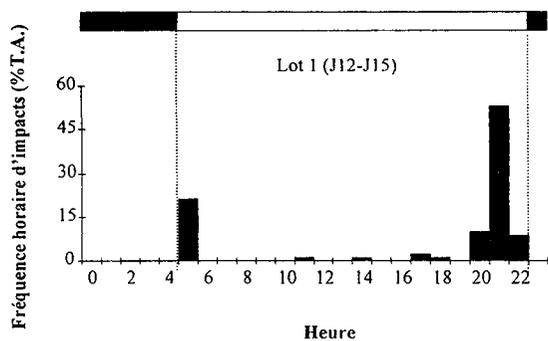
Paramètres	IL			ETR	<i>p</i>
	10	100	400		
Sr (%)	99,2 a	97,6 a	97,6 a	2,1	<i>p</i> = 0,57
C (%)	0	0	0		
Pi (g)	13,9 a	13,6 a	13,7 a	0,3	<i>p</i> = 0,69
Pf (g)	68,7 a	65,0 a	70,7 a	7,1	<i>p</i> = 0,63
CVi (%)	20,4 a	20,0 a	20,3 a	0,7	<i>p</i> = 0,76
CVf (%)	26,7 a	24,9 a	24,2 a	5,1	<i>p</i> = 0,83
EA	1,04 a	1,01 a	1,07 a	0,03	<i>p</i> = 0,14
Bf (g)	8579 a	7930 a	8626 a	847	<i>p</i> = 0,56
TCS (%.j ⁻¹)	1,63 a	1,59 a	1,67 a	0,12	<i>p</i> = 0,77

Sr désigne la survie réelle des juvéniles de perche au terme de l'expérience. C désigne le taux de cannibalisme. P est le poids moyen des juvéniles, CV désigne le coefficient de variation pondérale (i : initial, f : final). EA et Bf symbolisent l'efficacité alimentaire et la biomasse finales. TCS représente le taux de croissance spécifique des juvéniles de perche.

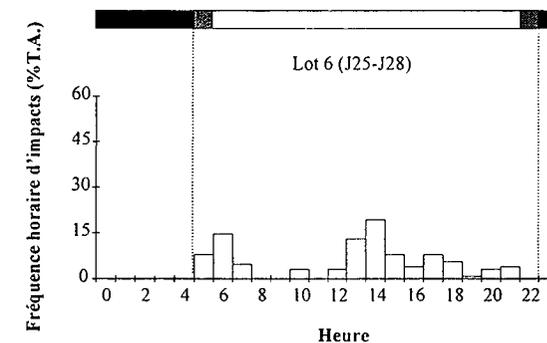
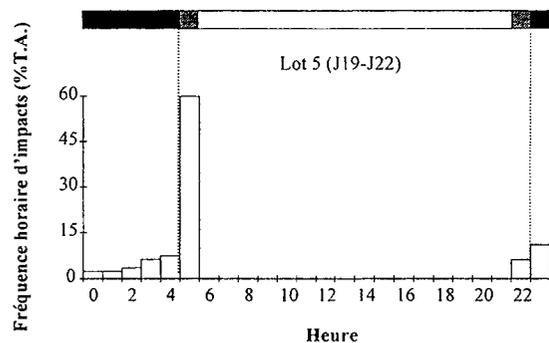
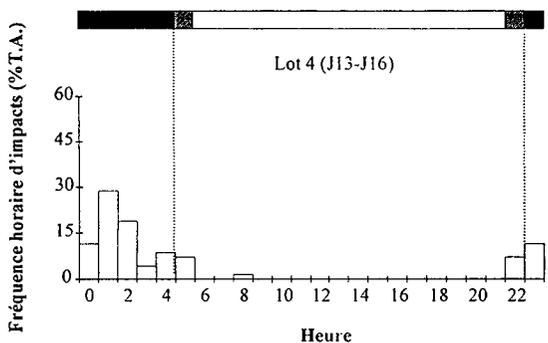
Sur une même ligne, les lsmeans suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

ETR = Ecart Type Résiduel, *p* = probabilité

10
lux



100
lux



400
lux

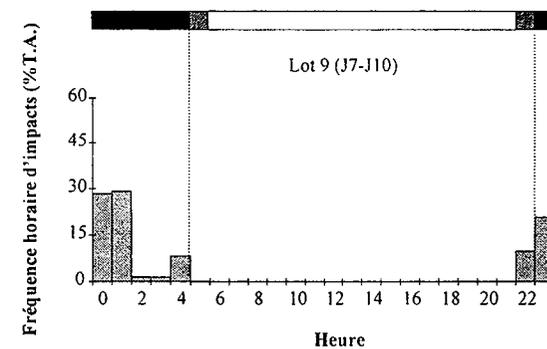
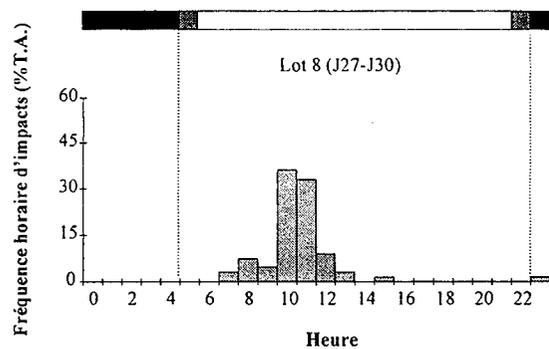
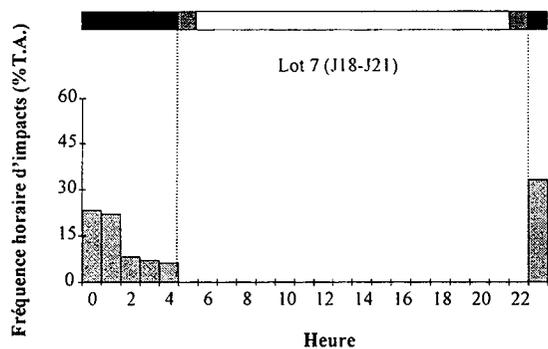
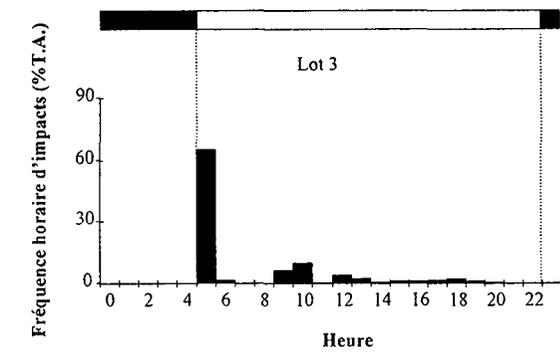
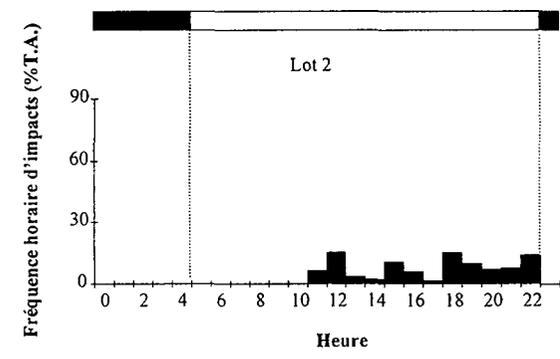
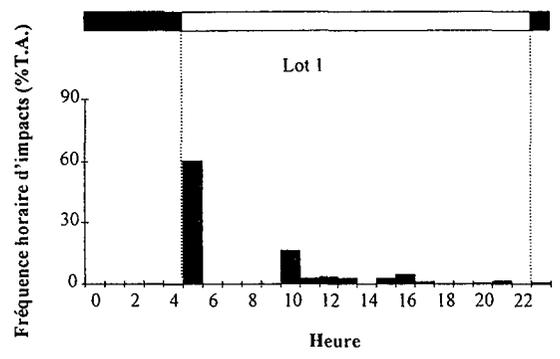
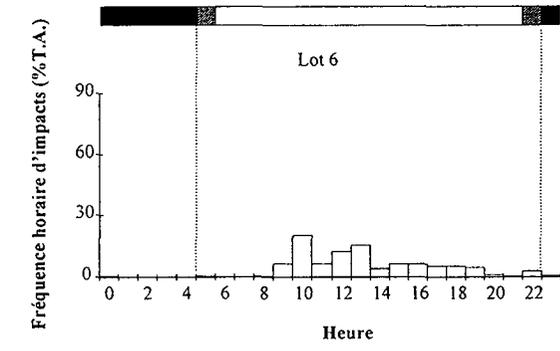
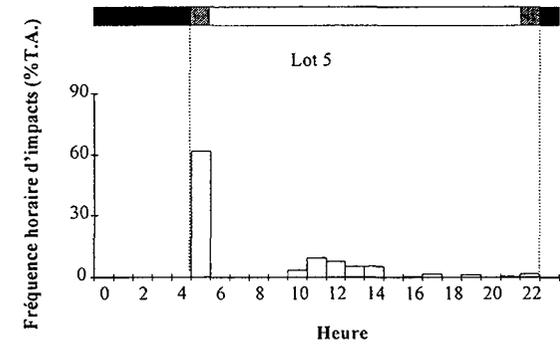
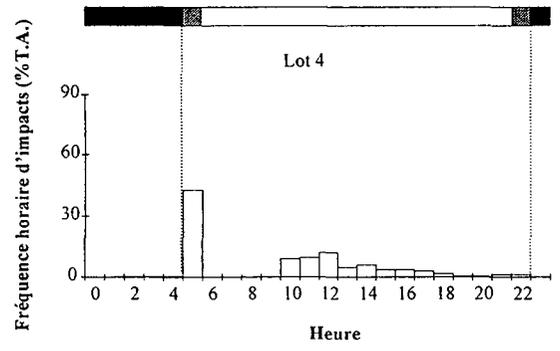


Figure 54. Rythmes alimentaires des juvéniles de perche (Ismeans des activations quotidiennes) élevés en circuit fermé durant les quatre premiers jours d'activation autonome du levier. T.A. désigne le total des activations quotidiennes. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grisées figurent les périodes d'aube et de crépuscule.

10
lux



100
lux



400
lux

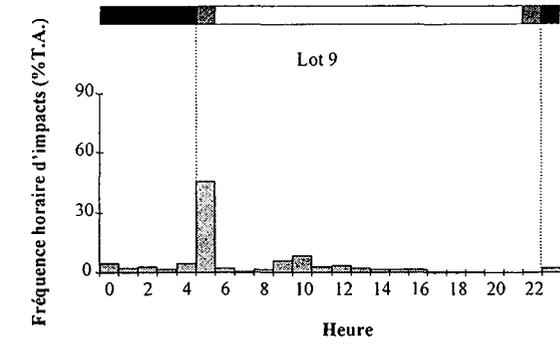
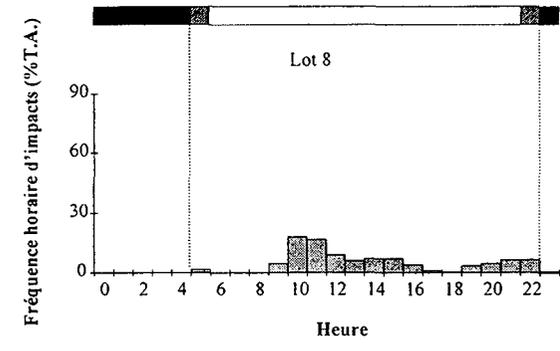
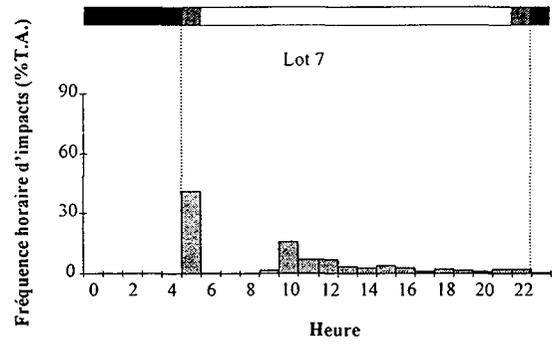


Figure 55. Rythmes alimentaires des juvéniles de perche (Ismeans des activations quotidiennes) élevés en circuit fermé en fonction de l'IL (10, 100 et 400 lux) pendant les 4 derniers jours d'alimentation. T.A. désigne le total des activations quotidiennes. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grisées figurent les périodes d'aube et de crépuscule.

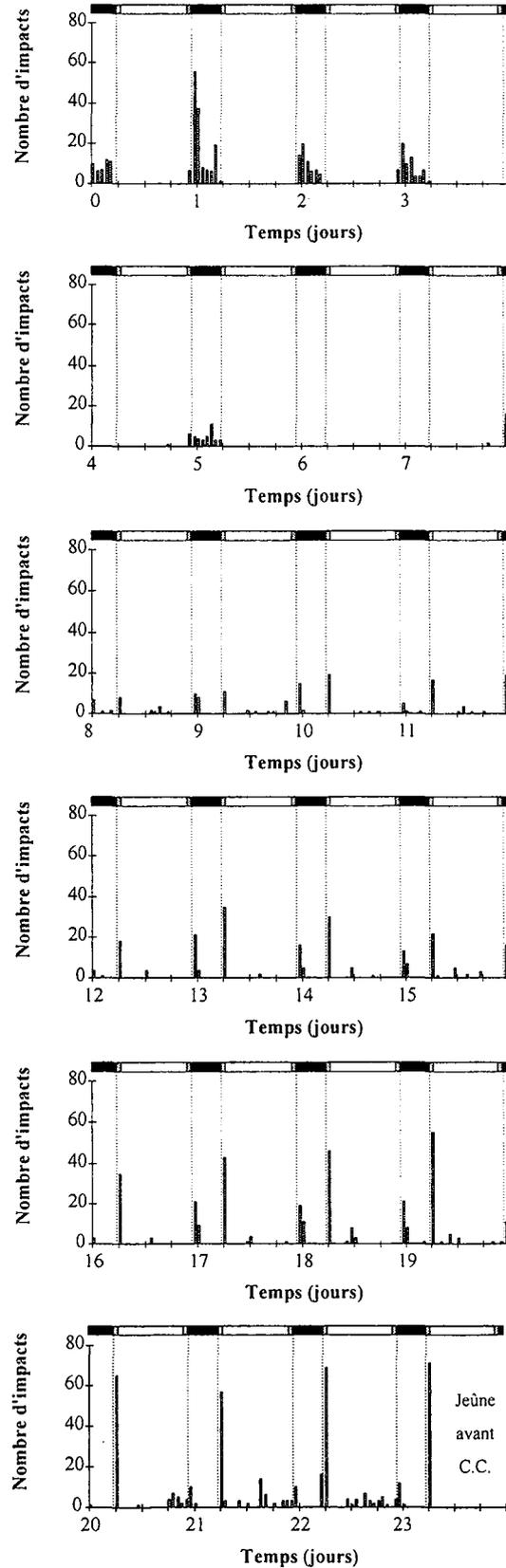


Figure 56. Répartition horaire des impacts dans le lot 7. Evolution au cours du temps (période de 24 jours, de J46 à J69) et transition progressive d'un rythme nocturne à un rythme diurne (aube). Les alternances Jour / Nuit sont figurées par les bandes sombre (scotophase) et claire (photophase) successives. L'aube et le crépuscule sont représentés par une barre grisée. C.C. indique le contrôle de croissance réalisé à J70.

Profil nyctéméral d'activité alimentaire

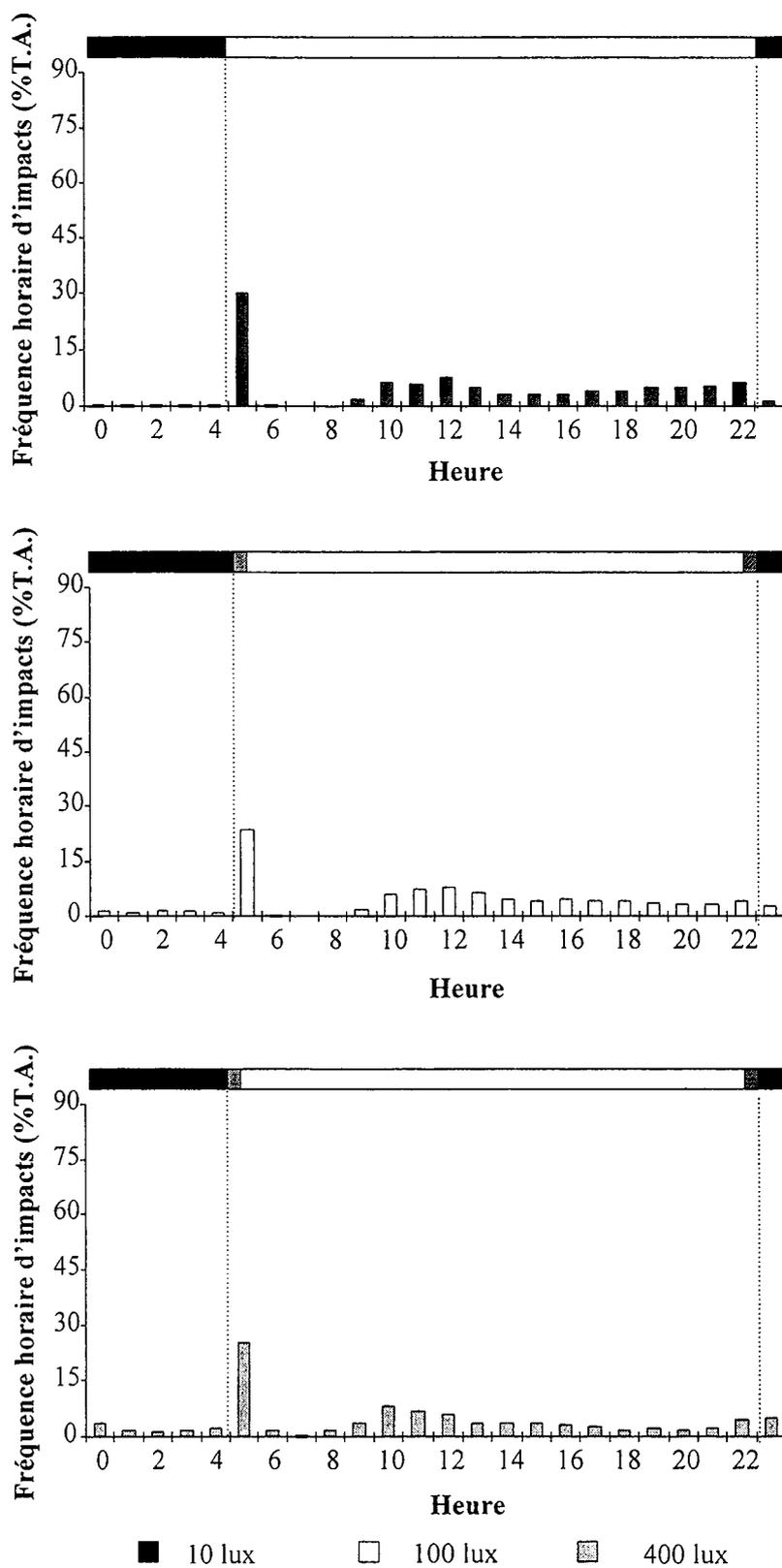
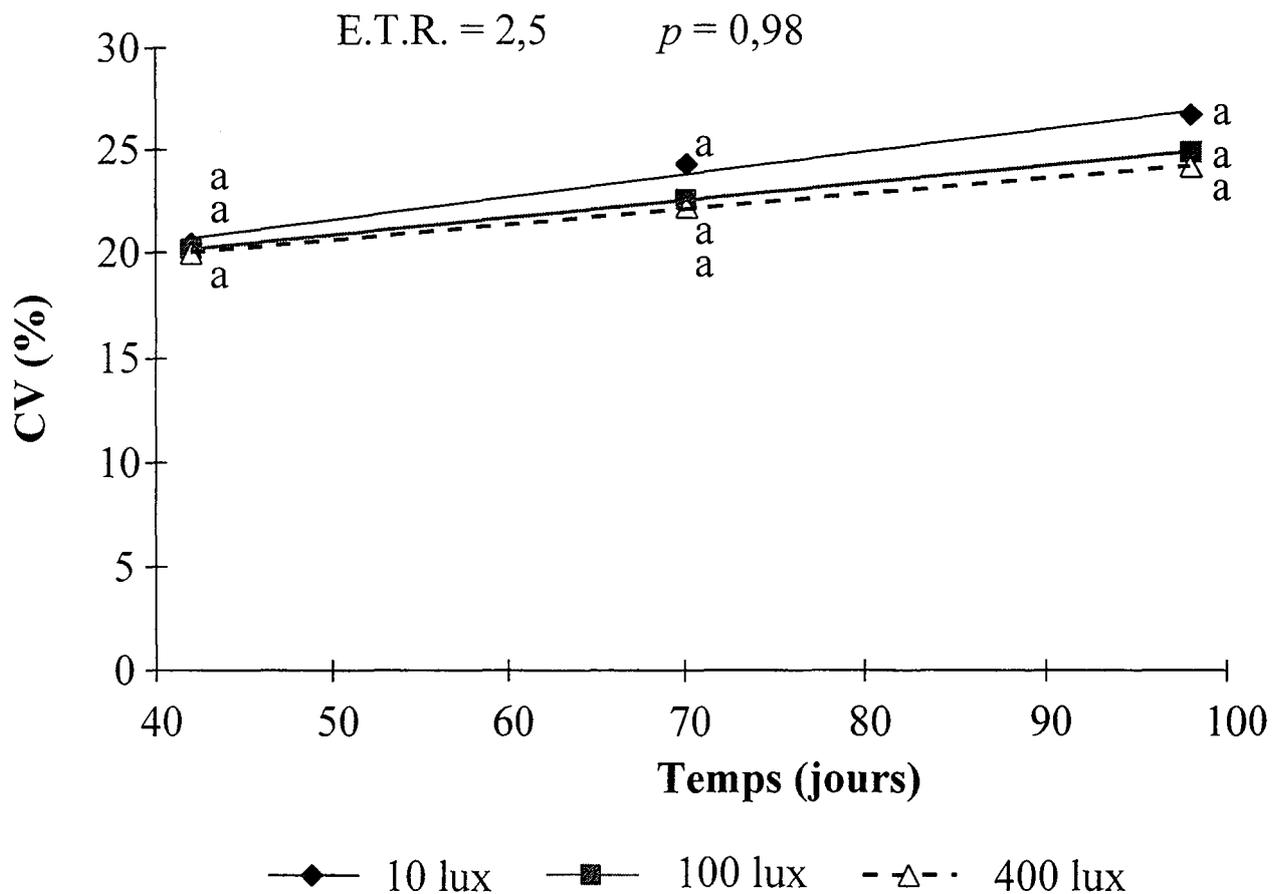


Figure 57. Rythmes alimentaires des juvéniles de perche (Ismeans des activations quotidiennes) élevés en circuit fermé et soumis à 3 valeurs d'intensité lumineuse (10, 100 et 400 lux) de la fin de la phase d'appel jusqu'à la fin de l'expérience (J42-J98). T.A. désigne le total des activations quotidiennes. Les barres situées au dessus de chaque figure représentent le cycle LO ; les barres ouverte et sombre matérialisent les phases illuminée et sombre du cycle. Les barres grisées figurent les périodes d'aube et de crépuscule.



10 lux	$CV = 0,1107^a t + 16,083$	$r^2 = 0,9833$
100 lux	$CV = 0,0839^a t + 16,692$	$r^2 = 0,9998$
400 lux	$CV = 0,0750^a t + 16,917$	$r^2 = 0,9970$

Figure 58. Evolution du coefficient de variation pondéral de juvéniles de perche soumis à 3 intensités lumineuses (10, 100 et 400 lux) entre la fin de la phase d'appel et le terme de l'expérience (J42-J98).

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'interaction intensité lumineuse* temps. Les lsmeans suivies par des lettres identiques le même jour ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

commencent à activer de manière autonome le levier (moyenne réalisée sur les quatre premiers jours d'activité ; figure 54). Pour ces lots, les profils d'activation sur les quatre jours considérés semblent aléatoires ; cependant, de manière commune, les impacts se regroupent dans les périodes où les perturbations liées à l'activité humaine sont nulles. Ce comportement nocturne se prolonge pour certains lots jusqu'à la 6^{ème} semaine (lot 7 ; figure 56). Les lots, ayant présenté un retard important dans l'utilisation autonome des distributeurs à la demande (lots 2, 6 et 8), ont un comportement alimentaire diurne, mais sans similitude dans les profils.

Au terme de la 7^{ème} semaine, l'ensemble des lots de juvéniles de perche présentent un rythme alimentaire principalement diurne (figure 52). La modification du comportement alimentaire, nocturne/diurne se fait de manière progressive ; les impacts se concentrent dans un premier temps dans la première et la dernière demi-heure d'éclairement à 10 lux ou durant les phases d'illumination réduite (aube et crépuscule) des traitements 100 et 400 lux. Les impacts se répartissent ensuite sur l'ensemble de la photophase. Le lot 9 présente des impacts volontaires nocturnes jusqu'au terme de l'expérience (figure 55). Il n'a pas été observé, au sein de ce réplicat, de lumière parasite ; par ailleurs, il est peu vraisemblable que la demande alimentaire nocturne soit un artefact (activation involontaire du levier) puisque l'intégralité de la ration distribuée semble consommée (pas de gaspillage d'aliment).

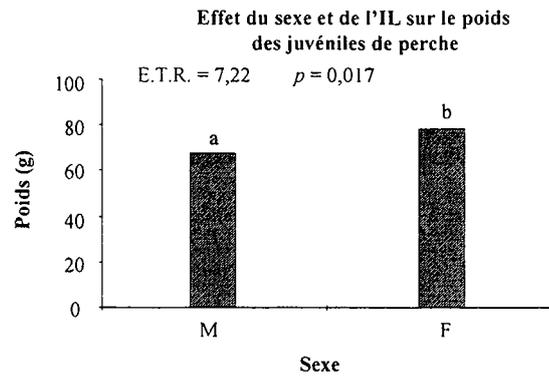
Au terme de la phase d'appel, l'activité alimentaire moyenne des juvéniles de perche (figure 57) se concentre significativement ($p < 0,05$) pendant la phase d'aube pour les traitements 100 lux et 400 lux (respectivement 23,5 % et 25,4 % du total des activations), ou pendant la première demi-heure d'illumination pour le traitement 10 lux (29,9 % du total des activations).

Les lots 1, 3, 4, 5, 7 et 9, ont des rythmes alimentaires très proches au cours des quatre derniers jours avec une acrophase d'activité alimentaire durant la première demi-heure d'illumination (figure 56). Cependant, les lots 2, 6 et 8 présentent un comportement alimentaire différent. Les premières activations du levier ne débutent qu'à partir de 9h pour ces lots ; l'activité se répartit ensuite de manière homogène jusqu'à l'extinction de la lumière, sans acrophase. Ces distinctions de profils d'activation ne semblent pas liées au traitement lumineux.

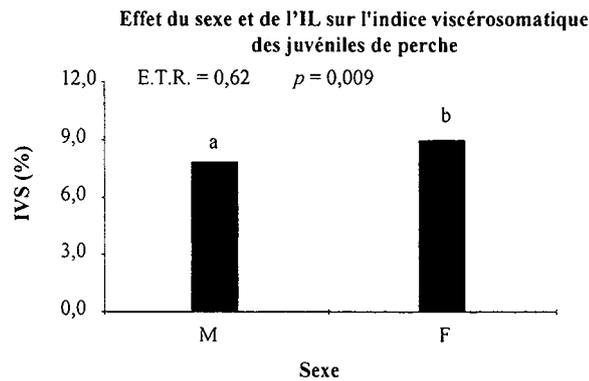
Variabilité de croissance (figure 58)

Les valeurs finales de CV ne diffèrent pas significativement en fonction du traitement lumineux ($p > 0,05$).

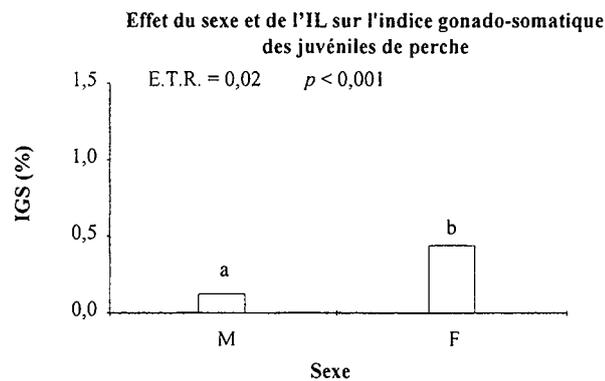
L'effet « temps » pour le CV est significatif ($p < 0,05$) mais l'interaction intensité lumineuse * temps n'est pas significative ($p > 0,05$).



L'interaction Sexe * IL n'est pas significative ($p = 0,76$)



L'interaction Sexe * IL n'est pas significative ($p = 0,98$)



L'interaction Sexe * IL n'est pas significative ($p = 0,59$)

Figure 59. Influence de l'intensité lumineuse IL (10, 100 et 400 lux) et du sexe (Mâle, Femelle) sur les indices morpho-anatomiques finaux des juvéniles de perche élevés en circuit fermé.

E.T.R. = Ecart Type Résiduel, p désigne la valeur de la probabilité relative à l'effet « sexe ». Les lsmeans suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Tableau 28. Influence du comportement alimentaire sur les valeurs finales les valeurs finales de survie et de croissance, les performances alimentaires et la variabilité de croissance de juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande

Paramètres	Population		ETR	<i>p</i>
Population	A	B		
	(absence de rythme)	(acrophase)		
Pf (g)	68,9 a	67,7 a	7,1	<i>p</i> = 0,812
CVf (%)	20,5 a	27,7 b	3,0	<i>p</i> = 0,011
EA	1,04 a	1,04 a	0,04	<i>p</i> = 0,898
TCS (%.j ⁻¹)	1,69 a	1,62 a	0,10	<i>p</i> = 0,366

Population A : lots 2, 6 et 8

Population B : lots 1, 3, 4, 5, 7 et 9

P est le poids moyen des juvéniles de perche, CV désigne le coefficient de variation pondérale (f : final). EA symbolise l'efficacité alimentaire. TCS représente le taux de croissance spécifique des juvéniles de perche, exprimé en poids.

Sur une même ligne, les moyennes suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

ETR = Ecart Type Résiduel, *p* = probabilité

Tableau 29. Influence du comportement alimentaire et du sexe (Mâle, Femelle) sur les valeurs finales de poids P et l'indice viscérosomatique IVS de juvéniles de perche (*Perca fluviatilis* L.) élevés en circuit fermé et en situation de nourrissage à la demande.

Paramètre	Population * Sexe				E.T.R.	<i>p</i>
Population	A		B			
	(absence de rythme)		(acrophase)			
Sexe	M	F	M	F		
P (g)	69,2 a, b	71,1 a, b	66,4 a	82,2 b	4,6	<i>p</i> = 0,020
IVS (%)	8,69 b	9,01 b	7,42 a	8,95 b	0,35	<i>p</i> = 0,010

Population A : lots 2, 6 et 8

Population B : lots 1, 3, 4, 5, 7 et 9

Sur une même ligne, les lsmeans suivies par des lettres identiques ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$). Dans la dernière colonne, la valeur de *p* est relative à l'effet global de l'interaction sexe * population.

ETR = Ecart Type Résiduel, *p* = probabilité

Indices morpho-anatomiques (figure 59)

Le sexe ratio de la population est légèrement déséquilibré en faveur des mâles (59,2 %). L'interaction intensité lumineuse * sexe n'est pas significative ($p > 0,05$) pour les valeurs de P, d'IVS et d'IGS. Les femelles présentent cependant des poids finaux et des indices morpho-anatomiques significativement supérieurs à ceux des mâles ($p < 0,05$).

Regroupement des populations en fonction du comportement (tableaux 28 et 29)

L'analyse des résultats met surtout en évidence la variabilité de comportement alimentaire au sein d'une même modalité « traitement ». Puisque deux types de comportement alimentaire sont mis en évidence, un tableau de contingence a été construit en considérant les 9 unités expérimentales comme des échantillons indépendants. Les lots 2, 6 et 8 ont été regroupés en fonction des similitudes existant dans leur comportement alimentaire (population A), avec l'absence de pic d'activité alimentaire. De même, les lots 1, 3, 4, 5, 7 et 9 ont été regroupés (population B) puisqu'ils présentent de manière commune une acrophase significative d'activité alimentaire durant la première demi-heure d'illumination. Les résultats obtenus montrent que les valeurs globales de P, de TCS et d'EA, ne diffèrent pas significativement selon les populations ($p > 0,05$). Par contre, le coefficient de variation final est significativement plus élevé ($p < 0,05$) dans la population B (acrophase) que dans la population A (absence de rythme).

L'interaction population * sexe est significative ($p < 0,05$) pour P et IVS. Dans la population B (acrophase), le poids moyen et l'indice viscérosomatique des femelles sont significativement plus élevés ($p < 0,05$) que ceux des mâles. Par contre, au sein de la population A (absence de rythme), les valeurs de P et d'IVS ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$) entre sexe.

Tableau 30. Comparaison des résultats zootechniques obtenus au cours de différents élevages de larves de perche. Influence de l'alimentation sur la croissance et la survie.

Aliment	Conditions expérimentales				Survie	Croissance		Auteurs
	LO (h)	Volume (l)	Durée (jours)	Pi (mg)		Sb (%)	Pf (mg)	
Proies Vivantes								
Rot (cm)	12h	10	10	0,8	83,5	5,2	18,7	Awaiss <i>et al.</i> 1992
Rot (mn)	12h	5	13	0,8	41,7	4,1*	12,6*	Wang et Eckmann 1994
A0	24h	25	21	1,04	59,6	67,8	19,7	<i>Présente étude</i>
A0	24h	25	21	0,75	56,9	112,3	23,8	<i>Présente étude</i>
A0	np	np	15	0,8	35,5	33	23,2	Kestemont <i>et al.</i> 1996
A0	16h	10	14	0,8	85,3	12,6	19,7	Vlaponou <i>et al.</i> 1999
A0	np	170	15	1,15	34,3	20,9	20,7	Fiogbé 1995
A0	np	25	22	7,6	75,8	135	13,1	Fiogbé <i>et al.</i> 1995
A0	16h	10	29	12,6	79,7	67,7	5,8	Vlaponou <i>et al.</i> 1999
Zoopk	12h	10	12	4,1	≈ 65	23,9	14,7	Wang et Eckmann 1994
Zoopk	nat.	510	17	1,1	26,5	10,0	13,0	Skrzypczak <i>et al.</i> 1998
Zoopk	nat.	1570	17	10,0	64,3	87,0	12,7	Skrzypczak <i>et al.</i> 1998
Zoopk	nat. (avril)	200 m ²	35	0,75	48,5	312,4	13,9	Desmoulins 1999
Alimentation mixte								
Rot + A0	np	170	15	1,15	50,2	17,9	19,6	Fiogbé 1996
Rot + Alt	12h	25	10	0,8	42,5	4,2	16,6	Awaiss <i>et al.</i> 1992
Aliment artificiel								
Alt	12h	10	7	0,8	4	0,9	1,2	Awaiss <i>et al.</i> 1992
Alt	14h	30	15	0,8	25	2,6	7,8	Tamazouzt 1995
Alt	np	25	22	8,7	12	90,2	10,6	Fiogbé <i>et al.</i> 1995

Rot : Rotifères (mn : milieu naturel, essentiellement *Polyarthra* et *Conochilus* ou cm : culture en masse de *Brachionus calyciflorus*) - A0 : Nauplii d'*Artemia* sp. - Alt : Aliment artificiel - Zoopk : Zooplancton milieu naturel (Copépodites et Daphnies principalement).

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), np : non précisé, nat. : naturel, P : poids (i : initial, f : final), Sb : Survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986), TCS : taux de croissance spécifique des larves.

* donnée estimée (Kestemont *et al.* 1996) à partir de la taille fournie par les auteurs.

4 DISCUSSION

4.1 INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA SURVIE, LE CANNIBALISME ET LA CROISSANCE DES LARVES, POST-LARVES ET JUVÉNILES DE PERCHE

4.1.1 Première alimentation des larves

4.1.1.1 Survie

Les résultats obtenus aux cours des deux expériences sur les larves de perche montrent que les taux de survie sont compris respectivement entre 43,5 et 59,6 % suivant la photopériode et 49,5 et 57,9 % en fonction de l'intensité lumineuse. Des valeurs très proches de survie sont obtenues pour le traitement soumis aux mêmes conditions lumineuses, 24h et 90 lux. Ces taux de survie sont conformes aux résultats obtenus en larviculture de perche (tableau 30) et confirment que la première alimentation des larves peut être réalisée efficacement avec des nauplii d'*Artemia* sp. L'essentiel des mortalités a lieu entre le 7^{ème} et le 10^{ème} jour après l'éclosion, puis les taux de mortalité restent stables ; cela correspond à l'épuisement des réserves vitellines, qui varie selon la température de l'eau (Wang et Eckmann 1994, Vlavonou 1996, Tamazouzt *et al.* 1998, Tamazouzt *et al.* 1999). Les mortalités découlent de l'échec dans la première alimentation des larves, lors de la transition entre alimentation endogène et exogène, et correspondent au pic de mortalité défini chez d'autres espèces comme le point de non retour (Lasker *et al.* 1970, May 1971, Houde 1973, Eldridge *et al.* 1981, Eldridge *et al.* 1982). Ces taux de mortalité sont en accord avec l'estimation de Kestemont *et al.* (1996), qui évaluent à 30 - 40 % la proportion de larves nouvellement écloses, incapables d'ingérer les nauplii d'*Artemia* sp.. Au cours d'expérimentations de plus courte durée (14 jours), d'autres auteurs obtiennent des taux de survie plus élevés, mais ils utilisent lors de la première semaine une souche différente de cystes d'*Artemia* sp. (souche IH., Vlavonou *et al.* 1999), ou nourrissent avec des rotifères (Awaiss *et al.* 1992) ou du plancton naturel (Ribi 1992, Bein et Ribi 1994, Wang et Eckmann 1994).

La survie s'accroît avec la durée de la photophase. L'augmentation de la durée de la photophase favorise vraisemblablement la probabilité de rencontre et donc de capture des proies par les larves, à un moment où l'organogenèse rétinienne incomplète limite l'acuité visuelle des larves chez la perche (Sroczynski 1979, Otten 1981, Guma'a 1982), ou la perchaude (Loew *et al.* 1991,

Loew *et al.* 1993, Wahl *et al.* 1993). Un éclairage continu est favorable à la survie larvaire de la perche, ce qui confirme les résultats obtenus dans la littérature sur d'autres espèces de poissons téléostéens (Marliave 1977, Tandler et Mason 1983, Tandler et Helps 1985, Duray et Kohno 1988, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991).

Les taux de survie obtenus au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse suggèrent que les valeurs d'intensité lumineuse de 5 et 30 lux, sont inférieures au seuil d'intensité lumineuse permettant aux larves de distinguer leurs proies pour la première alimentation. L'augmentation des valeurs d'éclairage permet d'accroître la distance de réaction des larves vis-à-vis des proies, donc autorise la capture d'un plus grand nombre de proies, ce qui est favorable à la survie. Ce résultat est en accord avec les précédentes observations réalisées sur d'autres espèces (Kiyono et Hirano 1981, Tandler et Mason 1983, Hinshaw 1985, Chesney 1989, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991, Rösch 1992, Battaglione *et al.* 1994, Huse 1994, Fermin et Seronay 1997).

4.1.1.2 Inflation de la vessie gazeuse

Au terme de nos expériences, les taux globaux d'inflation de la vessie gazeuse, calculés sur les larves retrouvés vivantes à la fin de l'expérience, varient entre 82 et 98 % et ne diffèrent pas significativement selon le traitement lumineux. Une augmentation de la durée de la photophase ou de l'intensité lumineuse ne semble pas affecter le développement normal des larves. D'autres auteurs observent en effet que les facteurs lumineux peuvent limiter la dispersion des larves au sein des bacs d'élevage et réduire les taux d'inflation de la vessie gazeuse (Johnson et Katavic 1983, Ronzani-Cerqueira et Chatain 1991, Rieger et Summerfelt 1997, Martin-Robichaud et Peterson 1998). Par ailleurs, les taux d'inflation de la vessie gazeuse obtenus au terme des expériences sont très supérieurs à ceux reportés dans la littérature, qui atteignent 19 - 49 %, pour la perche (Ribi 1992, Egloff 1994, Bein et Ribi 1994, Szczerbowski *et al.* 1998) et la perchaude (Kolkovski *et al.* 1997 b). Le moment de la première inflation de la vessie gazeuse est discuté et varie selon les auteurs (Egloff 1994, Vlavourou 1996). Dans le cadre de notre étude, les taux d'inflation élevés s'expliquent sans doute par une mortalité plus importante des larves sans vessie gazeuse (Bein et Ribi 1994, Egloff 1996). En effet, le taux de circulation de l'eau est maintenu élevé (125 ml par minute ; 25 % par heure) afin que le taux d'oxygène dissous soit toujours supérieur à 6 mg.l⁻¹ ; ces valeurs de circulation sont supérieures à celles recommandées par Hale et Carlson (1972) chez la perchaude (16 % par heure ; 28 ml par minute). On peut supposer que les larves sans vessie gazeuse doivent nager constamment pour se maintenir dans



Figure 60. Exemple de malformation (lordose caudale) provoquée par la non-inflation de la vessie gazeuse chez un juvénile de perche. L'individu a été retrouvé au terme de l'expérience sur l'influence de la photopériode chez les juvéniles de perche.

la colonne d'eau (Egloff 1996), s'épuisent et meurent, malgré des conditions alimentaires favorables (Bein et Ribi 1994, Egloff 1996, Szczerbowski *et al.* 1998). Le problème de la vessie gazeuse dans l'élevage larvaire de la perche devra être davantage pris en compte dans les expérimentations futures. Les larves sans vessie gazeuse sont plus fragiles que les larves normales et présentent de moindres performances de croissance (Bein et Ribi 1994). Ces poissons peuvent également présenter des déformations de la mâchoire inférieure (Kestemont *et al.* 1996) ou des lordoses (figure 60, Paperna 1978, Kitajima *et al.* 1981, Weppe et Bonami 1983, Johnson et Katavic 1983, Chatain 1986), ce qui rend impossibles leur commercialisation et leur filetage. Des taux de malformations de l'ordre de 11 - 13 % ont ainsi été observés chez les juvéniles de perche élevés au laboratoire à l'issue de l'expérience sur la photopériode. D'une part, il est important qu'une chronologie précise de l'ontogenèse de l'inflation de la vessie gazeuse soit réalisée chez la perche, car des contradictions existent parmi les différents auteurs ; elles sont sans doute liées à des différences de température d'élevage (Bein et Ribi 1994, Egloff *et al.* 1994, Vlavourou 1996). D'autre part, des protocoles de tri permettant de séparer les larves avec vessie des larves sans doivent être mis au point (Henderson-Arzapalo *et al.* 1992, Szczerbowski *et al.* 1998). Enfin, les adaptations techniques du type « écrémeur » ou « spray » de surface peuvent également permettre de limiter le problème de non-inflation de la vessie gazeuse. Ces procédés sont utilisés en élevage intensif pour éliminer les dépôts lipidiques de surface limitant l'accès à la surface de la larve de daurade (Chatain et Ounais-Guschemann 1990) ou de doré jaune (Barrows *et al.* 1993, Moore *et al.* 1994 a et b). Au cours d'une expérimentation récente, Szczerbowski *et al.* (1998) ont d'ailleurs démontré l'efficacité du spray de surface pour l'élevage larvaire de la perche, avec lequel ils obtiennent des taux d'inflation de la vessie gazeuse plus élevés et de meilleures performances de croissance.

4.1.1.3 Cannibalisme et interactions sociales

Après 21 jours d'élevage, au cours des deux expérimentations, les taux de cannibalisme ne diffèrent pas significativement en fonction du traitement lumineux. Ils varient respectivement entre 18,7 - 25,0 % (photopériode) et 19,9 - 39,7 % (intensité lumineuse). Ces taux de cannibalisme sont proches des taux cités par Kestemont *et al.* (1996), correspondant aux larves ne s'alimentant pas et disparaissant par le cannibalisme des congénères. Ces taux de cannibalisme, de l'ordre de 9,0 à 19,0 % \cdot j⁻¹, correspondent également aux valeurs rapportées pour la perche par Baras (1998) dans sa synthèse sur le cannibalisme (14,0 - 25,0 % \cdot j⁻¹). Les actes cannibales que nous avons pu observer correspondent à un cannibalisme complet de type II

a)



b)



Figure 61. Différents types de cannibalisme larvaire chez la perche (*Perca fluviatilis* L.) :

a) cannibalisme partiel de type I : la proie est ingérée par la queue (Cuff 1977, 1980)

b) cannibalisme total de type II : la proie est ingérée par la tête (Cuff 1977).

(Cuff 1977, Braid 1981, Smith et Reay 1991, Baras 1998), où la proie est ingérée par la tête ; le premier acte cannibale observé a lieu 13 jours après l'éclosion. Baras (1998) indique que l'émergence de ce cannibalisme peut avoir lieu 8 jours après l'éclosion, Vlavanou (1996) l'observe 15 jours après l'éclosion et en milieu naturel, Il'ina (1973) décrit le premier acte cannibale aux 16^{ème} - 17^{ème} jours. Un cas de mort par suffocation (Braid 1981, Sakamura et Tsukamoto 1996) a été retrouvé au cours de l'expérience sur la photopériode et correspond à un acte cannibale de type I (figure 61), tel qu'il est décrit par Cuff (1980) chez le doré jaune. Ce type de cannibalisme n'avait jamais été observé auparavant chez la perche (Baras 1998). Chez cette espèce, le cannibale doit ingérer sa proie la tête la première en raison des rayons épineux de la nageoire dorsale, ce qui explique dans ce cas la mortalité des deux individus.

4.1.1.4 Croissance

Après 21 jours d'élevage, nous obtenons des valeurs maximales de taux de croissance spécifique pondérale (TCS) des larves de 19,7 - 23,8 %·j⁻¹. Ces TCS sont conformes aux résultats obtenus au cours des différents travaux menés sur la perche après un nourrissage à base de nauplii d'*Artemia* sp. (Fiogbé 1996, Kestemont *et al.* 1996, Vlavanou *et al.* 1999). La différence initiale de taille (1,04 et 0,75 mg) et de souche (« Lindre » et « Vaux-Varnimont ») peut expliquer la variation observée dans les valeurs de croissance. Néanmoins, ces TCS permettent d'obtenir des larves à J21 d'un poids moyen de 70 à 110 mg, pour lesquelles le sevrage peut être envisagé (Kestemont *et al.* 1995). Les résultats obtenus au cours de l'expérience sur la photopériode confirment que l'augmentation de la durée du jour et notamment l'éclairage continu favorisent la capture des proies par la larve, permettent la consommation d'un plus grand nombre de proies et donc une meilleure croissance (Fuchs 1978, Kiyono et Hirano 1981, Tandler et Mason 1983, Tandler et Helps 1985, Duray et Kohno 1988, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991, Wang et Eckmann 1992, Barlow *et al.* 1995, Hart *et al.* 1996). Cependant, à J7, la croissance des larves soumises à un éclairage continu est moindre que celle des larves qui disposent d'une phase obscure (de repos), au cours de laquelle elles restent immobiles sur les parois des cuves d'élevage. En référence aux travaux de Barahona-Fernandes (1979) et Ronzani-Cerqueira et Chatain (1991) chez le bar, Dowd et Houde (1980) chez le rondeau, on peut émettre l'hypothèse suivante. En éclairage continu, la larve reste active durant la totalité de la phase éclairée et épuise rapidement ses réserves vitellines (Opstad *et al.* 1995, Karlsen *et al.* 1998, Martin-Robichaud et Peterson 1998). Lors du passage à l'exotrophie, l'efficacité de capture est faible ; de plus, les dépenses énergétiques sont plus importantes en éclairage continu, en l'absence de phase de repos (Barahona-Fernandes 1979). Ce n'est que dans un deuxième temps

que le système visuel devient plus performant, avec l'augmentation de la densité de cônes simples au sein de la rétine (figure 6). La distance de réaction augmente et la probabilité de rencontre donc de capture augmente avec la durée de la phase éclairée. L'éclairage continu permet d'augmenter la durée de l'activité alimentaire. Il favorise l'ingestion d'un plus grand nombre de proies, donc la croissance des larves.

Les meilleures performances de croissance observées pour les larves des traitements 12h, 16h et 24h de photopériode par rapport à 8h intègrent l'effet de la durée du jour mais aussi l'effet du nombre de repas (8, 12, 16 et 24 repas). Katavic *et al.* (1989) améliorent ainsi la survie larvaire du bar en augmentant le nombre de repas. Il est possible que l'augmentation du nombre de repas permette d'optimiser l'utilisation des apports alimentaires par rapport aux besoins des larves en nauplii d'*Artemia* sp. (Yoshimiatsu et Kitajima 1996). Ce résultat expliquerait par ailleurs le coefficient de variation pondérale, plus faible pour les larves du traitement 16h par rapport à 8h (Yoshimiatsu et Kitajima 1996). En effet, Goldan *et al.* (1998) ont récemment démontré chez la daurade que l'abondance en nauplii d'*Artemia* sp. favorisait les phénomènes de compétition pour des proies très attractives et augmentait l'hétérogénéité de croissance. Le fractionnement de la ration par l'augmentation du nombre de repas pourrait donc limiter l'abondance relative en nauplii d'*Artemia* sp. et limiter l'hétérogénéité de croissance.

L'augmentation des valeurs d'illumination, de 5 à 400 lux, favorise la croissance des larves de perche. Ces résultats sont en accord avec les observations réalisées sur d'autres espèces (Kiyono et Hirano 1981, Tandler et Mason 1983, Chesney 1989, Chatain et Ounaïs-Guschemann 1991, Rösch 1992, Battaglione *et al.* 1994, Fermin et Seronay 1997, Utne 1997), mais surtout avec les observations de Dabrowski (1982 b) chez la perche (seuil de 1500 lux pour l'alimentation des larves de perche) ou de Hinshaw (1986) sur la perchaude (meilleure croissance à 730 lux). Ils suggèrent que les larves nécessitent une intensité lumineuse élevée pour distinguer leurs proies (supérieure ou égale à 90 lux, dans le cadre de notre étude) et que l'augmentation des valeurs d'illumination au dessus de cette valeur seuil minimale a un effet positif tant sur la survie que sur la croissance des larves. L'objectif initial de l'étude, qui était de déterminer les valeurs seuils d'intensité lumineuse minimales pour l'alimentation, est donc atteint. Ultérieurement, des travaux complémentaires devront déterminer la valeur seuil maximale pour laquelle l'augmentation de l'intensité lumineuse, favorable à la croissance, a des effets néfastes sur le développement et la survie des larves (Martin-Robichaud et Peterson 1998).

Tableau 31. Comparaison des résultats zootechniques obtenus au cours de différentes expériences de sevrage de post-larves de perche.

Conditions expérimentales				Survie	Croissance		Auteurs
LO (h)	Volume (l)	Durée (durée du sevrage)	Pi (mg)	Sb (%)	Pf (mg)	TCS (%.j ⁻¹)	
16h	25	21 (7)	83,8	90,7	313,2	6,25	1
16h	25	21 (7)	45,9	73,1	408,0	10,4	1
np	40	16 (4)	50		166	7,5	2
np	40	8 (4)	110		229	9,2	2
np	40	20 (6)	50		574,7	12,2	2
np	40	14 (6)	100		421	10,3	2

LO : Photopériode (Lumière / Obscurité), np : non précisé, P : poids (i : initial, f : final), Sb : Survie calculée selon la formule de Bergot *et al.* (1986), TCS : taux de croissance spécifique des larves.

- 1) présente étude
- 2) recalculé d'après Fiogbé (1996). Les taux de survie ne sont pas précisés car les valeurs de survie précisées par l'auteur intègrent la période initiale d'alimentation avec les nauplii d'*Artemia* sp. jusqu'à ce que les post-larves atteignent le poids initial où débute le sevrage.

4.1.2 Sevrage des post-larves

4.1.2.1 Survie

La durée de la phase éclairée et / ou le nombre de repas, l'intensité lumineuse n'affectent pas significativement le taux de survie des post-larves. Les taux de survie sont compris entre 87,0 et 93,3 % au cours de l'expérience sur la photopériode et entre 67,1 et 73,1 % au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse. L'essentiel des mortalités au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse a lieu trois jours après l'arrêt du nourrissage mixte, vraisemblablement en relation avec la non acceptation de l'aliment artificiel à l'issue de la transition alimentaire. Cette différence dans les résultats de survie entre les deux expériences peut s'expliquer d'une part par la provenance des post-larves (souches « Léman » et « Vaux-Varnimont »). D'autre part, il est probable que la différence initiale de taille lors du sevrage soit une explication majeure des taux de survie plus faibles au cours de l'expérimentation centrée sur l'influence de l'intensité lumineuse (Kestemont *et al.* 1995, Fiogbé 1996). Malgré un protocole de rationnement identique, les post-larves diffèrent en effet par leur poids initial (84 et 46 mg respectivement lors de l'expérience sur la photopériode et l'intensité lumineuse). Bien que le protocole expérimental de sevrage des post-larves de perche de Kestemont *et al.* (1995) diffère du nôtre, les résultats obtenus sont cependant très proches pour des post-larves d'un poids initial de 50 ou 110 mg.

4.1.2.2 Cannibalisme et interactions sociales

On observe une diminution du taux de cannibalisme avec l'augmentation de la durée de la photophase. Le cannibalisme et l'énucléation expliquent entre 13 et 58 % des mortalités respectivement des lots 24h et 8h d'éclairage. Les phénomènes d'agressivité et plus particulièrement le cannibalisme sont surtout observés au début de la photophase. Deux hypothèses peuvent permettre d'expliquer ce résultat.

- On peut émettre l'hypothèse que la photopériode joue le rôle de synchroniseur de l'activité alimentaire. A la fin de la période obscure, les poissons sont affamés et cherchent à s'alimenter dès le début de l'illumination, ce qui explique l'agressivité et le cannibalisme observés durant cette période. Plus la phase obscure est longue, plus le phénomène est exacerbé. L'éclairage continu limite sensiblement ces phénomènes de compétition et de cannibalisme. Ce rôle de l'alternance jour / nuit dans l'intensité des interactions sociales et dans l'expression des actes cannibales a également été démontré chez le silure blanc *Heterobranchus longifilis* (Baras *et al.* 1999). S'il n'y a pas parfaite adéquation entre la faim

des post-larves et le moment du nourrissage, l'activité cannibale des post-larves peut alors être favorisée (Katavic *et al.* 1989).

- On peut supposer également que l'augmentation du nombre de repas et la dispersion de la ration alimentaire limitent vraisemblablement les actes cannibales (Katavic *et al.* 1989). Récemment, Sakakura et Tsukamoto (1998) ont également observé que plus le temps entre deux repas était espacé, plus on augmentait les risques de comportements agressifs chez la sériole *Seriola quinqueradiata*.

Les taux de cannibalisme ne diffèrent pas significativement en fonction de l'intensité lumineuse. Ils ont été plus élevés au cours de cette expérience, de l'ordre de 15 à 20 % du nombre initial, mais restent très inférieurs aux taux obtenus (30 à 50 %) par Kestemont *et al.* (1995). Ils confirment que la phase de transition alimentaire vers l'aliment composé est une période critique dans l'élevage de la perche et favorise l'expression du cannibalisme (Paller et Lewis 1987). En l'absence de proies alternatives, les post-larves peuvent adopter un comportement cannibale, qui traduit leur opportunisme alimentaire (Mc Intyre *et al.* 1987, Parazo *et al.* 1991, Fiogbé 1996, Sakakura et Tsukamoto 1998, Baras 1998). Baras (1999 a) suggère que le cannibalisme peut être la technique d'alimentation la plus avantageuse sous certaines conditions d'élevage. Cet auteur montre en effet, chez le silure blanc, que les larves cannibales ont des TCS supérieurs à celles qui se nourrissent d'aliment artificiel ou de tilapias. Chez la perche, Brabrand (1995) observe cependant que les larves spécialisées dans un régime alimentaire strictement cannibale ont une moindre croissance que celles, cannibales, qui se nourrissent également de proies alternatives (régime mixte).

Enfin, l'énucléation a été observée de manière plus précoce au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, et son intensité a été plus importante que lors de l'expérience sur la photopériode. On peut supposer que l'énucléation est l'expression d'actes agressifs liés à des phénomènes de compétition (Loadman *et al.* 1986, Barrows *et al.* 1988) dans le cadre de la restriction alimentaire liée au sevrage. Ce comportement est intrigant, mais on peut supposer qu'il s'exprime d'autant plus en situation de stress (stress alimentaire lors du sevrage). Il est également observé lors de l'élevage des stades juvéniles. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour le justifier.

- Il est possible que l'énucléation résulte d'une attaque volontaire des orbites ; cet attrait intraspécifique de la perche pour l'œil est connu des pêcheurs (Pollet 1978). Comme le cannibalisme, il permet d'éliminer un compétiteur potentiel et pourrait être un mécanisme de régulation densité-dépendant. Cet acte agressif pourrait dépendre des besoins nutritionnels



Figure 62. Mortalité par suffocation chez la perche (*Perca fluviatilis* L.). L'individu cannibale est retrouvé énucléé ce qui suggère une énucléation post-mortem ou lors de l'agonie du poisson.

de la perche, notamment en vitamine A2 contenue dans les pigments rétinien et de la cornée. Il expliquerait les taux élevés d'énucléation observés lors du sevrage.

- L'énucléation peut résulter d'un acte cannibale manqué, puisque la capture de la proie par le cannibale chez la perche s'effectue principalement par la tête (Baras 1998). Si la largeur de la proie est supérieure à l'ouverture de la bouche du prédateur (rapport prédateur / proie inférieur à 7), la proie est régurgitée, ce qui peut provoquer l'énucléation.
- L'énucléation peut avoir lieu lors de l'agonie ou après la mort de l'individu (figure 62). Les mouvements désordonnés lors de l'agonie peuvent attiser l'agressivité des perches. Les yeux constituent également une partie « molle » qu'il est facile d'arracher après la mort. La justification de cet acte nécrophage réside peut-être également dans l'intérêt nutritionnel de l'œil.

L'observation des comportements agressifs par vidéographie pourrait permettre de déterminer le devenir de l'œil et les conditions dans lesquelles se déclenche ce comportement (ante ou post-mortem).

4.1.2.3 Croissance

Les valeurs des poids moyens finaux pour le traitement 16h et 90 lux, respectivement de 313,2 mg et de 290,1 mg pour les expériences sur la photopériode et l'intensité lumineuse, sont peu différentes. Les taux de croissance spécifiques maximaux ($6,5 - 10,4 \% \cdot j^{-1}$) des post-larves de perche sont proches des valeurs obtenues par Fiogbé (1996). L'évolution du poids moyen au cours du temps montre que la phase de transition s'accompagne d'une restriction alimentaire. L'efficacité alimentaire est en effet faible au départ, de l'ordre de 0,2 - 0,5 entre J0 et J14. Elle atteint des valeurs finales comprises respectivement entre 0,7 - 0,8 (photopériode) et 0,3 - 0,7 (intensité lumineuse). Ces valeurs témoignent d'une utilisation moins efficace de l'aliment au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse. Les hypothèses émises précédemment relatives à l'effet de la taille initiale au sevrage restent valables.

Il n'y a pas de différence significative entre les poids moyens intermédiaires et finaux suivant la durée de la photophase. On peut constater cependant que des poids moyens significativement plus élevés sont obtenus à J7, pour les photophases les plus longues, 16 h et 24h, à la fin de la phase de transition alimentaire. Il est possible que ce résultat traduise une meilleure acceptation de l'aliment artificiel, puisque l'efficacité alimentaire des traitements 16h et 24h est significativement plus élevée qu'à 8h et 12h. La transition alimentaire peut être facilitée par une augmentation de la fréquence des repas (Yoshimiatsu et Kitajima 1996). Inversement, cette

différence peut aussi traduire une meilleure utilisation des proies vivantes au cours de la phase d'alimentation mixte, telle qu'elle a été démontrée au cours de l'expérience sur les larves. L'efficacité alimentaire et la croissance des post-larves ne diffèrent pas significativement en fonction du traitement photopériodique entre J7 et J21. Il n'y a aucun effet de la photophase sur la survie et la croissance finales des post-larves. Les résultats obtenus au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse sont à l'opposé de ceux observés sur les larves et montrent une amélioration significative des performances de croissance par une diminution des valeurs d'illumination à 5 lux par rapport à 400 lux.

Les différences de performances de croissance entre larves et post-larves témoignent vraisemblablement de l'évolution de la structure rétinienne des post-larves de perche. L'acquisition des bâtonnets et les modifications du pigment épithélial rétinien permettent l'adaptation aux différentes conditions d'éclairement et aux variations de la photopériode (Ali 1971, Wahl *et al.* 1993). En référence aux travaux menés sur la larve de bar par Ronzani-Cerqueira et Chatain (1991), on peut aussi émettre l'hypothèse que l'ingestion des proies est limitée dans le temps et présente une périodicité circadienne proche de la photopériode naturelle subjective. Par ailleurs, l'acuité visuelle augmente de manière exponentielle et devient maximale, voisine de celle de l'adulte (Guma'a 1982) ; les valeurs seuils d'intensité lumineuse diminuent alors et sont sans doute inférieures aux valeurs d'éclairement auxquelles les post-larves ont été soumises. Cette augmentation de l'acuité visuelle est d'un point de vue morphologique, associée à l'augmentation de la taille de l'œil (Rahmann *et al.* 1979, Otten 1981, Zaunreiter *et al.* 1991). D'un point de vue histologique, elle est également associée aux structures réceptrices devenues des unités fonctionnelles, les cônes, qui s'organisent en structures répétitives, cônes doubles ou triples (Engström et Ahlbert 1963, Guma'a 1982) au sein de la rétine, puis en structures plus complexes, les mosaïques carrées (Engström et Ahlbert 1963, Mani-Ponset *et al.* 1993, Flamarique et Hawryshyn 1996). En milieu naturel, Whiteside *et al.* (1985) et Wahl *et al.* (1993) observent par ailleurs que les post-larves de perchaude (taille de 24 - 25 mm) ont un comportement de migration ; elles quittent les eaux pélagiques de la zone limnique et adoptent un positionnement démersal en zone littorale où les valeurs d'intensité lumineuse sont plus faibles (crépusculaires). Ce comportement que l'on peut relier au développement rétinien leur permet une augmentation du spectre de proies ainsi qu'une plus forte croissance liée à l'activité alimentaire. Nos résultats traduiraient alors l'existence d'une valeur optimale adaptative d'illumination à ce stade de développement ; l'observation de la répartition des post-larves au sein des structures d'élevage à 5 et 30 lux (sur tout le volume

Tableau 32. Valeurs optimales des paramètres environnementaux sur la survie, la croissance et la variabilité de croissance de la perche *Perca fluviatilis* L. à différents stades physiologiques.

Stades de développement	Conditions environnementales optimales		Croissance
Stade (âge)	Photopériode (h)	Intensité lumineuse (lux)	TCS (%.j⁻¹)
Larve (J0-J7)	16	400	J0-J21 : 23,8
Larve (J7-J21)	24	400	
Post-larve (J40-J61)	16	5	10,4
Juvénile (J150-J262)	18	100	1,8

TCS : taux de croissance spécifique.

d'eau) par rapport à 400 lux (à proximité du fond) témoigne de cette préférence pour un éclairage atténué. La dispersion des larves au sein des cuves, facilitée par une intensité lumineuse réduite, favorise ensuite la dispersion des larves et donc l'acceptation de l'aliment artificiel flottant en surface (Colesante *et al.* 1986). Cette plus grande dispersion des larves à faible intensité lumineuse pourrait justifier les différences observées dans les taux de croissance finaux.

Les résultats obtenus confirment que la perche est un prédateur visuel. Chez la larve, les valeurs seuils minimales d'intensité lumineuse élevées, et la préférence pour une durée du jour longue, s'expliquent vraisemblablement par le faible degré de développement (faible densité de cônes simples ; Guma'a 1982) et d'organisation (absence de doublets de cônes, pas de mosaïque ; Engström et Ahlbert 1963, Otten 1981) des structures histologiques rétiniennes. Les choix d'une durée du jour longue (16h) ou continue (24h) et d'une intensité lumineuse élevée (de l'ordre de 400 lux) favorisent la détection et la capture des proies vivantes, et permettent d'améliorer les performances de survie et de croissance, sans altérer le développement normal des larves de perche. La différence dans les résultats obtenus au cours des expériences sur les post-larves de perche (tableau 31) s'explique sans doute par le fait que les larves subissent une véritable métamorphose, dans le fonctionnement des organes digestifs (Kestemont *et al.* 1996) et surtout dans l'organisation de leurs structures visuelles. Les post-larves acquièrent la capacité de s'adapter aux conditions environnementales. Cependant, la transition alimentaire d'un régime exclusif à base de proies vivantes à un aliment artificiel peut être facilitée par le choix d'une durée du jour longue (16h) et d'une intensité lumineuse crépusculaire (de l'ordre de 5 - 30 lux). Ces valeurs de photophase et d'intensité lumineuse correspondent aux valeurs préférentielles observées en milieu naturel par les post-larves de perche. La variabilité de croissance et les phénomènes agressifs (cannibalisme et énucléation), à l'origine de la plupart des mortalités, peuvent être limités par la manipulation des facteurs environnementaux (rôle des alternances jour / nuit) et / ou la dispersion et le fractionnement de la ration alimentaire.

Les résultats obtenus nous conduisent donc à privilégier les valeurs de photophase et d'intensité lumineuse présentées dans le tableau 32. Cependant, il convient de tenir compte des limites du travail réalisé. En effet, les deux facteurs, photopériode et intensité lumineuse, ont été testés séparément. Des tests croisés devront préciser l'effet de leur interaction. De même, au cours de ce travail, l'effet du spectre lumineux n'a pas été envisagé et les expériences ont été menées à

spectre constant (blanc, 6500 K). Il est possible que le choix d'un spectre lumineux adapté à l'espèce (spectre vert, Cameron 1982) permette de réduire les valeurs seuils d'intensité lumineuse (Dabrowski 1982 a).

4.1.3 Grossissement des juvéniles de perche

4.1.3.1 Survie et agressivité interindividuelle

A l'issue des deux expériences menées sur les juvéniles de perche de durées respectives de 112 et 98 jours, les taux de survie obtenus atteignent des valeurs de 80 - 90 % (photopériode) et de 97 - 100 % (intensité lumineuse). Ils sont conformes aux précédentes valeurs obtenues dans un tel système d'élevage, par Tamazouzt (1995), Mélard *et al.* (1996), Fontaine *et al.* (1996 a), Fontaine *et al.* (1997 a et b) et Anthouard et Fontaine (1998). Ils confirment l'intérêt des techniques d'élevage en circuit fermé qui limitent le développement des pathologies auxquelles la perche est sensible (parasites, bactéries et mycoses ; Grignard *et al.* 1996).

Au cours de l'expérience sur la photopériode, l'agressivité est la cause principale de mortalité au travers du cannibalisme partiel (régurgitation) et total, et des poissons retrouvés énucléés. Des différences importantes, dans les taux de survie et de cannibalisme, ont été observés au cours des deux expériences. Le cannibalisme est nul au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, seul un individu a été retrouvé énucléé. Pour le même traitement (100 lux et LO 18 : 6), le taux de survie est également plus élevé au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse. Cette différence dans les taux de survie réside vraisemblablement dans l'origine des juvéniles et traduit un possible effet de la « souche » (souche « Lindre » plus agressive que la souche « Lac d'Annecy »).

Les résultats obtenus démontrent par ailleurs que le taux de survie est significativement affecté par un éclairage continu, comparativement à des durées de la photophase de 12h ou 18h. Les taux de cannibalisme observés au cours de l'expérience varient entre 1 et 5 %, valeurs voisines de celles obtenues par Fontaine *et al.* (1996 a), Tamazouzt *et al.* (1996), Fontaine *et al.* (1997 a et b). Ils ne diffèrent pas en fonction du traitement lumineux. La différence dans les taux de survie révèle que le transfert des poissons en photophase longue s'accompagne vraisemblablement d'un stress, comme Hallaraker *et al.* (1995) l'observent chez le flétan. L'absence d'une phase obscure, donc de repos, semble préjudiciable à la survie des juvéniles de perche. Il est possible que l'éclairage continu favorise l'expression des interactions sociales, notamment à la faible densité d'élevage (1 kg.m^{-3}) à laquelle les travaux ont été menés. De plus,

la perche est une espèce principalement diurne et l'effet « vision » est primordial dans le déclenchement des comportements agressifs : ce phénomène est exacerbé en éclairage constant. Ces observations confirment le rôle des facteurs lumineux dans l'expression des interactions sociales, tel qu'il a été décrit par plusieurs auteurs (Britz et Pienaar 1992, Jørgensen et Jobling 1993, Baras *et al.* 1998, Hossain *et al.* 1998, Sakakura et Tsukamoto 1998, Baras *et al.* 1999).

Aucun effet significatif de l'intensité lumineuse sur la survie et l'agressivité des juvéniles de perche n'a été observé. Ces résultats suggèrent que la gamme d'intensité lumineuse choisie est supérieure aux valeurs seuil pour l'alimentation et la survie des juvéniles de perche. On peut supposer également que l'absence de comportement agressif est révélateur d'un effet de la « souche » d'origine sur le comportement.

4.1.3.2 Demande et efficacité alimentaires des juvéniles de perche

Utilisation des nourrisseurs à la demande par les juvéniles de perche lors de la phase d'appel

Au cours des deux expériences, l'apprentissage du fonctionnement des nourrisseurs à la demande est rapide pour la majorité des lots de perche. Des impacts volontaires sont enregistrés dès les premières heures (lots 3 et 9 ; expérience sur l'intensité lumineuse) ou les premiers jours (expérience sur la photophase) de la phase d'appel. Quand le mécanisme d'activation du levier est compris par les poissons, le nombre d'impacts augmente significativement et le taux de nourrissage journalier estimé est alors voisin de 4 % (proche de la ration maximale). Ce phénomène, déjà décrit chez plusieurs populations de poissons (Anthouard *et al.* 1986, Kentouri *et al.* 1992), est à priori sans lien direct avec l'apprentissage car il est également observé chez des poissons déjà habitués soumis à un stress, lors des contrôles de croissance par exemple (Kentouri *et al.* 1994). Il semble qu'il ait une action compensatrice à la suite du jeûne consécutif aux perturbations auxquelles les poissons ont été soumis (Kentouri *et al.* 1992). La durée de cette activité hypertrophique est courte et le comportement alimentaire devient stable ensuite.

A l'issue de la phase d'appel, le nombre d'impacts est significativement affecté par la durée de la photophase et l'apprentissage du fonctionnement des nourrisseurs à la demande est d'autant plus rapide que la photophase est longue. De plus, le niveau d'activité alimentaire à l'issue de la phase d'appel est significativement plus élevé pour les juvéniles de perche soumis à un éclairage continu. On peut supposer que les perturbations liées à l'activité humaine lors de la

phase d'appel (impacts pendant 11 heures) ont retardé l'apprentissage du fonctionnement des nourrisseurs à la demande par les poissons soumis à une photophase de 12h.

La valeur de l'éclairement n'affecte pas significativement l'adaptation des juvéniles de perche aux systèmes de nourrissage à la demande. Cependant, en dépit d'une modification du protocole d'appel et du choix d'un aliment de plus petite taille, trois des neufs lots ont un retard manifeste à l'apprentissage et n'acquièrent un comportement autonome du levier qu'au 30^{ème} jour. Ce retard dans l'apprentissage s'est accompagné en outre d'un gaspillage d'aliment et d'une détérioration de la qualité de l'eau (pollution azotée).

Les résultats obtenus confirment que des juvéniles de perche « naïfs », peuvent apprendre à utiliser de manière efficace un nourrisseur à la demande (Anthouard et Fontaine 1998). Néanmoins, comme l'ont confirmé les observations par vidéographie (Jourdan *et al.* 1999 a), la perche occupe préférentiellement une position démersale dans nos structures d'élevage et vient rarement en surface. Ce résultat est en accord avec les observations réalisées en milieu naturel (Thorpe 1977 b, Helfman 1979, Brabrand 1995). La montée au levier s'accompagne donc d'un stress, il résulte des résultats obtenus que la stratégie d'apprentissage et le système de nourrissage peuvent être améliorés.

- Un levier immergé plus profondément pourrait limiter le stress lié à l'accès à la surface et faciliter l'apprentissage.
- De même, un choix de couleur opportun pourrait favoriser l'intérêt des poissons pour le levier. En effet, le bar en situation de choix privilégie un levier de couleur noir (Paspatis *et al.* 1994). Dans le cadre de nos travaux, les leviers étaient également de couleur noir. Cependant, l'attrait de la perche pour des couleurs brillantes est connu des pêcheurs (Pollet 1978), aussi on peut supposer qu'un levier de couleur (vert notamment du fait de la discordance rétinienne de la perche dans le vert – rouge, Otten 1981) pourrait faciliter l'apprentissage des poissons dans l'utilisation des nourrisseurs à la demande.
- La durée de la phase d'appel pourrait être réduite par le choix d'un aliment de petite taille, qui, favoriserait le fractionnement des quantités distribuées, permettrait une dispersion plus importante de la distribution de granulés (Anthouard *et al.* 1994) et faciliterait donc l'apprentissage.
- Nos expériences ont été menées à faible densité (1 kg.m⁻³). A plus haute densité, il est possible que le grégarisme facilite l'apprentissage (Fontaine *et al.* 1994, Mélard *et al.* 1995).

- Enfin, l'incorporation d'individus déjà conditionnés au sein des lots « naïfs » pourrait également réduire la durée de la phase d'appel (comme chez le bar, Kentouri *et al.* 1986).

Effet des facteurs environnementaux sur les quantités d'aliment consommées et l'efficacité alimentaire

Les quantités alimentaires consommées (Qa) par les juvéniles de perche sont significativement affectées par la photopériode mais ne diffèrent pas significativement en fonction de l'intensité lumineuse. L'efficacité alimentaire (0,77 - 0,82) n'est pas affectée par la durée de la photophase. Au contraire de Barlow *et al.* (1995) chez le barramundi, aucun gaspillage alimentaire n'a été constaté à 24h de photophase. De même, l'intensité lumineuse n'affecte pas significativement l'efficacité alimentaire des juvéniles. Au cours de cette expérience, l'efficacité alimentaire est élevée (1,01 - 1,07), supérieure ou égale aux valeurs de 0,7 - 1,0 obtenues précédemment par Fontaine *et al.* (1997 a et b) et Mélard *et al.* (1996) sur des poissons de poids moyen équivalent (1 - 150 g). Elles confirment que le nourrisseur à la demande peut être utilisé efficacement pour l'élevage intensif de juvéniles de perche (Fontaine *et al.* 1997 a, Anthouard et Fontaine 1998). Les juvéniles de perche diffèrent par leur origine. Néanmoins, les valeurs plus élevées d'efficacité alimentaire obtenues au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, sur des poissons de poids moyen initial plus élevé, suggèrent une meilleure utilisation de l'aliment ou traduisent l'existence de pertes alimentaires au cours de l'expérience sur la photopériode, notamment lors de la phase d'appel.

On peut supposer par ailleurs que le niveau de récompense a pu affecter les quantités d'aliment consommées ainsi que les valeurs d'efficacité alimentaire. En effet, la modélisation du taux de nourrissage journalier montre que le niveau de rationnement, exprimé en pourcentage de la biomasse estimée, atteint des valeurs maximales de 2 - 2,5 %, très inférieures aux valeurs théoriques de la ration maximale définie par Mélard *et al.* (1996). Au cours des deux expériences, on peut donc supposer qu'il n'y a pas eu de gaspillage alimentaire (hormis durant la phase d'appel), contrairement à ce que l'on observe chez d'autres espèces, comme la truite arc-en-ciel (Landless 1976, Alanärä 1992 a, Boujard et Leatherland 1992). En référence aux travaux menés chez une autre espèce grégaire, l'omble chevalier, (Alanärä et Brannas 1996, Alanärä et Kiessling 1996), l'absence de gaspillage peut découler du comportement alimentaire grégaire des juvéniles de perche en situation de nourrissage à la demande, récemment décrit par vidéographie (Jourdan *et al.* 1999 a).

Par ailleurs, le niveau de récompense était identique au cours des deux expériences (0,7 g / impact), soit 0,5 g / kg de poisson au début de l'expérience. Cependant, le niveau de récompense atteint seulement 0,1 - 0,2 g / kg de poisson pendant les 28 derniers jours d'expérimentation. Il a été observé que des niveaux de récompense faibles ne permettent pas d'atteindre la ration maximale chez l'omble chevalier (Alanärä et Kiessling 1996), la truite arc-en-ciel (Alanärä 1992 a, Gélinau *et al.* 1998 a) et le bar (Azzaydi *et al.* 1999). On peut donc supposer qu'au cours des deux expériences, à niveau de récompense bas, les quantités d'aliment consommées augmentent mais à des valeurs inférieures aux valeurs maximales et que cette situation d'alimentation restreinte s'accompagne d'une augmentation de l'efficacité alimentaire (Alanärä 1992 b, Koskela *et al.* 1997, Gélinau *et al.* 1998 a et b, Azzaydi *et al.* 1999, Jobling *et al.* 1999).

4.1.3.3 Croissance des juvéniles de perche

Les taux de croissance spécifiques obtenus au cours des deux expériences atteignent respectivement 1,36 - 1,78 %. j^{-1} et 1,59 - 1,76 %. j^{-1} . Ces valeurs sont dans la gamme des TCS (1,4 - 1,9 %. j^{-1}) enregistrés en élevage intensif de perche à 21 - 23°C par Tamazouzt (1995), Mélard *et al.* (1995) et Fontaine *et al.* (1997 b). Il existe une légère différence dans les valeurs de TCS observées à LO 18 : 6 et 100 lux, respectivement de 1,59 (photopériode) et 1,78 %. j^{-1} (intensité lumineuse). Un poids initial plus élevé (5 g et 13 g respectivement) pour les juvéniles de perche utilisés dans le cadre de l'expérience sur l'intensité lumineuse, ainsi que la différence d'origine géographique, peuvent expliquer cet écart.

La durée de la photophase affecte significativement la croissance des juvéniles de perche. Le TCS des juvéniles de perche du traitement 12h (1,4 %. j^{-1}) est significativement plus faible que ceux des traitements 18h et 24h (1,8%. j^{-1}). Ce résultat peut s'expliquer par des quantités d'aliment consommées plus faibles. La restriction alimentaire provoquée par le retard dans l'utilisation du nourrisseur à la demande pénalise vraisemblablement la croissance des juvéniles de perche du traitement 12h. Néanmoins, quand on compare les taux de croissance observés à poids initial identique (16 g), le TCS des juvéniles de perche soumis à 12h de photophase est encore significativement plus faible qu'à 18h et 24h. Ce résultat peut être rapproché des observations faites sur d'autres espèces de poissons téléostéens où les auteurs rapportent une augmentation de la croissance avec la durée du jour (Gross *et al.* 1965, Huh *et al.* 1976, Boehlert 1981, Folkvord et Ottera 1993). Deux hypothèses sont émises concernant l'influence de la durée de la photophase sur les performances de croissances. D'une part, il est possible qu'il y ait une photostimulation de la croissance par le biais de paramètres physiologiques. La photopériode pourrait influencer la production de l'hormone de croissance par l'hypophyse (Berg *et al.* 1992,

Gillet *et al.* 1998, Holloway et Leatherland 1998, Bœuf et Le Bail 1999). D'autre part, l'effet de la restriction de la durée de la photopériode s'apparente également à une restriction de la période d'alimentation, puisque la perche est une espèce diurne. Or, comme l'observent plusieurs auteurs, la restriction de l'alimentation s'accompagne d'une moindre consommation alimentaire et donc d'une pénalisation de la croissance, malgré l'amélioration de l'efficacité alimentaire (Alanära 1992 b, Koskela *et al.* 1997, Gélineau *et al.* 1998 a et b, Azzaydi *et al.* 1999, Jobling *et al.* 1999).

Il n'y a pas de différence significative dans les valeurs finales de poids moyen en fonction de l'intensité lumineuse. Ce résultat confirme le faible rôle de l'intensité lumineuse dans les performances de croissance des juvéniles de poissons téléostéens (Harden-Jones 1956, Eisler 1957, Alabaster et Robertson 1961, Vinyard & O'Brien 1976, Mashiko 1979, Townsend et Risebrow 1982, Howick et O'Brien 1983, Henderson et Northcote 1985, Ham et Neil 1993, Johnson 1993, Stefansson *et al.* 1993, Mc Mahon et Holanov 1995, Oppedal *et al.* 1997, Utne 1997).

4.1.3.4 Indices morpho-anatomiques et dimorphisme sexuel de croissance

Sexe-ratio – Dimorphisme de croissance

Au cours de l'expérience sur la photopériode, le sexe-ratio est légèrement déséquilibré, en faveur des femelles (52,5 – 55,0 %), ce qui est conforme à la plupart des études menées sur la perche (64 %, Tamazouzt *et al.* 1996 ; 58 %, Fontaine *et al.* 1996 a; 50,2 - 58,5 %, Fontaine *et al.* 1997 b). Par contre, au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, le sexe-ratio est déséquilibré en faveur des mâles (59,0 %). Les résultats obtenus confirment par ailleurs le dimorphisme sexuel de croissance de la perche (Craig 1987, Tamazouzt 1995, Tamazouzt *et al.* 1996, Fontaine *et al.* 1996 a, Fontaine *et al.* 1997 b). Les poids finaux des femelles sont supérieurs à ceux des mâles indépendamment du traitement photopériodique ou lumineux.

Indice gonado-somatique

L'IGS femelle atteint au cours des deux expériences des valeurs de 0,3 - 0,4 % qui correspondent en milieu naturel aux valeurs observées au début de l'été (juin - juillet ; Sulistyó *et al.* 1998). Ces valeurs ne sont pas affectées par l'intensité lumineuse ou la photopériode. Elles sont identiques aux valeurs obtenues en système fermé par Fontaine *et al.* (1996 a), Lucas (1997) et Fontaine *et al.* (1997 b). Ce résultat confirme le blocage du développement gonadique des femelles à haute température (22 - 23°C ; Sulistyó 1998). Au cours de l'expérience sur la

photopériode, les concentrations en stéroïdes sexuels (Jourdan *et al.* 1999 b), testostérone (T ; 2 - 3,5 ng.ml⁻¹) et oestradiol (E₂; 0,5 - 0,6 ng.ml⁻¹) sont très inférieures aux valeurs observées par Sulistyó *et al.* (1998) en septembre. Elles confirment que les femelles sont à l'état quiescent du cycle de reproduction, ce qui traduit le faible effet de la photopériode sur le développement ovarien (Sulistyó 1998).

Par contre, la photopériode affecte significativement le développement gonadique des mâles. Une photopériode courte (12 h), proche de la photopériode naturelle observée en septembre, favorise en effet le développement des gonades des mâles. L'IGS atteint des valeurs de 1,2 %. A 18h et 24h de photophase, les mâles restent en état de repos sexuel ; l'IGS ne dépasse pas 0,1 %. Le dosage des stéroïdes sexuels (Jourdan *et al.* 1999 b) ne montre pas d'effet de la photopériode sur les teneurs en testostérone (T ; 2,1 - 4,5 ng.ml⁻¹) et 11-kétotestostérone (11-KT ; 0,3 - 0,8 ng.ml⁻¹), vraisemblablement par manque de puissance statistique. Néanmoins, les niveaux hormonaux en 11-KT atteignent 12,7 ng.ml⁻¹ chez certains mâles échantillonnés dans le traitement 12h. Ces résultats confirment d'une part que les mâles peuvent développer leurs gonades de manière précoce (5 - 25 g ; Fontaine *et al.* 1997 b) et que l'augmentation de la photopériode permet de bloquer cette maturation précoce (Tamazouzt *et al.* 1994). L'augmentation de la durée de la photophase permet donc de bloquer l'investissement énergétique lié à la gonadogenèse des mâles chez la perche, ce qui est également favorable à la croissance. Des résultats identiques ont été obtenus par Imsland *et al.* (1997) chez le turbot. L'intensité lumineuse ne semble pas affecter le développement gonadique des mâles (IGS de 0,1 %).

Indice viscérosomatique

La durée de la photophase et le sexe affectent significativement l'indice viscérosomatique (IVS). L'IVS des mâles à 24h atteint 11 % et est significativement plus élevé que celui des femelles (9,8 %). L'intensité lumineuse n'affecte pas l'IVS. Par contre, l'effet sexe est significatif. L'IVS des femelles est supérieur à celui des mâles et atteint des valeurs de 8,6 - 9,3 %, proche de la valeur obtenue sous LO 18 : 6 (9,0 %).

4.1.3.5 Bilan Azote – Phosphore

Ce bilan n'a été réalisé qu'au cours de l'expérience sur la photopériode

Composition corporelle

La teneur en matière sèche (MS), initialement de 26 % du poids vif, augmente et atteint une valeur finale de 28 - 29 % du poids vif. Ces teneurs en MS sont proches des valeurs de 30 - 33 %

rapportées par Tamazouzt *et al.* (1996) et Fontaine *et al.* (1996 a) chez la perche. Le contenu protéique des carcasses, initialement de 49 % MS, atteint des valeurs finales comprises entre 57 et 61 % MS, peu différentes des valeurs obtenues dans la même gamme de poids en cages flottantes (58,3 - 60,5 % MS ; Tamazouzt *et al.* 1996) ou en circuit fermé (55,9 % MS; Fontaine *et al.* 1996 b). Ces teneurs ne diffèrent pas en fonction de la durée de la photophase. De même, la teneur en phosphore n'évolue pas significativement en fonction du traitement photopériodique.

Rétentions

Les rétentions en azote et phosphore ne sont pas affectées significativement par le traitement photopériodique. Elles atteignent respectivement 27,4 - 30,4 % et 49,2 - 49,5 %, à une température d'élevage de 23°C. Porter *et al.* (1987) ont montré que ces valeurs de rétention varient avec l'espèce, le poids moyen des poissons, la température de l'eau, les quantités d'aliment distribuées et la composition de l'aliment. De plus, les rétentions peuvent varier avec la saison, comme l'observe Kraft (1992) chez la perchaude, avec de plus fortes valeurs au début de l'été. On peut donc supposer qu'à température constante, les valeurs de rétentions en N et P sont peu affectées par la photopériode. Les valeurs de rétention en azote sont proches des valeurs observées chez les salmonidés (30 - 35 %, Kim *et al.* 1998), le turbot et la morue (34 - 39 %, Houlihan *et al.* 1989, Burel *et al.* 1996, Mallekh *et al.* 1999) et sont supérieures à celles obtenues dans les mêmes structures d'élevage chez le bar (18,4 - 21,9 %). Les rétentions en phosphore sont élevées chez la perche, proches de 50 % ; ces valeurs sont peu différentes de celles obtenues chez le turbot (37 - 48 %, Mallekh *et al.* 1999), la truite (46 - 65 %, Hardy *et al.* 1993), la daurade (26 - 45 %, Lupatsch et Kissil 1998) et le bar (29,2 - 40,8 % dans les mêmes structures d'élevage).

Pertes

L'effet de la photopériode sur les pertes totales en N et P est masqué par la variabilité intra-traitement liée aux résultats d'un réplicat, où la mortalité a été importante. On constate que la photopériode n'affecte pas significativement les pertes métaboliques et fécales. Les pertes sont dans la gamme des données rencontrées chez la truite fario, le bar et la daurade (50 - 80 g N et 4 - 10 g P par kg de gain, Cho *et al.* 1994, Kaushik 1998).

Les données obtenues montrent que l'élevage est satisfaisant du point de vue des pertes et rétentions en phosphore. Elles montrent que l'amélioration des performances de croissance avec l'augmentation de la durée de la photophase de 12h à 18h ou 24h n'affecte pas les pertes en azote et phosphore. Cependant, les résultats montrent que l'agressivité et les mortalités qui en découlent, dans le traitement 24h, augmentent les pertes totales en azote et phosphore. Les résultats obtenus nous amènent à privilégier, du point de vue des résultats zootechniques, une photophase de 18h.

L'intensité lumineuse ne semble pas affecter de manière significative les performances de survie et de croissance des juvéniles de perche. Les valeurs d'intensité lumineuse choisies se situent dans la gamme d'intensité lumineuse optimale pour la perche. L'intensité lumineuse ne semble pas non plus affecter l'agressivité des juvéniles de perche.

4.2 RYTHMES ALIMENTAIRES ET VARIABILITÉ DE CROISSANCE DES JUVÉNILES DE PERCHE

4.2.1 Effet des facteurs environnementaux sur les rythmes alimentaires des juvéniles de perche

4.2.1.1 Diurne ou mixte ?

Le comportement alimentaire des juvéniles de perche observé au cours des deux expériences est principalement diurne (Anthouard et Fontaine 1998). Aucun impact nocturne n'est observé durant l'expérience sur la photopériode.

Cependant, une activité alimentaire nocturne a été observée dans cinq des neuf lots au cours des premières semaines de l'expérience sur l'intensité lumineuse et s'est maintenue pendant plusieurs semaines. La modification du rythme alimentaire a été brutale et les juvéniles de perche ont ensuite adopté un rythme alimentaire diurne. Seul un lot a présenté une activité nocturne partielle tout au long de l'expérience ; ce lot présentait néanmoins un rythme alimentaire principalement diurne. Ces résultats semblent indiquer que le rythme d'alimentation des juvéniles de perche pourrait être mixte, comme cela a déjà été observé chez les juvéniles de bar (Sanchez-Vasquez *et al.* 1995, Sanchez-Vasquez et Tabata 1998, Azzaydi *et al.* 1999) ou de carpe (Boujard 1999). La majorité des travaux a montré que les juvéniles de perche en milieu naturel s'alimentent préférentiellement en éclairage atténué (Craig 1977, Thorpe 1977 b, Grant et Kott 1999), notamment à l'aube et au crépuscule (Muncy 1962, Thorpe 1977 a et b,

Collette *et al.* 1977, Helfman 1979, Fedorova et Drozzhina 1982, Helfman 1981, Fedorova et Drozzhina 1982, Buijse *et al.* 1991, Huusko *et al.* 1996). Johnson et Müller (1978) ont observé cependant que les juvéniles de perche en laboratoire peuvent adopter un comportement nocturne d'activité, qu'ils justifient par l'adaptation des poissons à la forte pression de prédation, notamment des adultes. Dans le cadre de notre étude, les juvéniles de perche ont été élevés en circuit fermé depuis l'éclosion et nourris durant la phase diurne, ce qui suggère que le rythme alimentaire ne traduit pas un effet des conditions d'élevage antérieures à l'expérimentation. En l'absence de prédateurs, un tel comportement paraît donc surprenant. Les juvéniles de perche utilisés au cours de cette expérience sont issus d'une ponte récoltée dans le lac d'Annecy. Dans ce lac, les juvéniles de perche se caractérisent par un grand opportunisme alimentaire et sont capables de s'alimenter à faible luminosité pour exploiter les migrations du zooplancton (Angeli, comm. pers.). Par ailleurs, ils subissent une forte pression de prédation (perches adultes, truites de lac, ombles chevaliers, lottes *Lota lota*, brochet, oiseaux piscivores...). Le rythme alimentaire initial manifesté au cours de l'expérience et la spécialisation vers un rythme nocturne pourrait donc traduire une intégration endogène de facteurs favorables à la survie en milieu naturel, visant à limiter la pression de prédation (Huse 1994, Fraser *et al.* 1995, Ekström et Meissl 1997, Valdimarsson *et al.* 1997). Ce comportement qualifié de « fantôme de prédation révolue ou actuelle » a été déjà évoqué pour décrire les migrations quotidiennes des juvéniles de perche dans un lac polonais par Gliwicz et Jachner (1992). On peut également supposer que les juvéniles de perche adoptent un comportement alimentaire nocturne, en réponse au stress provoqué par la modification des conditions environnementales et aux perturbations liées à la réalisation des impacts provoqués. Ils privilégient la phase nocturne pour s'alimenter en réponse aux perturbations diurnes provoquées par l'activité humaine.

4.2.1.2 Influence de la photopériode sur les rythmes alimentaires

Les juvéniles de perche soumis à un éclairage constant ne présentent pas de rythme d'alimentation. Les poissons se nourrissent durant toute la durée de la photophase, sans acrophase significative dans l'activation du levier. On constate que l'activité alimentaire baisse avec l'activité humaine (recensement des morts et remplissage des distributeurs à 8h30 - 10h00 et 17h00 - 18h00). Les juvéniles de perche soumis à une photopériode longue (LO 18 : 6) présentent une acrophase d'activité alimentaire durant la première demi-heure d'éclairage : au cours des deux expériences, près de 50 % de la demande alimentaire a lieu durant cette période. Ce rythme alimentaire est observé indépendamment du traitement lumineux (10, 100 ou 400

lux), ce qui suggère que l'activité observée à l'aube n'est pas liée à une valeur optimale d'illumination (Jourdan *et al.* 1999 a), comme peuvent le suggérer les observations du milieu naturel (Thorpe 1977 b, Helfman 1979). L'activité alimentaire des juvéniles de perche semble donc gouvernée par l'alternance jour / nuit. On peut noter cependant que moment d'alimentation et alternance jour / nuit, principaux synchroniseurs de l'activité alimentaire des poissons téléostéens, coïncident (Boujard 1999). En effet, l'accès au self pour la perche est libre dans le cadre de notre étude, mais la perche est une espèce majoritairement diurne ; l'alimentation n'est possible que lors de l'illumination.

Ces rythmes alimentaires ont été étudiés ici de manière globale ; on constate néanmoins qu'ils se mettent en place progressivement au cours du temps et que l'activité alimentaire répartie initialement sur l'ensemble de la photophase se concentre dans un deuxième temps sur la première demi-heure ou la première heure d'éclairement. Ce schéma d'activité ne devient apparent qu'à partir des 9^{ème} et 5^{ème} semaine respectivement pour l'expérience sur la photopériode et l'intensité lumineuse.

Aucune acrophase d'activité alimentaire durant la première demi-heure d'éclairement n'est observée pour les juvéniles de perche soumis à une photophase de 12h. Ceux-ci ont un rythme alimentaire principalement diurne avec une acrophase d'activité qui a lieu 4h après le début de l'éclairement. Il est possible que ce résultat soit un artefact expérimental provoqué par une réponse d'anticipation des poissons à l'activité humaine ; cet événement agirait comme un synchroniseur de l'activité alimentaire et retarderait le moment d'alimentation (Naruse et Oishi 1994). Par ailleurs, Kadri *et al.* (1997 a) ont mis en évidence le rôle de l'alternance jour / nuit dans le comportement alimentaire du saumon. Durant les premières heures d'illumination, les interactions sociales relatives à la mise en place des hiérarchies sont élevées et inhibent la prise alimentaire. Chez la perche, l'influence des facteurs sociaux sur le comportement alimentaire pourrait dépendre de l'alternance jour / nuit à photophase courte. Pour ce traitement, l'activité alimentaire tend également à se concentrer durant la première demi-heure lors de la dernière semaine d'expérimentation. Il est possible que le délai initial d'apprentissage ait également retardé la mise en place du rythme d'alimentation.

4.2.2 Rythmes alimentaires et composition corporelle

La durée de la photophase affecte significativement le contenu protéique final des carcasses exprimé en % du poids vif. Sous une photophase de 18h, le contenu protéique final des juvéniles est significativement plus élevé qu'à 12h et 24h. Il est possible que la différence dans le contenu

protéique final des juvéniles de perche à 12h et 18h s'explique par un ingéré protéique significativement moindre. Pour une activité alimentaire et des valeurs de rétention protéiques identiques à 18h et 24h, il est difficile d'expliquer la différence observée dans les contenus protéiques finaux entre ces deux traitements. Néanmoins, on constate que :

- 1) l'indice de condition des poissons est significativement plus élevé à 24h qu'à 18h
- 2) la teneur en MS est plus élevée à 18h qu'à 24h, ce qui suggère que la teneur en lipides à 24h est plus élevée, et
- 3) l'indice viscérosomatique des juvéniles de perche du traitement 24h est plus élevé qu'à 18h.

On peut émettre l'hypothèse que les juvéniles de perche soumis à une photophase de 24h ont accumulé davantage de lipides et présentent donc un contenu protéique plus faible qu'à 18h. Il est possible que cette différence dans l'engraissement des poissons entre 18h et 24h découle des rythmes alimentaires observés. En effet, le rythme d'alimentation des juvéniles de perche soumis à LO 18 : 6 présente une acrophase significative au cours de la période d'aube. La prise alimentaire s'apparente alors à la prise d'un repas à l'aube. Ce rythme alimentaire correspond au rythme « biologique » de la perche en milieu naturel. Par contre, à 24h, les juvéniles de perche se sont alimentés durant l'ensemble de la photophase. L'absence de rythme alimentaire a pu faciliter l'engraissement des juvéniles de perche et l'accumulation de lipides, concentrés essentiellement autour de la masse viscérale chez la perche (Tamazouzt *et al.* 1996, Lucas 1997). Gélinau *et al.* (1998 a) ont montré récemment chez la truite arc-en-ciel qu'un nourrissage en phase avec les rythmes biologiques permettait une meilleure rétention des protéines, en relation avec une meilleure utilisation de réserves énergétiques. L'extrapolation de ce résultat conduit à émettre l'hypothèse suivante : le contenu protéique des carcasses plus élevé à 18h ainsi que l'engraissement des poissons soumis à un éclairage constant résultent d'un effet du moment d'alimentation chez la perche, tel qu'il a été décrit chez d'autres espèces de poissons téléostéens comme le carassin doré (Noeske et Spieler 1984), la truite arc-en-ciel (Boujard *et al.* 1995), le poisson-chat (Noeske-Hallin *et al.* 1985) et le bar (Zanuy et Carillo 1985, Tsevis *et al.* 1992, Azzaydi *et al.* 1999).

4.2.3 Rythmes alimentaires et dimorphisme sexuel de croissance

4.2.3.1 Influence des facteurs environnementaux sur la variabilité de croissance

L'augmentation de la photopériode de 12h à 18h ou 24h permet d'améliorer les performances de croissance des juvéniles de perche. Le coefficient de variation pondérale (CV) augmente significativement avec la durée de la photophase et atteint des valeurs finales de 50 - 55 % à 18h et 24h de photophase. L'augmentation du CV peut être relié au taux de rationnement observé durant la phase d'appel à 18h et 24h ; pour ces traitements, le taux de nourrissage journalier reste supérieur à 3 % de la biomasse estimée. Il est possible que cette valeur de rationnement ait favorisé la croissance, mais aussi vraisemblablement l'expression du dimorphisme sexuel de croissance et donc entraîné dès le début de l'expérience une forte variabilité intra-individuelle (Fontaine *et al.* 1997 b). Le CV plus faible observé à 12h de photophase traduit vraisemblablement la période initiale de restriction alimentaire liée au retard initial d'apprentissage. L'intensité lumineuse n'affecte pas de manière significative le coefficient de variation final des juvéniles de perche. Comparativement à l'expérience sur la photophase, le coefficient de variation, initialement de 20 %, a peu augmenté et atteint des valeurs de 24,2–26,7 %. Au cours de cette expérience, la consommation alimentaire des juvéniles de perche est restée proche de 2 % de la biomasse estimée et a limité le dimorphisme sexuel de croissance (Fontaine *et al.* 1997 b).

4.2.3.2 Concentration de l'activité alimentaire, augmentation de l'hétérogénéité et dimorphisme sexuel de croissance

Influence des rythmes alimentaires sur l'évolution du coefficient de variation pondérale

Au cours de l'expérience sur la photophase, il est possible de corréler le rythme alimentaire décrit au sein du traitement 18h et l'augmentation du CV. Entre J56 et J112, le CV des juvéniles de perche soumis à une photopériode de 18h augmente significativement plus vite avec le temps que le CV des poissons sous 12h et 24h de photophase. La concentration de l'activité alimentaire, limitée à la première demi-heure de la photophase, s'accompagne vraisemblablement d'une compétition alimentaire marquée au voisinage du nourrisseur à la demande qui favorise les interactions sociales.

De même, au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, les poissons soumis également à une photopériode de 18h expriment deux schémas distincts d'activité (population A et B). Le premier schéma d'activité observé au sein de la population B (6 lots) correspond à celui observé au cours de l'expérience sur la photopériode pour le traitement 18h avec une acrophase

d'activité au début de l'illumination. 3 lots présentent néanmoins un rythme alimentaire distinct en relation avec un retard initial d'apprentissage (population A). Ces trois lots ne présentent pas de rythme alimentaire évident ; l'activité alimentaire semble débiter vers 9h et être consécutive à l'activité humaine. On peut suggérer que cette perturbation s'apparente à un synchroniseur de l'activité alimentaire (Davis et Bardach 1965, Langley *et al.* 1993, Azzaydi *et al.* 1998). Le taux de nourrissage journalier estimé au sein des deux populations A et B, est proche de 2 %. Au sein de la population A, la phase d'appel correspond à une période de restriction alimentaire (taux de nourrissage journalier de 1,4 - 1,5 %) et le CV a diminué durant cette période, ce qui est conforme aux observations de Fontaine *et al.* (1997 b). Par contre, le CV des juvéniles de perche de la population B est significativement plus élevé que celui de la population A et a augmenté au cours du temps. Sur l'ensemble de la période expérimentale et en l'absence d'acrophase d'activité alimentaire au sein de la population A, le CV reste constant ou diminue au cours du temps. La restriction et la concentration de l'activité alimentaire s'apparentent à une réduction de la période d'alimentation et entraînent une augmentation du CV, comme cela a déjà été observé chez une autre espèce grégaire, le corégone. Koskela *et al.* (1997) et Jobling *et al.* (1999) montrent en effet chez cette espèce que la diminution de la période d'alimentation induit une croissance hétérogène avec une augmentation de CV. De même, les travaux menés chez les salmonidés (Alanära 1992 a et b, Alanära 1994, Alanära et Brannas 1996, Alanära et Kiessling 1996, Boujard *et al.* 1996, Gélinau *et al.* 1998 a et b), le turbot (Burel *et al.* 1997) et le bar (Azzaydi *et al.* 1999) confirment que la restriction temporelle dans l'utilisation du nourrisseur à la demande, généralement volontaire afin de limiter le gaspillage d'aliment, s'accompagne d'une augmentation du CV.

Variabilité et dimorphisme sexuel de croissance de la perche

Au cours de l'expérience sur la photopériode, le poids final des femelles est significativement plus élevé que celui des mâles. Au cours de l'expérience sur l'intensité lumineuse, ce résultat dépend du comportement alimentaire. Au sein de la population B, le poids final et l'indice viscérosomatique des femelles sont significativement plus élevés que ceux des mâles. Au sein de la population A, les poids finaux et les indices viscérosomatiques des mâles et femelles sont peu différents.

Ces résultats suggèrent qu'une activité alimentaire élevée mais concentrée dans le temps favorise donc les interactions sociales et l'établissement de phénomènes de dominance, en faveur des femelles qui présentent une meilleure croissance (Malison *et al.* 1988, Mélard *et al.* 1996, Fontaine *et al.* 1997 b). Les données sur l'ingéré alimentaire mesuré au cours de

l'acrophase d'activité (Jourdan *et al.* 1999 a) montrent un effet significatif du sexe sur les quantités alimentaires ingérées. La consommation d'aliment par les femelles est plus importante. La compétition liée à la concentration de l'activité alimentaire favorise le dimorphisme sexuel de croissance et s'accompagne d'une augmentation du CV. Ces données sont en accord avec les observations de Malison *et al.* (1988) chez la perchaude, qui rapportent que les femelles ont une meilleure croissance que les mâles du fait d'une plus grande consommation et d'une plus grande efficacité alimentaires. Le rôle des oestrogènes dans l'amélioration des performances alimentaires et de croissance des femelles est évoqué par ces auteurs. Cependant, dans le cadre de cette étude, les taux plasmatiques en E₂ restent bas (Jourdan *et al.* 1999 b). Par ailleurs, au sein de la population A, il n'y a pas de dimorphisme sexuel de croissance. En l'absence de compétition alimentaire, mâles et femelles expriment pleinement leur potentiel de croissance et ne diffèrent pas dans leurs indices viscérosomatiques et leurs poids finaux. Ce résultat est proche de celui observé pour le traitement 24h, au cours de l'expérience sur la photopériode. L'absence de compétition alimentaire semble favoriser les rythmes alimentaires individuels, limiter la compétition interindividuelle et la dominance des femelles sur les mâles. Il serait donc intéressant de déterminer si le poids final plus élevé des femelles est une cause (Abott *et al.* 1985, Wang *et al.* 1998 a) ou une conséquence (Li et Brocksen 1977, Huntingford *et al.* 1990, Kadri *et al.* 1996) des phénomènes de dominance. Les observations par vidéographie du comportement alimentaire de la perche (Jourdan *et al.* 1999 a) ont montré que l'activation du levier était réalisée de manière principale par les poissons de taille moyenne et très rarement par les individus de plus grande taille apparente au cours de l'expérience sur la photopériode. La plupart des individus de grande taille étaient des femelles. La dominance ne s'exprime donc pas au travers du comportement d'activation du levier, mais de la stricte captation de l'aliment. Les poissons dominants s'alimentent vraisemblablement plus et optimisent mieux la dépense énergétique liée à la prise alimentaire que les dominés (Kadri *et al.* 1996). Comparativement à la situation où il n'y a pas de compétition alimentaire, le comportement d'activité hypertrophique des femelles peut être décrit comme anormal. Il serait intéressant de préciser s'il est le reflet de facteurs individuels, génétiques (Wang *et al.* 1998 b) ou d'une stratégie qui vise à favoriser l'amélioration du contenu énergétique individuel, en relation avec la stratégie reproductrice et la production des gamètes (Fletcher et Wootton 1995, Baras 1999 b).

Le comportement alimentaire de la perche est gouverné par les alternances nycthémerales (Boujard et Leatherland 1992, Sanchez-Vasquez et Tabata 1998), qui favorisent l'expression

d'un rythme alimentaire diurne, concentré sur la première heure d'illumination, comme observé chez la truite arc-en-ciel (Adron *et al.* 1973, Grove *et al.* 1978, Boujard et Leatherland 1992, Gélinau *et al.* 1998 a et b) ou le saumon (Kadri *et al.* 1991, Paspatis et Boujard 1996, Kadri *et al.* 1997 a et b). Ce comportement alimentaire peut être utile pour nourrir les juvéniles de perche en accord avec leur rythme biologique d'alimentation (Armstrong 1980), avec une majeure partie de l'ingestion alimentaire concentrée sur les deux premières heures après l'allumage de l'éclairage. Néanmoins, il favorise l'expression des phénomènes de compétition, facteur limitant en élevage intensif de perche, que l'on peut relier à la dominance des femelles. En l'absence de rythme alimentaire, l'influence du dimorphisme sexuel de croissance de la perche est limitée. Les résultats obtenus confirment par ailleurs l'importance du niveau d'alimentation et de la modalité de distribution de la ration (fréquence, dispersion ...) sur la variabilité de la croissance pondérale chez la perche (Fontaine *et al.* 1997 a et b).

5 CONCLUSIONS

Le travail réalisé au sein du Laboratoire de Sciences Animales (INPL / ENSAIA, UHP, Nancy), s'inscrit dans un contexte global d'évaluation des effets des variables environnementales et des conditions d'élevage sur la qualité des poissons produits en terme de survie, de croissance et de limitation de l'hétérogénéité. Les études menées, relatives à l'influence de deux facteurs environnementaux, la photopériode et l'intensité lumineuse, avaient donc pour objectif :

- d'une part, améliorer les performances de survie et de croissance de la perche élevée en circuit fermé à différents stades de développement, et
- d'autre part, minimiser l'impact des compétitions interindividuelles par un choix raisonné des critères environnementaux.

Lors de la première alimentation de la larve de perche, à densité élevée de proies, l'allongement de la durée du jour et / ou le fractionnement de la ration favorisent la croissance et la survie larvaires et limitent l'hétérogénéité de taille. De même, une forte intensité lumineuse, supérieure aux valeurs seuils minimales, permet d'améliorer les performances de capture de la larve et donc la survie et la croissance larvaire. Un pic de mortalité relatif au passage à l'exotrophie est cependant observé et des travaux complémentaires doivent être menés afin de limiter son intensité.

Plusieurs perspectives concernant l'amélioration des performances de l'élevage des larves sont envisageables et concernent l'influence directe des facteurs environnementaux sur l'alimentation. En effet, dans le cadre de ce travail, les expériences ont été menées à valeur constante de photopériode et d'intensité lumineuse. Il est possible qu'une photopériode avec pulsations, qui alterne phases d'alimentation (photophase) et phases de repos (scotophase), puisse améliorer la consommation alimentaires des proies vivantes par les larves. De même, une gestion dynamique de l'intensité lumineuse (variations progressives des valeurs d'illumination à l'allumage et à l'extinction) peut augmenter la dispersion des larves au sein des structures d'élevage, ce qui influence positivement la prise alimentaire et le développement larvaire (Rieger et Summerfelt 1997, 1998). Par ailleurs, il serait intéressant de croiser les facteurs environnementaux, photopériode et intensité lumineuse, dans le cadre d'expériences complémentaires ; on peut supposer que leur interaction influence également les performances alimentaires. Par ailleurs, nous n'avons pas envisagé le rôle du spectre lumineux dans les

performances d'élevage ; les expériences ont été conduites sous une lumière blanche, de spectre constant. Le choix d'un spectre lumineux plus adapté (vert ?) pourrait renforcer le contraste alimentaire des proies vivantes sur les parois et faciliter la détection donc la capture des proies par les larves. Dans le même ordre d'idée, les facteurs environnementaux interagissent avec l'environnement global d'élevage. L'importance de la couleur des parois sur la prise alimentaire et l'agressivité interindividuelle a déjà été démontrée chez le doré jaune (Corazza et Nickum 1981, Masterson et Carling 1986). Chez la perche, il serait pertinent de tester différentes couleurs de parois d'élevage, en situation de nourrissage avec des proies vivantes et en interaction avec les valeurs d'éclairement, de manière à compléter les résultats de Tamazouzt *et al.* (1999) obtenus avec un aliment artificiel. La forme physique des bassins (cylindro-conique) et la turbidité de l'eau modifient la répartition de l'intensité lumineuse au sein des structures d'élevage. L'augmentation de la turbidité de l'eau d'élevage, dans le cadre d'un élevage en eau verte (micro-algues), atténue les valeurs d'illumination et augmente la dispersion des larves (Naas *et al.* 1996). Le rôle d'une augmentation de la turbidité de l'eau dans la consommation alimentaire et l'inflation de la vessie gazeuse a été récemment décrit chez la larve de doré (Rieger et Summerfelt 1997) et pourrait être envisagé chez la perche. Peu d'études s'intéressent à la forme des bassins et à l'influence du taux de circulation de l'eau sur la qualité des larves et juvéniles produits (Hale et Carlson 1972, Moore *et al.* 1994 b, Ross et Watten 1998). Il serait souhaitable de préciser si la forme des bassins et le volume d'élevage affectent les performances d'élevage des larves de perche, en relation notamment avec l'atténuation du flux et du spectre lumineux. Enfin, les valeurs élevées de circulation de l'eau peuvent affecter la prise alimentaire des larves et leur développement (inflation de la vessie gazeuse).

Le choix de proies vivantes de plus petite taille (rotifères, autres souches de nauplii d'*Artemia* sp.) peut permettre d'améliorer la prise alimentaire des larves. Mais des travaux portant de manière spécifique sur l'alimentation, en terme de fréquence des repas, de ration alimentaire et de mode de distribution, sont nécessaires pour compléter le travail de Fiogbé (1996). L'interaction facteurs environnementaux * taux de rationnement doit être prise en compte. Il est possible que les résultats obtenus aient été différents pour une valeur plus faible de taux de rationnement. Dans ce cadre, il serait intéressant de déterminer également les vitesses de transit digestif chez la larve de perche en relation avec le taux de rationnement et la durée de la photopériode (Kolkovski *et al.* 1997 a, Filleul et Le Louarn 1998), afin de procéder à une distribution des proies vivantes en adéquation avec les besoins des larves.

Lors du sevrage, l'augmentation de la durée de la photopériode et / ou du nombre de repas influence la croissance initiale des post-larves en relation avec une acceptation plus rapide de l'aliment. La survie et la croissance des post-larves ne sont pas affectées ensuite par la durée de la photopériode. Par contre, en l'absence d'adéquation entre la faim du poisson et la disponibilité alimentaire, le cannibalisme augmente. Le rôle des alternances jour / nuit dans l'expression du cannibalisme est envisagé. L'allumage des éclairages agit comme synchroniseur de l'activité alimentaire et l'intensité du cannibalisme est proportionnelle à la faim du poisson, c'est-à-dire la durée de la phase obscure. Dans ce cadre, une augmentation progressive de l'intensité lumineuse lors de l'allumage des éclairages, pourrait atténuer l'impact de ce phénomène. En effet, l'intensité lumineuse joue un rôle important dans la transition alimentaire. Les résultats obtenus suggèrent qu'un faible éclairage augmente le contraste des particules alimentaires ainsi que la dispersion des larves ce qui facilite le sevrage. Les travaux futurs devront préciser le rôle des facteurs alimentaires lors du sevrage, notamment en terme de fréquence optimale et de mode de distribution, de taux de rationnement et de composition de l'aliment. Le rôle des facteurs environnementaux et de l'environnement global d'élevage doit être pris en compte pour réduire le stress des post-larves de perche. Dans ce cadre, le choix d'un éclairage immergé pourrait faciliter le sevrage des post-larves de perche (Malison et Held 1992, Siegwarth et Summerfelt 1992, Gulbrandsen *et al.* 1996). De même, des études complémentaires devront permettre l'optimisation de la forme ou de la couleur des bassins et du spectre lumineux, évoqués précédemment pour les larves.

D'excellents résultats ont été obtenus au cours de l'élevage des juvéniles de perche en situation de nourrissage à la demande, du point de vue de la survie, de l'efficacité alimentaire et de la croissance. La durée de la photopériode influence significativement la survie des juvéniles de perche. Par ailleurs, une photopériode courte s'accompagne d'une réduction de la durée d'alimentation, qui pénalise la prise alimentaire et la croissance des juvéniles de perche. Les valeurs d'intensité lumineuse testées n'ont pas permis de révéler d'effet significatif de ce facteur sur les performances d'élevage. Pour ce facteur, une expérience spécifique pourrait être envisagée afin de déterminer les valeurs seuils minimales pour l'alimentation des juvéniles de perche, à partir d'intensités lumineuses croissantes, en référence aux travaux de Ryer et Olla (1999).

Les comportements agressifs et le cannibalisme sont plus fréquents sous un éclairage continu. Par ailleurs, le comportement des juvéniles de perche au sein des structures d'élevage et lors de l'accès au nourrisseur à la demande révèle un stress. Les poissons se cachent à proximité immédiate du diffuseur et ne se dirigent vers la surface que pour s'alimenter. Il est probable que ce stress soit le résultat des faibles densités d'élevage auxquels les travaux ont été menés (Baras *et al.* 1998, Hossain *et al.* 1998, Jørgensen et Jobling 1993), puisque la perche est une espèce grégaire. L'élevage à densité plus élevée pourrait atténuer les effets densités dépendants. De même, la présence d'abris, une température d'élevage plus basse ou un spectre lumineux adapté pourraient être une solution pour réduire le stress dans les structures d'élevage (Britz et Pienaar 1993, Malison *et al.* 1997, Mélard *et al.* 1997, Hossain *et al.* 1998).

Sous une photopériode LO 18 : 6, les juvéniles de perche présentent un rythme d'alimentation, synchronisé par l'alternance nyctémérale. 50 à 80 % de la prise alimentaire a lieu durant la première demi-heure après l'allumage. Ce comportement d'alimentation correspond au comportement alimentaire de cette espèce en milieu naturel. La connaissance de ce profil d'alimentation peut être utile pour nourrir les perches en accord avec leur rythme biologique naturel. Néanmoins, la concentration de l'activité alimentaire permet l'expression des interactions sociales et notamment de la dominance des femelles, ce qui provoque une augmentation de la variabilité interindividuelle. Les travaux futurs sur les juvéniles de perche devront donc préciser :

- 1) les effets possibles du moment d'alimentation sur la croissance et la composition corporelle des juvéniles de perche (Sundararaj *et al.* 1982, Noeske et Spieler 1984, Boujard *et al.* 1995, Gélinau *et al.* 1998 a et b),
- 2) si la perche est capable de s'adapter à une utilisation du nourrisseur à la demande restreinte dans le temps, afin d'améliorer l'efficacité alimentaire sans augmenter l'hétérogénéité de croissance,
- 3) le rôle du niveau de récompense sur l'évolution de l'hétérogénéité de taille, et
- 4) l'origine de la dominance des femelles.

Nos travaux confirment par ailleurs que le cannibalisme et l'agressivité interindividuelle chez la perche affectent grandement les taux de survie. Ce sont les principales causes de mortalités à tous les stades de développement, même si leur intensité décroît avec le stade de développement.

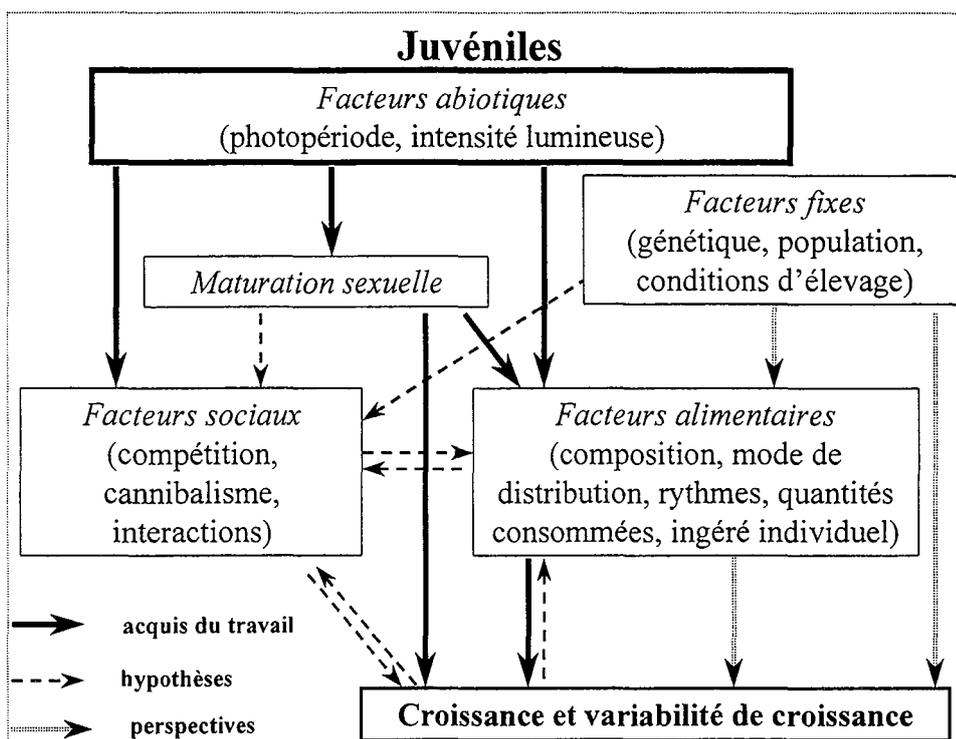
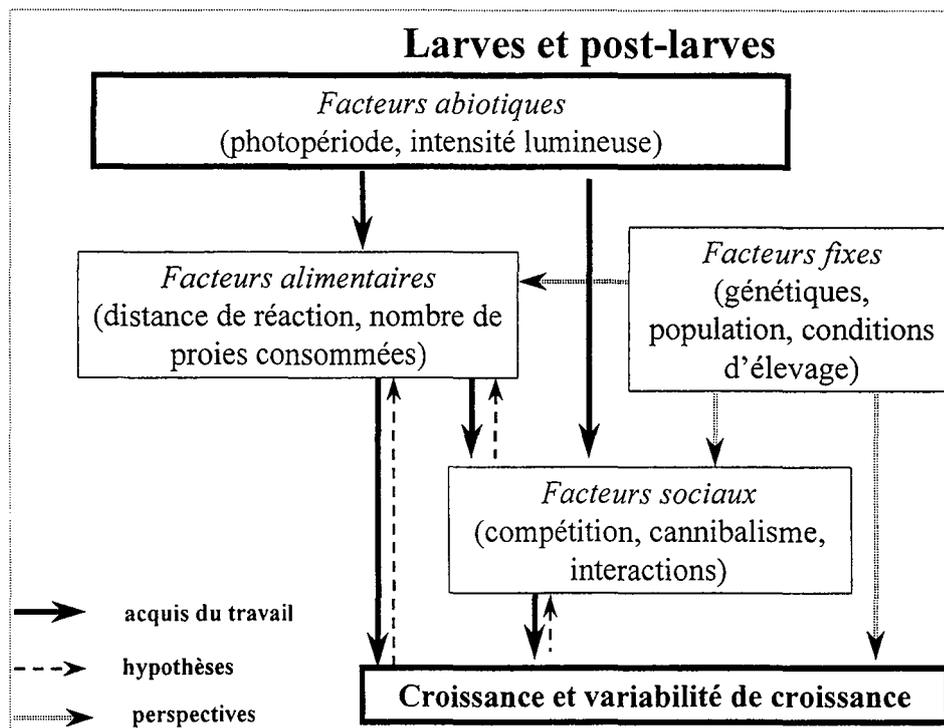


Figure 63. Influence des facteurs abiotiques (photopériode, intensité lumineuse) sur la croissance et la variabilité de croissance, en interaction avec les facteurs fixes, sociaux et alimentaires : bilan, hypothèses et perspectives.

L'hétérogénéité de croissance est le principal facteur responsable de l'émergence du cannibalisme, dont l'intensité dépend des facteurs alimentaires (quantité et qualité de l'aliment, présence de proies alternatives, adéquation entre faim du poisson et moment du nourrissage ...) mais aussi environnementaux (température) ou de population (effet de la densité d'élevage). Il a été démontré que les facteurs environnementaux influencent de manière significative l'hétérogénéité de taille et le cannibalisme. L'augmentation de la durée de la photopériode permet de limiter la variabilité de taille des larves et des post-larves. Le rôle des alternances jour / nuit dans le déclenchement des actes cannibales a été également envisagé.

En conclusion, l'étude réalisée montre donc que la gestion des facteurs environnementaux en relation avec les facteurs alimentaires influence significativement les performances de survie et de croissance au cours des élevages de larves, post-larves et juvéniles de perche. Elle permet en outre la limitation de l'hétérogénéité de taille. Cependant, l'hétérogénéité de taille dépend également d'autres facteurs, notamment individuels (Wang *et al.* 1998 a et b) et alimentaires (figure 63), dont la part doit être précisée. Les travaux futurs devront déterminer :

- le rôle d'éventuels effets de la souche (Valente *et al.* 1998) ; la sélection de souches performantes s'accompagne en effet d'une augmentation de l'agressivité (Ruzzante 1994), qu'il est nécessaire de limiter. La sélection de souches lacustres (lacs Léman ou d'Annecy) par opposition à des souches issues de système de production semi-intensif de type polyculture d'étangs peut permettre de limiter l'agressivité interindividuelle. Les travaux menés chez une autre espèce grégaire, l'omble chevalier, peuvent servir de référence (Olsen et Karlsson 1991, Damsgard *et al.* 1999).
- le rôle du sexe dans la compétition alimentaire et la croissance des individus (population monosexue femelle, individus triploïdes ; Malison *et al.* 1986, 1993, 1998),
- le rôle des facteurs alimentaires sur la qualité des perches produites (Twibell et Brown 1997), et
- le rôle des facteurs de population, notamment la densité d'élevage, et la forme des bassins.

6 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Abbott J.C., Dunbrack R.L., Orr C.D., 1985. The interaction of size and experience in dominance relationships of juveniles Steelhead trout *Salmo gairdneri*. *Behav.*, **92**, 241-253.
2. Adams C.E., Murray K.R., Huntingford F.A., 1992.- The periodicity of primary increment formation in the otoliths of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Biol.*, **41**, 515-520.
3. Adams C.E., Thorpe J.E., 1989 a.- Photoperiod and temperature influences on growth in juvenile Atlantic salmon. In : De Paw N., Jaspers E., Ackefors H., Wilkins N. (Eds.). *Aquaculture : a biotechnology in progress. Measures for Success, Eur. Aquacult. Soc.*, Bredene, Belgique, 797-799.
4. Adams C.E., Thorpe J.E., 1989 b.- Photoperiod and temperature effects on early development and reproductive investment in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, **79**, 403-409.
5. Adron J.W., Grant P.T., Cowey C.B., 1973.- A system for the quantitative study of the learning capacity of rainbow trout and its application to the study of food preferences and behaviour. *J. Fish Biol.*, **5**, 625-636.
6. Aksnes D.L., Giske J., 1993.- A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecol. model.*, **67**, 233-250.
7. Alabaster J.S., Robertson K.G., 1961.- The effect of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.), bream (*Abramis brama* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.). *Anim. Behav.*, **9**, 187-192.
8. Alanära A., 1992 a.- Demand feeding as a self-regulating feeding system for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in net pens. *Aquaculture*, **108**, 347-356.
9. Alanära A., 1992 b.- The effect of time-restricted demand feeding on feeding activity, growth and feed conversion in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, **108**, 357-368.
10. Alanära A., 1994.- The effect of temperature, dietary energy content and reward level on the demand feeding activity of rainbow trout. *Aquaculture*, **126**, 349-359.
11. Alanära A., Brännas E., 1996.- Dominance in demand-feeding behaviour in Arctic charr and rainbow trout : the effect of stocking density. *J. Fish Biol.*, **48**, 242-254.

12. Alanärä A., Kiessling A., 1996.- Changes in demand feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., caused by differences in dietary energy content and reward level. *Aquacult. Res.*, **27**, 479-486.
13. Ali M.A., 1959.- The ocular structure, retinomotor and photo-behavioral responses of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.*, **37**, 965-996.
14. Ali M.A., 1971.- Les réponses rétino-motrices : caractères et mécanismes. *Vision Res.*, **11**, 1225-1288.
15. Ali M.A., Anctil M., 1968.- Corrélation entre la structure rétinienne et l'habitat chez *Stizostedion vitreum vitreum* et *Stizostedion canadense*. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **25**, 2001-2003.
16. Ali M.A., Ryder R.A., Anctil M., 1977.- Photoreceptors and visual pigments as related to behavioral responses and preferred habitats of Perches (*Perca spp.*) and Pikeperches (*Stizostedion spp.*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34** (10), 1475-1480.
17. Anthony P.D., 1981.- Visual contrast thresholds in the cod *Gadus morhua* L. *J. Fish. Biol.*, **19**, 87-103.
18. Anthouard M., Desportes C., Kentouri M., Divanach P., Paris J., 1986.- Etude des modèles comportementaux manifestés au levier par *Dicentrarchus labrax*, *Diplodus sargus*, *Puntazzo puntazzo*, *Sparus aurata*, et *Lithognatus mormyrus* (Poissons Téléostéens), placés dans une situation de nourrissage auto-contrôlé. *Biol. Behav.*, **11**, 97-110.
19. Anthouard M., Fontaine P., 1998.- L'auto-alimentation chez la perche (*Perca fluviatilis*) : adaptation à cette modalité de nourrissage, mise en évidence du rythme nyctéméral de la prise alimentaire. *Ichthyophysiol. acta*, **21**, 1-13.
20. Anthouard M., Kentouri M., Divanach P., 1993.- An analysis of feeding activities of sea-bass (*Dicentrarchus labrax*, Moronidae), raised under different lighting conditions. *Ichthyophysiol. acta*, **16**, 59-73.
21. Anthouard M., Kentouri M., Divanach P., 1994.- Les réponses à la présentation de différentes tailles de nourriture obtenues chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) nouvellement soumis à un nourrissage auto-contrôle, au cours de la période automnale. *Ichthyophysiol. acta*, **17**, 41-62.
22. Anthouard M., Pionnier E., Kirsch R., 1987.- Behavioral adaptation of *Silurus glanis* (Pisces, Cypriniformes, Siluridae) in an instrumental conditioning situation. *Bull. S.F.E.C.A.*, **2** (1), 72-75.

23. Anthouard M., Rosenstiehl R., 1992.- La prise d'informations comportementales, en temps réel : utilisation de la transmission de signaux H.F., à courte distance (démonstration sur Apple - Macintosh). *Bull. S.F.E.C.A.*, **7**, 5-8.
24. Anthouard M., Wolf V., 1988.- A computerized surveillance method based on self-feeding measures in fish populations. *Aquaculture*, **71**, 151-158.
25. Armstrong S., 1980.- A chronometric approach to the study of feeding behaviour. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **4**, 27-53.
26. Aschoff J., 1989.- Temporal orientation : circadian clocks in animals and humans. *Anim. Behav.*, **37**, 881-886.
27. Awaiss A., Kestemont P., Micha J.C., 1992.- Nutritional suitability of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas for rearing freshwater fish larvae. *J. Appl. Ichtyol.*, **8**, 263-270.
28. Azzaydi M., Madrid J.A., Zamora S., Sanchez-Vasquez F.J., Martinez F.J., 1998.- Effect of three feeding strategies (automatic, *ad libitum* demand-feeding and time-restricted demand-feeding) on feeding rhythms and growth in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, **163**, 285-296.
29. Azzaydi M., Martinez F.J., Zamora S., Sanchez-Vasquez F.J., Madrid J.A., 1999.- Effect of meal size modulation on growth performance and feeding rhythms in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.). *Aquaculture*, **170**, 253-266.
30. Baardvik B.M., Jobling M., 1990.- Effect of size-sorting on biomass gain and individual growth rates in Arctic charr *Salvelinus alpinus* L. *Aquaculture*, **90**, 11-16.
31. Barahona-Fernandes M.H., 1979.- Some effects of light intensity and photoperiod on the sea-bass larvae (*Dicentrarchus labrax* L.) reared at the centre océanologique de Bretagne. *Aquaculture*, **17**, 311-321.
32. Baras E., 1998.- Bases biologiques du cannibalisme chez les poissons. *Cah. Ethol.*, **18** (1), 53-98.
33. Baras E., 1999.- Functional implications of early sexual growth dimorphism in vundu (*Heterobranchus longifilis*). *J. Fish Biol.*, **54**, 119-124.
34. Baras E., 1999.- Sibling cannibalism among juvenile vundu under controlled conditions. I. Cannibalistic behaviour, prey selection and prey size selectivity. *J. Fish Biol.*, **54**, 82-105.
35. Baras E., Tissier F., Philippart J.C., Mélard C., 1999.- Sibling cannibalism among juvenile vundu under controlled conditions. II. Effect of body weight and environmental

- variables on the periodicity and intensity of type II cannibalism. *J. Fish Biol.*, **54**, 106-118.
36. Baras E., Tissier F., Westerloppe L., Mélard C., Philippart J.C, 1998.- Feeding in darkness alleviates density-dependent growth of juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Clariidae). *Aquat. Living Resour.*, **11** (5), 335-340.
 37. Barlow C.G., Pearce M.G., Rodgers L.J., Clayton P., 1995.- Effects of photoperiod on growth, survival and feeding periodicity of larval and juvenile barramundi *Lates calcarifer* (Bloch). *Aquaculture*, **138**, 159-168.
 38. Baranabé G., 1975.- La genèse des activités locomotrices et trophiques chez la larve du loup, *Dicentrarchus labrax*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **280 D**, 755-757.
 39. Barrows F.T., Lellis W.A., Nickum J.G., 1988.- Intensive culture of larval walleyes with dry or formulated feed : note on swim bladder inflation. *Prog Fish-Cult.*, **50**, 160-166.
 40. Barrows F.T., Zitzow R.E., Kindschi G.A., 1993.- Effects of surface water spray, diet and phase feeding on swim bladder inflation, survival, and cost of production of intensively reared larval walleyes. *Prog Fish-Cult.*, **55**, 224-228.
 41. Battaglione S.C., Mc Bride S., Talbot R.B., 1994.- Swimbladder inflation in larvae of cultured sand whiting, *Sillago ciliata*, Cuvier (Sillaginidae). *Aquaculture*, **128**, 177-192.
 42. Batty R.S., Hoyt R.D., 1995.- The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice. *J. Fish Biol.*, **47**, 931-939.
 43. Bégout-Anras M.L., 1995.- Demand-feeding behaviour of sea bass kept in ponds : diel and seasonal patterns, and influences of environmental factors. *Aquacult. Int.*, **3**, 186-195.
 44. Bein R., Ribí G., 1994.- Effects of larval density and salinity on the development of perch larvae (*Perca fluviatilis* L.). *Aquat. Sci.*, **56** (2), 97-105.
 45. Berg A., Hansen T., Stefansson S., 1992.- First feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar*) under different photoperiods. *J. Appl. Ichtyol.*, **8**, 251-256.
 46. Bergot P., Charlon N., Durante H., 1986.- The effect of compound diets feeding on growth and survival of coregonid larvae. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **22**, 265-272.
 47. Blaxter J.H.S., 1965.- The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. *Atlas California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, **10**, 79-88.
 48. Blaxter J.H.S., 1968 a.- Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae. *J. Exp. Biol.*, **48**, 39-53.

49. Blaxter J.H.S., 1968 b.- Light intensity, vision and feeding in young plaice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2**, 293-307.
50. Blaxter J.H.S., 1969.- Visual thresholds and spectral sensitivity of flatfish larvae. *J. Exp. Biol.*, **51**, 221-230.
51. Blaxter J.H.S., 1986.- Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. In : Hubbs C. (Ed.). Special section, Ninth Larval Fish Conference, University of Texas' s Marine Science Institute, Texas, U.S.A. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**, 98-114.
52. Blaxter J.H.S., 1992.- The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.*, **42** (2-3), 336-357.
53. Blaxter J.H.S., Staines M., 1970.- Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **50**, 449-460.
54. Boehlert G.H., 1981.- The effects of photoperiod and temperatures on laboratory growth of juveniles *Sebastes diploproa* and a comparison with growth in the field. *Fish Bull.*, **79**, 789-794.
55. Boehlert G.H., Morgan J.B., 1985.- Turbidity enhances feeding abilities of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*. *Hydrobiol.*, **123**, 161-170.
56. Bœuf G., Le Bail P.-Y., 1999.- Does light have an influence on fish growth ? *Aquaculture*, **177**, 129-152.
57. Bolla S., Holmefjord I., 1988.- Effect of temperature and light on development of atlantic halibut larvae. *Aquaculture*, **74**, 355-358.
58. Bone Q., Marshall N.B., Blaxter J.H.S., 1995.- Biology of Fishes. *Chapman and Hall*, 2nd Edition, 332 p.
59. Boujard T., 1987.- Mise en évidence de deux groupes d'individus aux caractéristiques de croissance et de comportement distinctes au sein d'une population de perches (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1785; Pisces, Perciformes) dans un étang de Bretagne (France). *Acta Oecologia.*, **8** (3), 179-189.
60. Boujard T., 1995.- Diel rhythms of feeding activity in the European catfish, *Silurus glanis*. *Physiol. Behav.*, **58** (4), 641-645.
61. Boujard T., 1999.- Les rythmes circadiens d'alimentation chez les téléostéens. *Cybium*, **23** (1) suppl., 88-112.

62. Boujard T., Gélineau A., Corraze G., 1995.- Time of a single daily meal influences growth performance in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquacult. Res.*, **26**, 341-349.
63. Boujard T., Jourdan M., Kentouri M., Divanach P., 1996.- Diel feeding activity and the effect of time-restricted self-feeding on growth and feed conversion in European sea bass. *Aquaculture*, **139**, 117-127.
64. Boujard T., Leatherland J.F., 1992.- Demand-feeding behavior and diel pattern of feeding activity in *Oncorhynchus mykiss* held under different photoperiod regimes. *J. Fish Biology*, **40**, 535-544.
65. Boujard T., Luquet P., 1996.- Rythmes alimentaires et d'alimentation chez les Siluroidei. *Aquat. Living Resour.*, **9** (H.S.), 113-120.
66. Boujard T., Moreau Y., Luquet P., 1992.- Diel cycles in *Hoplosternum littorale* (Teleostei) : entrainment of feeding activity by low intensity colored light. *Env. Biol. Fish.*, **35**, 301-309.
67. Bowmaker J.K., 1990.- Visual pigments of fishes. In: Douglas R.H., Djamgoz M.B.A. (Eds). The visual system of fish. *Chapman and Hall*, London, 81-107.
68. Brabrand A., 1995.- Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch (*Perca fluviatilis*). *Ecol. Freshwater Fish*, **4**, 70-76.
69. Braid M.R., 1981.- Incidence of cannibalism among stripped bass fry in an intensive culture system. *Prog. Fish-Cult.*, **43**, 210-211.
70. Brännäs E., 1987.- Influence of photoperiod and temperature on hatching and emergence of Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.*, **65**, 1503-1508.
71. Breitburg D.L., 1988.- Effect of turbidity on prey consumption by striped bass larvae. *Trans. Am. Fish Soc.*, **117**, 72-77.
72. Bristow B.T., Summerfelt R.C., 1994.- Performance of larval walleye cultured intensively in clear and turbid water. *J. World Aquacult. Soc.*, **25** (3), 454-464.
73. Bristow B.T., Summerfelt R.C., Clayton R.D., 1996.- Comparative performance of intensively cultured larval walleye in clear, turbid and coloured water. *Prog. Fish-Cult.*, **58**, 1-10.
74. Britz P.J., Pienaar A.G., 1992.- Laboratory experiments on the effect of light and cover on the behavior and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces : Clariidae). *J. Zool. Lond.*, **227**, 43-62.

75. Bromley P.J., Howell B.R., 1983.- Factors influencing the survival and growth of turbot larvae, *Scophthalmus maximus* L., during the change from live to compound feeds. *Aquaculture*, **31**, 31-40.
76. Browman H.I., Gordon W.C., Evans B.I., O'Brien W.J., 1990.- Correlation between histological and behavioral measure of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the white Crappie (*Poxomis annularis*). *Brain Behav.Evol.*, **35**, 88-97.
77. Brown M.E., 1946.- The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). II. The growth of two year old trout at a constant temperature of 11,5°C. *J. Exp. Biol.*, **22**, 130-144.
78. Bryant P.L., Matty A.J., 1980.- Optimization of Artemia feeding rate for carp larvae (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*, **21**, 203-212.
79. Buijse A.D., Schaap L.A., Bult T.P., 1991.- Influence of water clarity on the catchability of six freshwater fish species in bottom trawls. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 885-893.
80. Burel C., Person-Le Ruyet J., Gaumet F., Le Roux A., Sévère A., Boeuf G., 1996.- Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *J. Fish Biol.*, **49**, 678-692.
81. Burel C., Robin J., Boujard T., 1997.- Can turbot, *Psetta maxima*, be fed with self-feeders ? *Aquat. Living Resour.*, **10**, 381-384.
82. Cameron N.E., 1982.- The photopic spectral sensitivity of a dichromatic teleost fish (*Perca fluviatilis*). *Vision Res.*, **22**, 1341-1348.
83. Carrillo M., Zanuy S., Herrera E., 1982.- Growth and diurnal variations in metabolic parameters in the starved bass *Dicentrarchus labrax*, after experimental feeding. *Comp. Biochem. Physiol.*, **72A** (1), 11-16.
84. Cerri R.D., 1983.- The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish : factors that influence prey risk. *Anim. Behav.*, **31**, 736-742.
85. Chapman D.C., Hubert W.A., Jackson U.T., 1988.- Influence of access to air and of salinity on gas bladder inflation in striped bass [*Morone saxatilis*]. *Prog. Fish-Cult.*, **50**, 23-27.
86. Chatain B., 1986.- La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*. I. Aspects morphologiques du développement. *Aquaculture*, **53**, 303-311.
87. Chatain B., Ounaïs-Guschemann N., 1990.- Improved rate of initial swimbladder inflation in intensively reared *Sparus auratus*. *Aquaculture*, **84**, 343-353.
88. Chatain B., Ounaïs-Guschemann N., 1991.- The relationships between light and larvae of *Sparus aurata*. In : Lavens P., Sorgeloos P., Jaspers E., Ollevier F. (Eds). Fish and

- Larviculture Symposium, Ghent (Belgium), *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **15**, 310-313.
89. Chesney E.J., 1989.- Estimating the food requirements of stripped bass larvae *Morone saxatilis* : effects of light, turbidity and turbulence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53**, 191-200.
 90. Cho C.Y., Hynes J.D., Wood K.R., Yoshida H.K., 1994.- Development of high-nutrient-dense, low pollution diets and prediction of aquaculture wastes using biological approaches. *Aquaculture*, **124**, 293-305.
 91. Chodorowski A., 1975.- Formation de populations bimodales chez les alevins de carnassiers. *Verhandlungen Int. Vereinigung Theor. Angewandete Limnol.*, **19**, 2546-2555.
 92. Clarke W.C., Shelbourn J.E., Brett J.R., 1981.- Effect of artificial photoperiod cycles, temperature and salinity on growth and smolting in underyearling coho (*Oncorhynchus kisutch*), chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and sockeye (*Oncorhynchus nerka*) salmon. *Aquaculture*, **22**, 105-116.
 93. Clarke W.C., Shelbourn J.E., Ogasawara T., Hirano T., 1989.- Effect of initial daylength on growth, seawater adaptability and plasma growth hormone levels in underyearling coho, chinook, and chum salmon. *Aquaculture*, **82**, 51-62.
 94. Colesante R.T., Youmans N.B., Ziolkoski B., 1986.- Intensive culture of walleye fry with live food and formulated diets. *Prog Fish-Cult.*, **48**, 33-37.
 95. Collette B., Ali M.A., Hokanson K.E.F., Nagiec M., Smirnov S.A., Thorpe J.E., Weatherley A.H., Willemsen J., 1977.- Biology of the Percids. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34** (10), 1890-1899.
 96. Connaughton V.P., Epifanio C.E., Thomas R., 1994.- Effects of varying irradiance on feeding in larval weakfish (*Cynoscion regalis*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **180**, 151-163.
 97. Contor C.R., Griffith J.S., 1995.- Nocturnal emergence of juvenile rainbow trout from winter concealment relative to light intensity. *Hydrobiol.*, **299**, 179-183.
 98. Cook R.F., Eales J.G., 1987.- Effects of feeding photocycle and diel changes in plasma thyroïd hormone levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Exp. Zool.*, **242**, 161-169.
 99. Corazza L., Nickum J.G., 1981.- Positive phototaxis during initial feeding stages of walleye larvae. In : Lasker R., Sherman K. (Eds.), 1981. The early life history of fish : recent studies. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **178**, 492-494.

100. Cornélissen G., Portela A., Halberg F., Bolliet V., Falcon J., 1995.- Toward a chronome of superfused pike pineals : about weekly (circaseptan) modulation of circadian melatonin release. *In vivo*, **9**, 323-330.
101. Coves D., Gasset E., Lemarié G., Dutto G., 1998.- A simple way of avoiding feed wastage in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, under self-feeding conditions. *Aquat. Living Resour.*, **11** (6), 395-401.
102. Craig J.F., 1977.- Seasonal changes in the day and night activity of adult perch, *Perca fluviatilis* L. *J.Fish Biol.*, **11**, 161-166.
103. Craig J.F., 1987.- The biology of perch and related fish. *Timber Press*, Portland, Oregon, USA, 333 p.
104. Cuff W.R., 1977.- Initiation and control of cannibalism in larval walleyes. *Prog. Fish Cult.*, **39**, 29-32.
105. Cuff W.R., 1980.- Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Can. J. Zool.*, **58**, 1504-1507.
106. Dabrowski K., 1982 a.- The influence of light intensity on feeding of fish larvae and fry. I. *Coregonus pollan* (Thompson) and *Esox lucius* (L.). *Zool. Jb. Physiol.*, **86**, 341-351.
107. Dabrowski K., 1982 b.- The influence of light intensity on feeding of fish larvae and fry. II. *Rutilus rutilus* L. and *Perca fluviatilis* L. *Zool. Jb. Physiol.*, **86**, 353-360.
108. Dabrowski K., Culver D.A., Brooks C.L., Voss A.C., Binkowski F.P., Yeo S.E., Balogun A.M., 1993.- In: Kaushik S.J., Luquet P. (Eds.). Fish nutrition in practice – 4th Symposium in Fish Nutrition and Feeding, INRA, 531-539.
109. Dabrowski K.R., Jewson D.H., 1984.- The influence of light environment on depth of visual feeding by larvae and fry of *Coregonus pollan* (Thompson) in lough Neagh. *J. Fish Biol.*, **25**, 173-181.
110. Damsgard B., Arnesen A.M., Jobling M., 1999.- Seasonal patterns of feed intake and growth of Hammerfest and Svalbard Arctic charr maturing at different ages. *Aquaculture*, **171**, 149-160.
111. Davis R.E., Bardach J.E., 1965.- Time co-ordinated prefeeding activity in fish. *Anim. Behav.*, **13**, 154-162.
112. De Angelis D.L., Cox D.K., Coutant C.C., 1979.- Cannibalism and size dispersal in young of the year largemouth bass : experiments and model. *Ecol. model.*, **8**, 133-148.
113. Dearry A., Barlow R.B., 1987.- Circadian rhythms in the green sunfish retina. *J. Gen. Physiol.*, **89**, 745-770.

114. Delahunty G., Schreck C.B., De Vlaming V.L., 1980- Effects of photoperiod on plasma corticoid levels in the goldfish *Carassius auratus* – Role of the pineal. *Comp. Biochem. Physiol.*, **65A**, 355-358.
115. Dendrinou P., Dewan S., Thorpe J.P., 1984.- Improvement in the feeding efficiency of larval, post-larval and juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) by the use of staining to improve the visibility of *Artemia* used as food. *Aquaculture*, **38**, 137-144.
116. Denson M.R., Smith T.I.J., 1996.- Larval rearing and weaning for white bass *Morone chrysops*. *J. World Aquacult. Soc.*, **27** (2), 194-201.
117. Denson M.R., Smith T.I.J., 1997.- Diet and light intensity effects on survival, growth and pigmentation of southern Flounder *Paralichthys lithostigma*. *J. World Aquacult. Soc.*, **28** (4), 366-373.
118. Desmoulins T., 1999.- Amélioration des techniques de production de juvéniles de perche élevés à haute densité en monoculture d'étangs. Mémoire de D.I.T., Laboratoire des Sciences Animales, Nancy, France, 53 p.
119. De Vlaming V.L., 1972.- Environmental control of teleost reproductive cycles ; a brief review. *J. Fish Biol.*, **4**, 131-140.
120. Diehl S., 1988.- Foraging efficiency of three freshwater fishes : effects of structural complexity and light. *Oikos*, **53**, 207-214.
121. Disler N.N., Smirnov S.A., 1977.- Sensory organs of the lateral-line canal system in two percids and their importance in behavior. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 1492-1503.
122. Divanach P., Kentouri M., Papandroulakis M., 1992.- Marine fish larvae by intensive method : state of the art and food safety. *Symp. Aquat. Biotech. Food Safety*, Bergen, 11p.
123. Dodt E., 1963.- Photosensitivity of the pineal organ in the teleost *Salmo irideus* (Gibbons). *Experientia*, **19**, 642-643.
124. Doroshev S.I., Cornacchia J.W., Hogan K., 1981.- Initial swim bladder inflation in the larvae of physoclistous fishes and its importance for larval culture. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **178**, 495-500.
125. Dowd C.E., Houde E.D., 1980.- Combined effects of prey concentration and photoperiod on survival and growth of larval sea bream, *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, 181-185.
126. Duray M., Kohno H., 1988. Effects of continuous lighting on growth and survival of first-feeding larval rabbitfish, *Siganus guttatus*. *Aquaculture*, **72**, 73-79.

127. Duston J., Bromage N., 1986.- Photoperiodic mechanisms and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. *Fish Physiol. Biochem.*, **2** (1-4), 35-51.
128. Egloff M., 1996.- Failure of swimbladder inflation of perch, *Perca fluviatilis* L., found in natural populations. *Aquat. Sci.*, **58** (1), 15-23.
129. Egloff M., Bianchera S., Ribi G., 1994.- Temperature and depth at hatch enhance probability of initial inflation of the swim bladder in physoclistous perch (*Perca fluviatilis* L.) larvae. In : Vogel P., Cherix D., Nect C. (Eds). Un siècle de zoologie : histoires et perspectives. Zoologie'94. *Soc. Suisse Zool.*, Université de Lausanne, Suisse, 3-4.
130. Eisler R., 1957. The influence of light on early growth of chinook salmon. *Growth*, **21**, 197-202.
131. Ekström P., Meissl H., 1997.- The pineal organ of teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **7**, 199-284.
132. Eldridge M.B., Whipple J.A., Bowers M.J., 1982.- Bioenergetics and growth of stripped bass, *Morone saxatilis*, embryos and larvae. *Fish. Bull.*, **80** (3), 461-474.
133. Eldridge M.B., Whipple J.A., Eng D., Bowers M.J., Jarvis B.M., 1981.- Effects of food and feeding factors on laboratory reared stripped bass larvae. *Trans. Am. Fish Soc.*, **110**, 111-120.
134. Engström K., Ahlbert I.B., 1963.- Cone type and cone arrangements in the retina of some flat fishes. *Acta Zool.*, **44**, 119-129.
135. Eriksson L.O., Van Veen T., 1979.- Circadian rhythms in the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus* (Teleostei). Evidence for an endogenous rhythm in feeding, locomotor, and reaction time behaviour. *Can. J. Zool.*, **58**, 1899-1907.
136. Falcon J., Guerlotté J., Voisin P., Colin J.P.H., 1987.- Rhythmic melatonin biosynthesis in a photoreceptive pineal organ: a study in the pike. *Neuroendocrinology*, **45**, 479-486.
137. Fast A.W., Qin T., Szyper J.P., 1997.- A new method for assessing fish feeding rhythms using demand feeders and automated data acquisition. *Aquacult. Eng.*, **16**, 213-220.
138. Fedorova G.V., Drozzhina K.S., 1982.- Daily feeding rhythm of pike-perch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, from Lake Ladoga. *J. Ichtyol.*, **22**, 52-60.
139. Fermin A.C., Seronay G.A., 1997.- Effects of different illumination levels on zooplankton abundance, feeding periodicity, growth and survival of the Asian sea bass, *Lates calcarifer* (Bloch), fry in illuminated floating nursery cages. *Aquaculture*, **157**, 227-237.

140. Filleul A., Le Louarn H., 1998.- Rythme alimentaire et vidange stomacale chez le brochet (*Esox lucius* L.) au cours des changements de régime alimentaire de la première année de croissance. *Ann. Limnol.*, **34** (1), 107-116.
141. Fiogbé E.D., 1996.- Contribution à l'étude des besoins nutritionnels chez les larves et juvéniles de la perche fluviatile (*Perca fluviatilis* L.). Thèse de doctorat. Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix. Namur (Belgique), 334 p.
142. Fiogbé E.D., Kestemont P., Mélard C., Micha J.C., 1996.- The effects of dietary crude protein on growth of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Aquaculture*, **144**, 239-249.
143. Fiogbé E.D., Kestemont P., Micha J.C., Mélard C., 1994.- Some physiological and biochemical characteristics of perch (*Perca fluviatilis*) development in a fertilized pond. In: Muir J., Sevilla F., (Eds.). Measures for success (abstracts), Oostende (Belgique), *Eur. Aquacult. Soc.*, Spec. Publ., **21**, 150-151.
144. Fiogbé E.D., Kestemont P., Micha J.C., Mélard C., 1995.- Comparative growth of *Perca fluviatilis* larvae fed with enriched and standard *Artemia metanauplii* (instar II), frozen *Artemia* nauplii and dry food. In : Lavens P., Jaspers E.,; Roelants I. (Eds.). Larvi'95 – Fish and shellfish larviculture symposium, Gand (Belgique), *Eur. Aquacult. Soc.*, **24**, 166-169.
145. Flamarique I.N., Hawryshyn C.W., 1996.- Retinal development and visual sensitivity of young pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Exp. Biol.*, **199**, 869-882.
146. Fletcher D.A., Wootton R.J., 1995.- A hierarchical response to differences in ration size in the reproductive performance of female three spined sticklebacks. *J. Fish Biol.*, **46**, 657-668.
147. Folkvord A., Otterå H., 1993.- Effects of initial size distribution, daylength, and feeding frequency on growth, survival, and cannibalism in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture*, **114**, 243-260.
148. Fontaine P., Anthouard M., Gardeur J.N., Terver D., 1997 a.- Effect of feeding method on growth and feeding behaviour of Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. reared at low densities in a water recirculating system. In : Creswell L., Harache Y., (Eds). 2nd International Workshop on Aquaculture of Percid Fish. Les Trois Ilets, Martinique, *Eur. Aquacult. Soc.*, 331-332.

149. Fontaine P., Gardeur J.N., Kestemont P., Georges A., 1997 b.- Influence of feeding level on growth, intraspecific weight variability and sexual growth dimorphism of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) reared in a recirculation system. *Aquaculture*, **157**, 1-9.
150. Fontaine P., Tamazouzt L., Capdeville B. 1996 a.- Growth of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) reared in floating cages and in water recirculated system : first results. *J. Appl. Ichthyol.* **12**, 181-184.
151. Fontaine P., Terver D., Georges A., 1996 b.- Application of aquariological techniques to an intensive fish-rearing process using recycled, warmed water for the production of rainbow trout fry, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquacult. Eng.*, **15** (6), 485-498.
152. Fontaine P., Vlavourou R., Tamazouzt L., Terver D., Masson G., 1994.- Elevage de perches sevrées en eau recyclée : résultats préliminaires. *Cah. Eth. Appl.*, **13**, 411-420.
153. Fraser N.H.C., Heggenes J., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., 1995.- Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Can. J. Zool.*, **73**, 446-451.
154. Fraser N.H.C., Metcalfe N.B., 1997.- The costs of becoming nocturnal : feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Funct. Ecol.*, **11**, 385-391.
155. Fraser N.H.C., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., 1993.- Temperature switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **252**, 135-139.
156. Fuchs J., 1978. Influence de la photopériode sur la croissance et la survie de larve et du juvénile de sole (*Solea solea*) en élevage. *Aquaculture*, **15**, 63-74.
157. Furnass T.I., 1979.- Laboratory experiments on prey selection by perch fry (*Perca fluviatilis*). *Freshwater Biol.*, **9**, 33-43.
158. Gagnon J.L., Quemener L., 1992.- Influence of early thermic and photoperiodic control on growth and smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquat. Living Resour.*, **5**, 185-195.
159. Gélineau A., Corraze G., Boujard T., 1998 a.- Effects of restricted ration, time-restricted access and reward level on voluntary food intake, growth and growth heterogeneity of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed on demand with self-feeders. *Aquaculture*, **167**, 247-258.
160. Gélineau A., Médale F., Boujard T., 1998 b.- Effect of feeding time on postprandial nitrogen excretion and energy expenditure in rainbow trout. *J. Fish Biol.*, **52**, 655-664.

161. Gillet C., S. Jourdan et P. Laurent, 1998.- Suivi de la croissance des ombles chevaliers dans les sites d'élevage en zone de moyenne montagne en région Rhône-Alpes. Amélioration des méthodes de production de poissons portion et de gestion du cheptel de géniteurs. *Rapp. Institut de Limnologie*, **IL 149-98**, 40 p.
162. Ginetz R.M., Larkin P.A., 1973.- Choice of colors of food items by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish Res. Bd. Can.*, **30**, 229-234.
163. Girin M., 1975.- La ration alimentaire dans l'élevage larvaire du bar *Dicentrarchus labrax* L. *Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol.*, Ostende, Belgium, **1**, 171-188.
164. Gisbert E., Williot P., 1997.- Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production. *Aquaculture*, **156**, 63-76.
165. Gisbert E., Williot P., 1997.- Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production. *Aquaculture*, **156**, 63-76.
166. Gliwicz Z.M., Jachner A., 1992.- Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present ? *Arch. Hydrobiol.*, **124** (4), 385-410.
167. Goldan O., Popper D., Kolkovski S., Karplus I., 1998.- Management of size variation in juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*). II. Dry food type and live / dry food ratio. *Aquaculture*, **165**, 313-320.
168. Goubier V., 1990.- Reproduction et élevage larvaire de la perche (*Perca fluviatilis*). *Aqua- rev.*, **31**, 13-18.
169. Grant S.M., Kott E., 1999.- Variation in field estimates of daily ration in young yellow perch. *J. Fish Biol.*, **54**, 396-403.
170. Greçay P.A., Targett T.E., 1996.- Effects of turbidity, light level and prey concentration on feeding of juvenile weakfish *Cynoscion regalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **131**, 11-16.
171. Greenwood M.F.D., Metcalfe N.B., 1998.- Minnows become nocturnal at low temperatures. *J. Fish Biol.*, **53**, 25-32.
172. Grignard J.C., Mélard C., Kestemont P., 1996.- A preliminary study of parasites and diseases of perch in an intensive culture system. *J. Appl. Ichtyol.*, **12**, 195-199.
173. Gross W.L., Roelofs E.W., Fromm P.O., 1965.- Influence of photoperiod on growth of green sunfish *Lepomis cyanellus*. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **22** (6), 79-86.
174. Grove D.J., Loizides L.G., Nott J., 1978.- Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, **5**, 507-516.

175. Gulbrandsen I., Lein I., Holmefjord I., 1996.- Effects of light administration and algae on first feeding of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquacult. Res.*, **27**, 101-106.
176. Gulbrandsen J., 1991. Effect of light intensity on feeding success of atlantic halibut larvae. In : Lavens P., Sorgeloos P., Jaspers E., Ollevier F. (Eds). Fish and Larviculture Symposium, Ghent (Belgium), *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **15**, 336-338.
177. Guma'a S.A., 1982.- Retinal development and retinomotor responses in Perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.*, **20**, 611-618.
178. Gutierrez J., Carrillo M., Zanuy S., Planas J., 1984.- Daily rhythms of insulin and glucose levels in the plasma of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, after experimental feeding. *Gen. Comp. Endocrin.*, **55**, 393-397.
179. Hafeez M.A., Wagner H.H., Quay W.B., 1978.- Mediation of light-induced changes in pineal receptor and supporting cell nuclei and nucleoli in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Photochem. Photobiol.*, **28**, 213-218.
180. Hale J.G., Carlson A.R., 1972.- Culture of the yellow perch in the laboratory. *Prog. Fish-Cult.*, **34** (4), 195-198.
181. Hallaraker H., Folkvord A., Stefansson S.O., 1995.- Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Neth. J. Sea Res.*, **34** (1-3), 139-147.
182. Ham K.D., Neill W.H., 1993.- Photoregulatory behavior of bluegill, *Lepomis macrochira*, in a virtual light gradient. *Env. Biol. Fish.*, **37**, 205-211.
183. Hansen T., Stefansson S., Taranger G.L., 1992.- Growth and sexual maturation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., reared in sea cages at two different light regimes. *Aquacult. Fish. Management*, **23**, 275-280.
184. Harden-Jones F.R., 1956.- The behaviour of minnows in relation to light intensity. *J. Exp. Biol.*, **33**, 271-281.
185. Hardy R.W., Fairgrieve W.T., Scott T.M., 1993.- Periodic feeding of low-phosphorus diet and phosphorus retention in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). In: Kaushik S.J., Luquet P. (Eds.). Fish nutrition in practice – 4th Symposium in Fish Nutrition and Feeding, INRA, 403-412.
186. Hart P.R., Hutchinson W.G., Purser G.J., 1996.- Effects of photoperiod, temperature and salinity on hatchery-reared larvae of the greenback flounder (*Rhombosolea tapirina* Günther, 1862). *Aquaculture*, **144**, 303-311.

187. Hecht T., Appelbaum S., 1988.- Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larvae and juveniles *Clarias gariepinus* (Clariidae : Pisces) under controlled conditions. *J. Zool. Lond.*, **214**, 21-44.
188. Helfman G.S., 1979.- Twilight activities of yellow perch, *Perca flavescens*. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 173-179.
189. Helfman G.S., 1981.- Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **38**, 1405-1420.
190. Helvik J.V., Karlsen Ø., 1996.- The effect of light- and dark-rearing on the development of the eyes of atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) yolk-sac larvae. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.*, **28**, 107-121.
191. Henderson M.A., Northcote T.G., 1985.- Visual prey detection and foraging in sympatric cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) and dolly varden (*Salvelinus malma*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 785-790.
192. Henderson M.A., Northcote T.G., 1988.- Retinal structure of sympatric and allopatric populations of cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) and dolly varden (*Salvelinus malma*) in relation to their spatial distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1321-1326.
193. Henderson-Arzapalo A., Lemm C., Keyes P., 1992.- Tricaine used to separate phase 1 stripped bass with uninflated gas bladders from normal fish. *Prog Fish-Cult.*, **54**, 133-135.
194. Hey J., Farrar E., Bristow B.T., Stettner C., Summerfelt R.C., 1996.- Thyroid hormones and their influences on larval performance and incidence of cannibalism in walleye *Stizostedion vitreum*. *J. World Aquacult. Soc.*, **27** (1), 40-51.
195. Hinshaw J.M., 1985.- Effects of illumination and prey contrast on survival and growth of larval yellow perch *Perca flavescens*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 540-545.
196. Hinshaw J.M., 1986.- Factors affecting feeding, survival and growth of larval and early juvenile yellow perch (*Perca flavescens*, Mitchill). P.H. D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh, U.S.A, 80 p.
197. Hoestlandt H., 1980.- La perche en France: biologie et nanisme. *La Pisciculture Française*, **60**, 39-48.
198. Hokanson K.E.F., 1977.-Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycles. *J. Fish Res. Board. Can.*, **34**, 1524-1550.

199. Holloway A.C., Leatherland J.F., 1998.- Neuroendocrine regulation of growth hormone secretion in teleost fishes with emphasis in the involvement of gonadal sex steroids. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **8**, 409-429.
200. Hossain M.A.R., Beveridge M.C.M., Haylor G.S., 1998.- The effects of density, light and shelter on the growth and survival of African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell, 1822) fingerlings. *Aquaculture*, **160**, 251-258.
201. Houde E.D., 1973.- Some recent advances and unsolved problems in the culture of marine fish larvae. *Proc. World Mar. Soc.*, **3**, 83-103.
202. Houde E.D., 1974.- Effects of stocking density and food density on survival growth and yield of laboratory reared larvae of sea bream *Archosargus rhomboidalis* L. (Sparidae). *J. Fish Biol.*, **7**, 115-127.
203. Houde E.D., 1977.- Food concentration and stocking density effects on survival and growth of laboratory reared larvae of bay anchovy *Anchoa mitchilli* and lined sole *Achirus lineatus*. *Mar. Biol.*, **43**, 333-341.
204. Houde E.D., Schekter R.C., 1980.- Feeding by marine fish larvae : developmental and functional responses. *Env. Biol. Fish*, **5**, 315-334.
205. Houlihan D.F., Hall S.J., Gray C., 1989.- Effects of ration on protein turnover in cod. *Aquaculture*, **79**, 103-110.
206. Howell B.R., 1977.- Aspects of the development of cultivation techniques for flatfish. Ph D. Thesis, University of Liverpool, 105 p.
207. Howick G.L., O'Brien W.J., 1983.- Piscivorous feeding behaviour of largemouth bass : an experimental analysis. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**, 508-516.
208. Hu C.S., Huang B.Q., Yiea W.J., 1991.- Prey capture ability of juvenile silver bream (*Sparus sarba*) under dark adaptation. In : Lavens P., Sorgeloos P., Jaspers E., Ollevier F. (Eds). Fish and Larviculture Symposium, Ghent (Belgium), *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **15**, 307-309.
209. Huh H.T., Calber H.E., Stuijber D.A., 1976.- Effects of temperature and light on growth of yellow perch and walleye using formulated feed. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **2**, 254-258.
210. Huntingford F.A., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., Graham W.D., Adams C.E., 1990.- Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, **36**, 877-881.

211. Huse I., 1994.- Feeding at different illumination levels in larvae of three marine teleost species : cod *Gadus morhua* L., plaice *Pleuronectes platessa* L., and turbot *Scophthalmus maximus* L. *Aquacult. Fish. Management*, **25**, 687-695.
212. Huston M.A., DeAngelis L., 1987.- Size bimodality in monospecific populations : a critical review of potential mechanisms. *Am. Nat.*, **129**, 678-707.
213. Huusko A., Vuorimies O., Sutela T., 1996.- Temperature and light-mediated predation by perch on vendace larvae. *J. Fish Biol.*, **49**, 441-457.
214. Iigo M., Tabata M., 1997.- Circadian rhythms of locomotor activity in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Fish. Sci.*, **63**, 77-80.
215. Il'ina L.K., 1973.- The behavior of perch (*Perca fluviatilis* L.) underyearlings of different ecological groups in the progeny of a single pair of spawners. *J. Ichtyol.*, **13**, 294-304.
216. Imsland A.K., Folkvord A., Jonsdottir O.D.B., Stefansson S.O., 1997.- Effects of exposure to extended photoperiods during the first winter on long term growth and age at first maturity in turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, **159**, 125-141.
217. Janssen J., 1997.- Comparison of response distance to prey via the lateral line in the ruffe nad yellow perch. *J. Fish Biol.*, **51**, 921-930.
218. Jellyman D.J., 1980.- Age, growth and reproduction of perch, *Perca fluviatilis* L., in Lake Pounui. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, **14** (4), 391-400.
219. Jobling M., 1995.- Environmental biology of Fishes. *Fish and Fisheries Series*, **16**, Chapman and Hall, 455 p.
220. Jobling M., Koskela J., Winberg S., 1999.- Feeding and growth of whitefish fed restricted and abundant rations : influences on growth heterogeneity and brain serotonergic activity. *J. Fish Biol.*, **54**, 437-449.
221. Johnson D.W., Katavic I., 1983.- Some observations on mortality, feeding, growth and swimbladder stress syndrome of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) larvae under varied environmental conditions. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, **28**, **6**, 275-278.
222. Johnson J.M., Post D.M., 1996.- Morphological constraints in intra-cohort cannibalism in age-0 largemouth bass. *Trans. Am. Fish Soc.*, **125**, 809-812.
223. Johnson S.L., 1993.- Cover choice by bluegills : orientation of underwater structure and light intensity. *Trans. Am. Fish Soc.*, **122** (1), 148-154.
224. Johnson T., Müller K., 1978.- Different phase position of activity in juvenile and adult perch. *Naturwissenschaften*, **65**, 392-393.

225. Jørgensen E.H., Jobling M., 1993.- Feeding in darkness eliminates density dependant growth supression in arctic charr. *Aquacult. Int.*, **1**, 90-93.
226. Jourdan S., 1995.- Pacage lacustre et réhabilitation de l'Ombre chevalier (*Salvelinus alpinus* L.) des lacs Léman et du Bourget. *Mémoire de fin d'études D.A.A d'Halieutique, ENSA Rennes*, 46 pages.
227. Jourdan S., M. Anthouard, M. Houbart, J.N. Gardeur, P. Kestemont and P. Fontaine, 1999 a. Diurnal rhythms of feeding activity in Eurasian perch *Perca fluviatilis* : effect of daylength on feed intake, feeding behaviour and growth heterogeneity. Soumis à *Physiol. Behav.*
228. Jourdan S., P. Fontaine, T. Boujard, E. Vandeloise, J.N. Gardeur, M. Anthouard and P. Kestemont, 1999 b.- Influence of the photophase length on growth, growth heterogeneity, gonads development and N and P retention and waste in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. Soumis à *Aquaculture*.
229. Juell J.E., Holm J.C., Hemre G.I., Lie Ø., 1998.- Growth and feeding behaviour of caged Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *Aquacult. Res.*, **29**, 115-122.
230. Kadri S., Huntingford F.A., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., 1996.- Social interactions and the distribution of food among one-sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* in a sea cage. *Aquaculture*, **139**, 1-10.
231. Kadri S., Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E., 1991.- Daily feeding rythms in Atlantic salmon in sea cage. *Aquaculture*, **92**, 219-224.
232. Kadri S., Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E., 1997 a.- Daily feeding rythms in Atlantic salmon. I : feeding and aggression in parr under ambient environmental conditions. *J. Fish Biol.*, **50**, 267-272.
233. Kadri S., Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E., 1997 b.- Daily feeding rythms in Atlantic salmon. II: size-related variation in feeding patterns of post-smolts under constant environmental conditions. *J. Fish Biol.*, **50**, 273-279.
234. Karlsen Ø, Skiftesvik A.B., Helvik J.V., 1998.- The effect of light on activity and growth of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* L., yolk-sac larvae. *Aquacult. Res.*, **29**, 899-911.
235. Katavic I., Jug-Dujakovic J., Glamuzina B., 1989.- Cannibalism as a factor affecting the survival of intensively cultured sea-bass (*Dicentrarchus labrax*) fingerlings. *Aquaculture*, **77** (2-3), 135-143.

236. Kaushik S.J., 1998.- Nutritional bioenergetics and estimation of waste production in non-salmonids. *Aquat. Living Resour.*, **11** (4), 211-217.
237. Kavaliers M., 1980.- Circadian locomotor activity rhythms of the burbot, *Lota lota* : seasonal differences in period length and the effect of pinealectomy. *J. Comp. Physiol.*, **136 A**, 215-218.
238. Kawata A., Oishi T., Fukada Y., Sighida Y., Yoshizawa T., 1992.- Photoreceptor cell types in the retina of various vertebrate species : immunocytochemistry with antibodies against rhodopsin and iodopsin. *Photochem. Photobiol.*, **56** (6), 1157-1166.
239. Kelso J.R.M., Ward F.J., 1977.- Unexploited percid populations of West Blue Lake, Manitoba, and their interactions. *J. Fish Res. Board Can.*, **34**, 1655-1669.
240. Kentouri M., Anthouard M., Divanach P., 1993.- La réponse aux couleurs chez *Dicentrarchus labrax* (Moronidae), placé en situation de self-feeding et de choix multiple. *Mar. Ecol.*, **14** (3), 259-274.
241. Kentouri M., Anthouard M., Divanach P., Paspatis M., 1992.- Les modalités d'adaptation comportementale de populations de bars (Serranidae : *Dicentrarchus labrax*), soumises à un nourrissage auto-contrôlé. *Ichthyophysiol. acta*, **15**, 29-42.
242. Kentouri M., Divanach P., Batique O., Anthouard M., 1986.- Rôle des individus conditionnés dans l'initiation à l'auto-nourrissage et dans l'adaptation à la captivité du loup, *Dicentrarchus labrax*, 0+ sauvage, en période hivernale. *Aquaculture*, **52**, 117-124.
243. Kentouri M., Léon L., Tort L., Divanach P., 1994.- Experimental methodology in aquaculture: modification of the feeding rate of the gilthead sea bream *Sparus aurata* at a self-feeder after a weighing. *Aquaculture*, **119**, 191-200.
244. Kestemont P., Dabrowski, K. 1996.- Recent advances in the aquaculture of Percid fish. *J. Appl. Ichthyol.*, **12**, 137-200.
245. Kestemont P., Fiogbe E.D., Parfait O., Micha J.C., Mélard C., 1995.- Relationship between weaning size, growth, survival and cannibalism in the common perch larvae, *Perca fluviatilis* : preliminary data. In : Lavens P., Jaspers E., and Roelants I. (eds). Larvi'95. Fish and shellfish larviculture symposium. *Eur. Aquacult. Soc.*, Special publication, **24**, Ghent, Belgium, 285-288.
246. Kestemont P., Mélard C., Fiogbé E., Vlavinou R., Masson G., 1996.- Nutritional and animal husbandry aspects of rearing early life stages of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *J. Appl. Ichthyol.*, **12**, 157-165.

247. Kestemont P., Vandeloise E., Brown P., Mélard C., Fontaine P., 1997.- Effects of casein-based diets containing different levels of lipids on survival, growth and nutritional status of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. In : Creswell L., Harache Y., (Eds). 2nd International Workshop on Aquaculture of Percid Fish. Les Trois Ilets, Martinique, *Eur. Aquacult. Soc.*, 333-334.
248. Kim J.D., Kaushik S.J., Breque J., 1998.- Nitrogen and phosphorus utilisation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets with or without fish meal. *Aquat. Living Resour.*, **11** (4), 261-264.
249. Kitajima C., Tsukashima Y., Fujita S., Watanabe T., Yone Y., 1981.- Relationship between uninflated swimbladder and lordotic deformity in hatchery-reared Red sea bream *Pagrus major*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **47** (10), 1289-1294. (Japonais, résumé en anglais).
250. Kitajima C., Tsukashima Y., Tanaka M., 1985.- The voluminal changes of swim bladder of larval red sea bream *Pagrus major*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **51** (5), 759-764.
251. Kiyono M., Hirano R., 1981.- Effects of light on the feeding and growth of black porgy, *Mylio macrocephalus* (Basilewsky), post-larvae and juveniles. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **178**, 334-336.
252. Koebele B.P., 1985.- Growth and the size hierarchy effects : an experimental assessment of three proposed mechanisms : activity differences, disproportional food acquisition, physiological stress. *Env. Biol. Fish.*, **12** (3), 181-188.
253. Kolkovski S., Arieli A., Tandler A., 1997 a.- Visual and chemical cues stimulate microdiet ingestion in sea bream larvae. *Aquacult. Int.*, **5**, 527-536.
254. Kolkovski S., Dabrowski K., Yackey C., 1997 b.- Larval rearing of yellow perch *Perca flavescens* spawned out-of the season. In : Creswell L., Harache Y., (Eds). 2nd International Workshop on Aquaculture of Percid Fish. Les Trois Ilets, Martinique, *Eur. Aquacult. Soc.*, 335-336.
255. Koskela J., Jobling M., Pirhonen J., 1997.- Influence of the length of the daily feeding period on feed intake and growth of whitefish, *Coregonus lavaretus*. *Aquaculture*, **156**, 35-44.
256. Kraft C.E., 1992.- Estimates of phosphorus and nitrogen cycling by fish using a bioenergetics approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 2596-2604.

257. Krakenes R., Hansen T., Stefansson S.O., Taranger G.L., 1991.- Continuous light increases growth rate of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in sea cages. *Aquaculture*, **95**, 281-287.
258. Kryuchkov V.I., Kasimov R.Y., Tsonif B.F., Mamedova T.A., 1989.- Daily rhythm of locomotor activity of the young of the mirror carp, *Cyprinus carpio*, under various regimes of illumination and temperature. *J. Ichtyol.*, **29**, 150-155.
259. Kudrinskaya O.M., 1970.- Food and temperature as factors affecting the growth, development and survival of pikeperch and perch larvae. *J. Ichtyol.*, **10**, 779-788.
260. Kusmic C., Barsanti L., Passarelli V., Gualtieri P., 1993.- Photoreceptor morphology and visual pigment content in the pineal organ and in the retina of juvenile and adult trout, *Salmo irideus*. *Micron*, **24**, 279-286.
261. Landless P.J., 1976.- Demand-feeding behaviour of rainbow trout. *Aquaculture*, **7**, 11-25.
262. Langley R.G., Driscoll J.W., Colgan P.W., 1993.- Diurnal rhythms of activity in three species of sunfishes (*Lepomis* sp., Centrarchidae). *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, **24** (1), 56-64.
263. Lasker R., Feder H.M., Theilacker G.H., May R.C., 1970.- Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Mar. Biol.*, **5**, 345-353.
264. Lavens P., Sorgeloos P. (Eds), 1996.- Manual on the production and use of live food for aquaculture. *FAO Fisheries Technical Paper*, n°361, Rome, FAO, 295 p.
265. Li H.W., Brocksen R.W., 1977.- Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, **11**, 329-341.
266. Li K.T., Wetterer J.K., Hairston Jr N.G.H., 1985.- Fish size, visual resolution and prey selectivity. *Ecol.*, **66** (6), 1729-1735.
267. Little R.C., Milliken G.A., Stroup W.W., Wolfinger R.D, 1996.- *SAS[®] System for mixed models*, Cary, NC : SAS Institute Inc., 633pp.
268. Loadman N.L., Moodie G.E.E., Mathias J.A., 1986.- Significance of cannibalism in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can.J. Fish Aquat. Sci.*, **43**, 613-618.
269. Loew E.R., Lythgoe J.N., 1978.- The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vision Res.*, **18**, 715-722.

270. Loew E.R., Mc Farland W.N., Mills E.L., Hunter D., 1993.- A chromatic action of spectrum for planktonic predation by juvenile yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Zool.*, **71**, 384-386.
271. Loew E.R., Wahl C.M., 1991.- A short wavelength sensitive cone mechanism in juvenile yellow perch, *Perca flavescens*. *Vision Res.*, **31** (3), 353-360.
272. Losey G.S., Cronin T.W., Goldsmith T.H., Hyde D., Marshall N.J., Mc Farland W.N., 1999.- The UV-visual world of fishes : a review. *J. Fish Biol.*, **54**, 921-943.
273. Lucas S., 1997.- Variations de la composition chimique des tissus de la perche eurasienne élevée en circuit fermé. Mémoire de D.E.A., Sciences Agronomiques, Laboratoire des Sciences Animales, ENSAIA / INPL, 42 p.
274. Lupatsch I., Kissil G.W., 1998.- Predicting aquaculture waste from gilthead seabream (*Sparus aurata*) culture using a nutritional approach. *Aquat. Living Resour.*, **11** (4), 265-268.
275. Mäkinen T., Ruohonen K., 1992.- Effect of delayed photoperiod on the growth of a Finnish rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* W.) stock. *J. Appl. Ichtyol.*, **8**, 40-50.
276. Makino N., Uchiyama M., Iwanami S., Tohyama T., Tanaka M., 1995.- Differentiation and development of the swimbladder in larvae of the japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **61** (2), 143-150.
277. Malison J.A., Held J.A., 1992.- Effects of fish size at harvest, initial stocking density and tank lighting conditions on the habituation of pond-reared yellow perch (*Perca flavescens*) to intensive culture. *Aquaculture*, **104**, 67-78.
278. Malison J.A., Held J.A., Procarione L.S., Garcia-Abiado M.A.R., 1998.- Production of monosex female populations of walleye from intersex broodstock. *Prog. Fish-Cult.*, **60**, 20-24.
279. Malison J.A., Kayes T.B., Best C.D., Amundson C.H., Wentworth B.C., 1986.- Sexual differentiation and use of hormones to control sex in yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 26-35.
280. Malison J.A., Kayes T.B., Held J.A., Barry T.P., Amundson C.H., 1993.- Manipulation of ploidy in yellow perch (*Perca flavescens*) by heat shock, hydrostatic pressure shock, and spermatozoa inactivation. *Aquaculture*, **110**, 229-242.
281. Malison J.A., Kayes T.B., Wentworth B.C., Amundson C.H., 1988.- Growth and feeding responses of male versus female yellow perch (*Perca flavescens*) treated with Estradiol-17 β . *Can. J. Fish Aquatic. Sci.*, **45**, 1942-1948.

282. Malison J.A., Mellenthin J., Procarione L.S., Barry T.P., Held J.A., 1997.- The effects of handling on the physiological stress responses of yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum*) at different temperatures. In : Creswell L., Harache Y., (Eds). 2nd International Workshop on Aquaculture of Percid Fish. Les Trois Ilets, Martinique, *Eur. Aquacult. Soc.*, 341-342.
283. Mallekh R., Boujard T., Lagardère J.P., 1999.- Evaluation of retention and environmental discharge of nitrogen and phosphorus by farmed turbot (*Scophthalmus maximus*). *North Am. J. Aquacult.*, **61**, 141-145.
284. Mallekh R., Lagardère J.P., Bégout-Anras M.L., Lafaye J.Y., 1998.- Variability in appetite of turbot *Scophthalmus maximus* under intensive rearing conditions : the role of environmental factors. *Aquaculture*, **165**, 123-138.
285. Mancini W.E., Malison J.A., Kayes T.B., Kuczynski T.E., 1983.- Harvesting photopositive juvenile fish from a pond using a lift net light. *Aquaculture*, **34**, 157-164.
286. Mani-Ponset L., Diaz J.P., Divanach - Kentouri M., Connes R., 1993.- Structure de la rétine et potentialités visuelles susceptibles d'influer sur le comportement trophique du loup (*Dicentrarchus labrax* L.) adulte et en cours de développement. In : Barnabé G., Kestemont P. (Eds.). Production, environment and quality. Bordeaux Aquaculture'92, *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **18**, Ghent, Belgium, 359-372.
287. Marliave J.B., 1977. Effects of three artificial lighting regimes on survival of laboratory reared larvae of the Sailfin sculpin (*Nauticthys oculofasciatus*). *Prog. Fish.-Cult.*, **39** (3), 117-118.
288. Marsden J.E., Kassler T., Philipp D., 1995.- Allozyme confirmation that North American yellow perch (*Perca flavescens*) and Eurasian yellow perch (*Perca fluviatilis*) are separate species. *Copeia*, **4**, 977-981.
289. Martin-Robichaud D.J., Peterson R.H., 1998.- Effects of light intensity, tank colour and photoperiod on swimbladder inflation success in larval striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). *Aquacult. Res.*, **29**, 539-547.
290. Mashiko K., 1979.- The light intensity as a key factor controlling nocturnal action in the catfish, *Pseudobagrus aurantiacus*. *Jap. J. Ichtyol.*, **25** (4), 251-258.
291. Masterson M.F., Carling D.L., 1986.- Effect of feed color on feed acceptance and growth of walleye fingerlings. *Prog. Fish.-Cult.*, **48**, 306-309.
292. May R.C., 1971.- Effects of delayed initial feeding on larvae of the grunion, *Leuresthes tenuis* (Ayres). *Fish. Bull.*, **69** (2), 411-425.

293. Mc Intyre D.B., Ward F.J., Swanson G.M., 1987.- Factors affecting cannibalism by pond reared juveniles walleye. *Prog. Fish-Cult.*, **49**, 264-269.
294. Mc Mahon T.E., Holanov S.H., 1995.- Foraging success of largemouth bass at different light intensities : implication for time and depth of feeding. *J. Fish Biol.*, **46**, 769-767.
295. Mc Nulty J.A., 1982.- The effects of constant light and constant darkness on the pineal organ of the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Exp. Zool.*, **219**, 29-37.
296. Meissl H., Ekström P., 1988 a.- Dark and light adaptation of pineal photoreceptors. *Vision Res.*, **28** (1), 49-56.
297. Meissl H., Ekström P., 1988 b.- Photoreceptor responses to light in the isolated pineal organ of the trout, *Salmo gairdneri*. *Neurosci.*, **25** (3), 1071-1076.
298. Mélard C., Baras E., Desprez D., Philipart J.C., Kestemont P., 1994. Intensive culture of perch *Perca fluviatilis* ; first results on the effects of stocking density on growth and survival of larvae and juveniles. In: Muir J., Sevilla F., (Eds.). Measures for success , Oostende (Belgique), *Eur. Aquacult. Soc.*, Spec. Publ., **21**, 206-207.
299. Mélard C., Baras E., Kestemont P., 1995.- Premiers résultats de l'élevage intensif de la perche européenne (*Perca fluviatilis*) en bassin : effet de la température et du tri sur la croissance. *Bull. Fr. Pêch. Pisc.*, 336, 19-27.
300. Mélard C., Baras E., Kestemont P., 1997.- Does low temperature rearing of Eurasian perch larvae (*Perca fluviatilis*) limit the incidence of cannibalism without significantly reducing growth rate. In : Creswell L., Harache Y., (Eds). 2nd International Workshop on Aquaculture of Percid Fish. Les Trois Ilets, Martinique, *Eur. Aquacult. Soc.*, 347-348.
301. Mélard C., Kestemont P., Grignard J.C., 1996.- Intensive culture of juvenile and adult Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): effect of major biotic and abiotic factors on growth. *J. Appl. Ichtyol.*, **12**, 175-180.
302. Mélard C., Philippart J.C., 1984.- Essai d'élevage semi-intensif en bassin d'alevins de perche fluviatile (*Perca fluviatilis* L.) obtenus par reproduction artificielle. *Cah. Ethol. Appl.*, **4** (1), 59-66.
303. MEREPA, 1987.- Elevage larvaire intensif : dernières améliorations. *Rapport interne* IFREMER Palavas-les-Flots, DC/DL, **87.12.754**, 5 p.
304. Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Graham W.D., Thorpe J.E., 1989.- Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **236**, 7-19.

305. Miller T.J., Crowder L.B., Rice J.A., 1993.- Ontogenetic changes in behavioral and histological measures of visual acuity in three species of fish. *Env. Biol. Fish.*, **37**, 1-8.
306. Mills E.L., Confer J.L., Ready R.C., 1986.- Prey selection by young yellow perch : the influence of capture success, visual acuity and prey choice. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **113**, 579-587.
307. Miner J.G., Stein R.A., 1993.- Interactive influence of turbidity and light on larval Bluegill (*Lepomis macrochirus*) foraging. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **50**, 781-788.
308. Molina-Borja M., Perez E., Pupier R., Buisson B., 1990.- Entrainment of the circadian activity rhythm in the juvenile trout *Salmo trutta* L. by red light. *J. Interdisciplinary Cycle Res.*, **21** (2), 81-89.
309. Moodie G.E.E., Mathias J.A., Loadman N.L., 1992.- A comparison of two-production scale modules for the intensive culture of larval walleye. *Aquacult. Eng.* **11**, 171-182.
310. Moore A., Prange M.A., Bristow B.T., Summerfelt R.C., 1994 a.- Influence of stocking density on walleye fry viability in experimental and production tanks. *Prog. Fish-Cult.*, **55**, 224-228.
311. Moore A., Prange M.A., Summerfelt R.C., Bushman R.P., 1994 b.- Evaluation of tank shape and a surface spray for intensive culture of larval walleyes fed formulated feed. *Prog. Fish-Cult.*, **56**, 100-110.
312. Mukai Y., Yoshikawa H., Kobayashi H., 1994.- The relationship between the length of the cupulae of free neuromasts and feeding ability in larvae of the willow shiner *Gnathopogon elongatus caerulescens* (teleostei, Cyprinidae). *J. Exp. Biol.*, **197**, 399-403.
313. Muncy R.J., 1962.- Life history of the Yellow perch, *Perca flavescens*, in estuarine waters of Severn river, a tributary of Chesapeake Bay, Maryland. *Chesapeake Sci.*, **3** (3), 143-159.
314. Naas K., Huse I., Iglesias J., 1996.- Illumination in first feeding tanks for marine fish larvae. *Aquacult. Eng.*, **15** (4), 291-300.
315. Naruse M., Oishi, T., 1994.- Effects of light and food as zeitgebers on locomotor activity rhythms in the Loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. *Zool. Sci.* **11**, 113-119.
316. Nieciza A.G., Metcalfe N.B., 1997.- Effects of light level and growth history on attack distances of visually foraging juvenile salmon in experimental tanks. *J. Fish Biol.*, **51**, 643-649.
317. Noeske T.A., Spieler R.E, 1984.- Circadian feeding time affects growth of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **113**, 540-544.

318. Noeske-Hallin T.A., Spieler R.E., Parker N.C., Suttle M.A., 1985.- Feeding time differentially affects fattening and growth of channel catfish. *J. Nutr.*, **115**, 1228-1232.
319. Northmore D.P.M., Dvorak C.A., 1978.- Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vision Res.*, **19**, 255-261.
320. Olsen H., Karlsson L., 1991.- Variation in agonistic behaviour in juveniles of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) populations. *Anim. Behav.*, **41**, 171-174.
321. Oppedal F., Taranger G.L., Juell J.E., Fosseindengen J.E., Hansen T., 1997.- Light intensity affects growth and sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) postsmolts in seacages. *Aquat. Living Resour.*, **10**, 351-357.
322. Opstad I., Skiftesvik A.B., Bergh Ø., 1995.- Effects of light on large scale rearing of halibut yolk-sac larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *ICES Mar. Sci. Symp.*, **201**, 202.
323. Ota D., Francese M., Ferrero E.A., 1991.- Feed size selection and visual acuity in the grass goby *Zosterisessor ophiocephalus*. *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **14**, 251-252.
324. Otten E., 1981.- Vision during growth of a generalized *Haplochromis* species : *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, **31** (4), 650-700.
325. Paller M.H., Lewis W.M., 1987.- Effects of diet on growth depensation and cannibalism among intensively cultured larval striped bass. *Prog. Fish-Cult.*, **49**, 270-275.
326. Paperna I., 1978.- Swimbladder and skeletal deformations in hatchery bred *Sparus aurata*. *J. Fish Biol.*, **12**, 109-114.
327. Parazo M.M., Avial E.M., Reyes Jr. D.M., 1991.- Size and weight dependent cannibalism in hatchery-bred sea-bass (*Lates calcarifer* Bloch). *J. Appl. Ichtyol.*, **7**, 1-7.
328. Parrish D.L., Margraf F.J., 1993.- Growth responses of age-0 white perch and yellow perch from field-enclosure experiments. *Hydrobiol.*, **254**, 119-123.
329. Paspatis M., Boujard T., 1996.- A comparative study of automatic feeding and self-feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed diets of different energy levels. *Aquaculture*, **145**, 245-257.
330. Paspatis M., Kentouri M., Anthouard M., Divanach P., 1994.- Choice discrimination and preferences of sea bass *Dicentrarchus labrax* among 9 colours. In : Vandercoilden L., Aspeslagh L., Scheire K. (Eds). Bordeaux Aquaculture '94, Bordeaux (France). *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication n°**21**, 188-190.

331. Pavlidis M., Paspatis M., Koistinen M., Paavola T., Divanach P., Kentouri M., 1999.- Diel rhythms of serum metabolites nad thyroid hormones in red porgy held in different photoperiod regimes. *Aquacult. Int.*, **7**, 29-44.
332. Peterson D.L., Carline R.F., Wilson T.A., Hendricks M.L., 1997.- Production-scale methods for intensive culture of walleye fry. *Prog. Fish-Cult.*, **59**, 14-19.
333. Pirhonen J., Koskela J., Jobling M., 1997.- Differences in feeding between 1+ and 2+ hatchery brown trout exposed to low water temperature. *J. Fish Biol.*, **50**, 678-681.
334. Planes S., 1993.- Analysis of growth rhythm on the larvae and juveniles of sea-bass (*Dicentrarchus labrax*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **316** (III), 197-203.
335. Polis G.A., Holt R.D., 1992.- Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, **7**, 151-155.
336. Pollet M., 1978.- La perche. *Editions Bornemann*, Paris, 101 p.
337. Porter C.B., Krom M.D., Robbins M.G., Brickell L., Davidson A., 1987.- Ammonia excretion and total N budget for gilthead seabream (*Sparus aurata*) and its effect on water quality conditions. *Aquaculture*, **66**, 287-297.
338. Porter M.J.R., Duncan N.J., Mitchell D., Bromage N.R., 1999.- The use of cage lighting to reduce plasma melatonin in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its effects on the inhibition of grilising. *Aquaculture*, **176**, 237-244.
339. Rahmann H., Jeserich G., Zeutzius I., 1979.- Ontogeny of visual acuity of rainbow trout under normal conditions and light deprivation. *Behav.*, **68**, 315-322.
340. Raisanen G.A., Applegate R.L., 1983.- Selection of live food by captive yellow perch larvae. *Prog. Fish-Cult.*, **45** (3), 172-174.
341. Randall C.F., Bromage N.R., Thorpe J.E., Miles M.S., 1994.- Photoperiod, melatonin and the timing of smoltification in salmonid fish. *Aquaculture*, **121**, 295 (résumé).
342. Reddy P.K., Leatherland J.F., 1994.- Does the time of feeding affect the diurnal rhythms of plasma hormone and glucose concentration and hepatic glycogen content of rainbow trout ? *Fish Physiol. Biochem.*, **13** (2), 133-140.
343. Reddy P.K., Leatherland J.F., 1995.- Influence of the combination of time and feeding, and ration level on the diurnal hormone rhythms in rainbow trout. *Fish Physiol. Biochem.*, **14** (1), 25-36.
344. Reynolds W.W., Casterlin M.E., 1976.- Activity rhythms and light preferences of *Micropterus salmoides* and *M. dolomieu*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **3**, 400-403.

345. Ribi G., 1992.- Perch larvae (*Perca fluviatilis* L.) survived better in dilute sea water. *Aquat. Sci.*, **54** (1), 85-90.
346. Rieger P.W., Summerfelt R.C., 1997.- The influence of turbidity on larval walleye, *Stizostedion vitreum*, behavior and development in tank culture. *Aquaculture*, **159**, 19-32.
347. Rieger P.W., Summerfelt R.C., 1998.- Microvideography of gas bladder inflation in larval walleye. *J. Fish Biol.*, **53**, 93-99.
348. Robinson E.H., Jackson L.S., Li M.H., Kingsbury S.K., Tucker C.S., 1995.- Effect of time of feeding on growth of channel catfish. *J. World Aquacult. Soc.*, **26** (3), 320-322.
349. Ronzani-Cerqueira V., Chatain B., 1991.- Photoperiodic effects on the growth and feeding rhythm of european seabass, *Dicentrarchus labrax*, larvae in intensive rearing. In : Lavens P., Sorgeloos P., Jaspers E., Ollevier F. (Eds). Fish and Larviculture Symposium, Ghent (Belgium), *Eur. Aquacult. Soc.*, Special Publication, **15**, 304-306.
350. Roo F.J., Socorro J., Izquierdo M.S., Caballero M.J., Hernandez-Cruz C.M., Fernandez A., Fernandez-Palacios H., 1999.- Development of red porgy *Pagrus pagrus* visual system in relation with changes in the digestive tract and larval feeding habits. *Aquaculture*, **179**, 499-512.
351. Rösch R., 1992.- Food intake and growth of larvae of *Coregonus lavaretus*: effect of diet and light. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **39** (3-4), 671-676.
352. Ross R.M., Watten B.J., 1998.- Importance of rearing-unit design and stocking density to the behaviour, growth and metabolism of lake trout (*S. namaycush*). *Aquacult. Eng.*, **19**, 41-56.
353. Ruzzante D.E., 1994.- Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish. *Aquaculture*, **120**, 1-24.
354. Ryder R.A., 1977.- Effects of ambient light variations on behaviour of yearling, subadult and adult walleyes (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish Res. Bd. Can.*, **34**, 1481-1491.
355. Ryer C.H., Olla B.L., 1999.- Light-induced changes in the prey consumption and behavior of two juvenile planktivorous fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **181**, 41-51.
356. Saether B.S., Johnsen H.K., Jobling M., 1996.- Seasonal changes in food consumption and growth of Arctic charr exposed to either simulated natural or a 12:12 LD photoperiod at constant water temperature. *J. Fish Biol.*, **48**, 1113-1122.
357. Sakakura Y., Tsukamoto K., 1996.- Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail. *J. Fish Biology*, **48**, 16-29.

358. Sakakura Y., Tsukamoto K., 1998.- Effects of density, starvation and size difference on aggressive behaviour in juvenile yellowtails (*Seriola quinqueradiata*). *J. Appl. Ichthyol.*, **14**, 9-13.
359. Sanchez-Vasquez F.J., Madrid J.A., Zamora S., 1995.- Circadian rhythms of feeding activity in sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. : dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. *J. Biol. Rhythms*, **10** (3), 256-266.
360. Sanchez-Vasquez F.J., Martinez M., Zamora S., Madrid J.A., 1994.- Design and performance of an accurate demand feeder for the study of feeding behaviour in sea bass. *Physiol. Behav.*, **56**, 789-794.
361. Sanchez-Vasquez F.J., Tabata M., 1998.- Circadian rhythms of demand feeding and locomotor activity in rainbow trout. *J. Fish Biol.*, **52**, 255-267.
362. Saunders R.L., Harmon P.R., 1988.- Extended daylength increases post-smolt growth of Atlantic salmon. *J. World Aquacult. Soc.*, **19** (4), 72-73.
363. Saunders R.L., Henderson E.B., 1970.- Influence of photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish Res. Bd. Canada*, **27**, 1295-1311.
364. Schmidt D., O'Brien W.J., 1981.- Planktivorous feeding ecology of arctic grayling (*Thymallus arcticus*). *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **39**, 475-482.
365. Siegwarth G.L., Summerfelt R.C., 1992.- Light and temperature effects on performance of walleye and hybrid walleye fingerlings reared intensively. *Prog. Fish-Cult.*, **54**, 49-53.
366. Sigholt T., Asgard T., Staurnes M., 1998.- Timing of parr-smolt transformations in Atlantic salmon (*Salmo salar*): effects of changes in temperature and photoperiod. *Aquaculture*, **160**, 129-144.
367. Skilbrei O.T., Hansen T., Stefansson S.O., 1997.- Effects of decreases in photoperiod on growth and bimodality in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquacult. Res.*, **28**, 43-49.
368. Skrzypczak A., Mamcarz A., Kujawa R., Kucharczyk D., Furgala-Selezniow G., 1998.- Feeding habits of larval Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Percidae). *Ital. J. Zool.*, **65** (Suppl.), 243-245.
369. Skurdal J., Blecken E., Stenseth N.C., 1985.- Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Oecologia*, **67**, 566-571.
370. Smith C. and P. Reay, 1991.- Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **1**, 41-64.
371. Smyly J.P., 1952.- Observations on the food of the fry of Perch (*Perca fluviatilis* L.) in Windermere. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **122**, 344-352.

372. Solberg T.S., Tilseth S., 1987.- Variations in growth pattern among yolk-sac larvae of cod (*Gadus morhua* L.) due to differences in rearing temperature and light regime. *Sarsia*, **72**, 347-349.
373. Spieler R.E., Noeske T.A., 1981.- Timing of a single daily meal and diel variations of serum thyroxine, triiodothyronine and cortisol in goldfish *Carassius auratus*. *Life Sci.*, **28**, 2939-2944.
374. Srocinski S., 1979.- Das optische system des auges des flußbarsches (*Perca fluviatilis* L.). *Zool. Jb. Physiol.*, **83**, 224-252.
375. Stahl T.P., Stein R.A., 1994.- Influence of larval gizzard Shad (*Dorosoma cepedianum*) density on piscivory and growth of young of year saugeye (*Stizostedion vitreum* × *Stizostedion canadense*). *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **51**, 1993-2002.
376. Stefansson S.O., Björnsson B.T., Hansen T., Haux C., Taranger G.L., Saunders R.L., 1991.- Growth, parr smolt transformation and changes in growth hormone of atlantic salmon (*Salmo salar*) reared under different photoperiods. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **48**, 2100-2108.
377. Stefansson S.O., Hansen T., Taranger G.L., 1993.- Growth and parr smolt transformation of atlantic salmon (*Salmo salar*) under different light intensities and subsequent survival and growth in sea water. *Aquacult. Eng.*, **13**, 231-243.
378. Stefansson S.O., Hansen T.J., 1989.- The effect of spectral composition on growth and smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and subsequent growth in sea cages. *Aquaculture*, **82**, 155-162.
379. Stefansson S.O., Nortvedt R., Hansen T.J., Taranger G.L., 1990.- First feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different photoperiods and light intensities. *Aquacult. Fish. Management*, **21**, 435-441.
380. Stickney R.R., Andrews J.W., 1971.- The influence of photoperiod on growth and food conversion of channel catfish. *Prog. Fish.-Cult.*, **33** (4), 204-205.
381. Sulisty I., 1998. Contribution à l'étude et à la maîtrise du cycle de reproduction de la perche eurasiennne *Perca fluviatilis* L.. Thèse, Université Henri Poincaré, Nancy 1, 145 p.
382. Sulisty I., Rinchar J., Fontaine P., Gardeur J.N., Capdeville B., Kestemont P., 1998.- Reproductive cycle and plasma levels of sex steroids in female Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquat. Living Resour.*, **11** (2), 101-110.
383. Sundararaj B.I., Nath P., Halberg F., 1982.- Circadian meal timing in relation to lighting schedule optimizes catfish body weight gain. *J. Nutr.*, **112**, 1085-1097.

384. Szczerbowski A., Luczynski M.J., Kucharczyk D., 1998.- The effect of surface water spray on swimbladder inflation, survival and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) larvae reared under controlled conditions. In : Grizel H., Kestemont P. (Eds). Aquaculture and water : fish culture, shellfish culture and water usage. Aquaculture Europe'98, Bordeaux, France, *Eur. Aquacult. Soc.*, **26**, 261-262.
385. Tabata M., Suzuki T., Niwa H., 1985.- Chromophores in the extra-retinal photoreceptor (pineal organ) of teleosts. *Brain Res.*, **338**, 173-176.
386. Takahashi J.S., 1996.- Ion channels get the message. *Nature*, **382**, 117-118.
387. Tamazouzt L., 1995.- L'alimentation artificielle de la perche *Perca fluviatilis* en milieux confinés (eau recyclée, cage flottante). Thèse de doctorat, Université H. Poincaré, Nancy, France, 128 p.
388. Tamazouzt L., Chatain B., Fontaine P., 1999.- Tank wall colour and light level affect growth and survival of Eurasian perch larvae (*Perca fluviatilis* L.). *Aquaculture*, sous presse.
389. Tamazouzt L., Dubois J.P., Fontaine P., 1993. Production et marchés actuels de la perche *Perca fluviatilis* L. en Europe. *La Pisciculture Française*, **114**, 4-8.
390. Tamazouzt L., Dubois J.P., Fontaine P., Capdeville B., Terver D., 1996.- Zootechnical performance and body composition of *Perca fluviatilis* fed a pelleted diet in a floating cage: effect of daily ration. *Ann. Zool. Fennici*, **33**, 635-641.
391. Tamazouzt L., Fontaine P., Terver D., 1994. Décalage de la période de reproduction de la perche commune (*Perca fluviatilis* L.) en eau recyclée. *Ichthyophysiol. acta*, **17**, 29-40.
392. Tamazouzt L., Leray C., Escaffre A.-M., Terver D., 1998.- Effects of food particle size on *Perca fluviatilis* larval growth. *Aquat. Sci.*, **60**, 89-98.
393. Tandler A., Helps S., 1985.- The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata* : Linnaeus ; Sparidae) from hatching to metamorphosis in mass rearing systems. *Aquaculture*, **48**, 71-82.
394. Tandler A., Mason C., 1983.- Light and food density effects on growth and survival of larval gilthead seabream (*Sparus aurata*, Linnaeus ; Sparidae). In : Stickney R., Meyers S.P., 1983.- Proceedings of the Warmwater Fish Culture Workshop, Baton Rouge, U.S.A., *Mar. Soc.*, Special Publication, **3**, 103-116.
395. Taranger G.L., Haux C., Stefansson S.O., Björnsson B.T., Walther B.T., Hansen T., 1998.- Abrupt changes in photoperiod affect age at maturity, timing of ovulation and

- plasma testosterone and oestradiol-17 β profiles in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*, **162**, 85-98.
396. Theilacker G.H., 1987.- Feeding ecology and growth energetics of larval northern Anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, **85** (2), 213-228.
397. Thetmeyer H., Kils U., 1995.- To see and not be seen : the visibility of predator and prey with respect to feeding behavior. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **126**, 1-8.
398. Thorarensen H., Clarke W.C., 1989.- Smoltification induced by a « skeleton » photoperiod in underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Fish Physiol. Biochem.*, **6** (1), 11-18.
399. Thorarensen H., Clarke W.C., Farrell A.P., 1989.- Effect of photoperiod and various intensities of night illumination on growth and seawater adaptability of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, **82**, 39-49.
400. Thorpe J., 1977 a.- Daily ration of adult Perch, *Perca fluviatilis* L., during summer in Loch Leven, Scotland. *J. Fish Biol.*, **11**, 55-68.
401. Thorpe J., 1977 b.- Morphology, physiology, behaviour and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *Perca flavescens* Mitchill. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **34**, 1504-1514.
402. Thorpe J.E., 1977 c.- Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. under artificial rearing conditions. *J. Fish Biol.*, **11**, 175-184.
403. Townsend C.R., Risebrow A.J., 1982.- The influence of light level on the functional response of a zooplanktivorous fish. *Oecologia*, **53**, 293-295.
404. Tsevis N., Klaoudatos S., Conides A., 1992.- Food conversion budget in sea bass, *Dicentrarchus labrax*, fingerlings under two different feeding frequency patterns. *Aquaculture*, **101**, 293-304.
405. Twibell R.G., Brown P., 1997.- Dietary arginine requirement of juvenile yellow perch. *J. Nutr.*, **127** (9), 1838-1841.
406. Underwood H., 1989.- The pineal and melatonin regulators of circadian function in lower vertebrates. *Experientia*, **45**, 914-922.
407. Utne A.C.W., 1997.- The effect of turbidity and illumination on the reaction distance and search time of the marine planktivore *Gobiusculus flavescens*. *J. Fish Biol.*, **50**, 926-938.
408. Valdimarsson S.K., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., Huntingford F.A., 1997.- Seasonal changes in sheltering : effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Anim. Behav.*, **54**, 1405-1412.

409. Valente L.M.P., Fauconneau B., Ferreira dos Santos E., 1998.- Voluntary feed intake, feed and nutrient utilisation in slow and fast growing rainbow trout strains. *Aquat. Living Resour.*, **11** (2), 93-99.
410. Van der Meer H.J., Anker G.Ch., 1984.- Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven haplochromin species (Telostei, Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, **34** (2), 197-209.
411. Villareal C.A., Thorpe J.E., Miles M.S., 1988.- Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, **33**, 15-30.
412. Vilter V., 1950.- Adaptation biologique de l'appareil visuel et les structures rétinienne de la sardine. *C.R. Séances Soc. Biol.*, **144**, 200-203.
413. Vinyard G.L., O'Brien W.J., 1976.- Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill sunfish. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **33**, 2845-2849.
414. Vlavonou R.S., 1996.- Elevage experimental de la perche *Perca fluviatilis* L. : développement larvaire et croissance. Thèse de doctorat, Université de Metz, France, 148 p.
415. Vlavonou R.S., Masson G., Moreau J.C., 1999.- Growth of *Perca fluviatilis* larvae fed with *Artemia* spp. nauplii and the effects of initial starvation. *J. Appl. Ichtyol.*, **15**, 29-33.
416. Wahl C.M., Mills E.L., Mc Farland W.M., De Gisi J.S., 1993.- Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **50**, 743-749.
417. Wallace J.C., Kolbeinshavn A., Aasjord D., 1988.- Observations on the effect of light intensity on the growth of arctic charr fingerlings (*Salvelinus alpinus*) and salmon fry (*Salmo salar*). *Aquaculture*, **72**, 81-84.
418. Wang N., Eckmann R., 1992.- Effects of photoperiod, feeding regime and water temperature on the formation of daily growth increments in otoliths of larval pike (*Esox lucius* L.). *J. Appl. Ichtyol.*, **8**, 246-250.
419. Wang N., Eckmann R., 1994.- Effects of temperature and food density on egg development, larval survival and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Aquaculture*, **122**, 323-333.
420. Wang N., Hayward R.S., Noltie D.B., 1998 a.- Effect of feeding frequency on food consumption, growth, size variation, and feeding pattern of age-0 hybrid sunfish. *Aquaculture*, **165**, 261-267.

421. Wang N., Hayward R.S., Noltie D.B., 1998 b.- Variation in food consumption, growth and growth efficiency among juvenile hybrid sunfish held individually. *Aquaculture*, **167**, 43-52.
422. Wanzenböck J., Zaunreiter M., Wahl C.M., Noakes D.L.G., 1996.- Comparison of behavioural and morphological measures of visual resolution during ontogeny of roach (*Rutilus rutilus*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **53**, 1506-1512.
423. Weppe M., Bonami J.R., 1983.- Non-inflation of the swimbladder in hatchery-reared sea bass and sea bream : a significant problem in marine aquaculture. *Bull. Eur. Ass. Fish Path.*, **3** (4), 59-60.
424. Weppe M., Joassard L., 1986.- Preliminary study : effects of light on swim-bladder 's inflation of cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. In : Vivarès C.P., Bonami J.R., Jaspers E. (Eds). *Pathologie en Aquaculture Marine. Eur. Aquacult. Soc.*, Special publication **9**, Breden (Belgium), 379 (résumé).
425. 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.
426. Whiteside M.C., Swindoll C.M., Doolittle W.L., 1985.- Factors affecting the early life history of yellow perch *Perca flavescens*. *Env. Biol. Fish.*, **12** (1), 47-56.
427. Wiggins T.A., Bender T.R. Jr, Murdak V.A., Coll J.A., 1985.- The development, feeding, growth and survival of cultured American shad larvae, through the transition from endogenous to exogenous nutrition. *Prog. Fish.-Cult.*, **47** (2), 87-93.
428. Yoshimatsu T., Kitajima C., 1996.- Effects of daily ration and feeding frequency of artemia on the growth of mullet larvae. *Aquacult. Int.*, **4**, 85-88.
429. Young M.K., 1999.- Summer diel activity and movement of adult brown trout in high elevation streams in Wyoming, U.S.A. *J. Fish. Biol.*, **54**, 181-189.
430. Zanuy S., Carillo M., 1985.- Annual cycles of growth, feeding rate, gross conversion efficiency and hematocrit levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) adapted to two different osmotic media. *Aquaculture*, **44**, 11-25.
431. Zaunreiter M., Junger H., Kotschal K., 1991.- Retinal morphology of cyprinid fishes : a quantitative histological study of ontogenetic changes and interspecific variation. *Vision Res.*, **31** (3), 383-394.
432. Zyznar E.S., Ali M.A., 1975. An interpretative study of the organization of the visual cells and tapetum lucidum of *Stizostedion*. *Can. J. Zool.*, **53**, 180-196.

Tableau A. Liste des abréviations et acronymes utilisés dans le document

Symbole	Signification
LO	Photopériode (Lumière / Obscurité)
IL	Intensité Lumineuse
T (°C)	Température
Bât.	Bâtonnet
Add.	Cône additionnel
Cent.	Cône simple central de la mosaïque carrée
Simp.	Cône simple
Acc.	Cône accessoire du double cône
Prin.	Cône principal du double cône
Id.	Identique
nat.	Naturel
alim.	Alimentation
max.	Valeur maximale
Puls.	Pulsations
Rot.	Rotifères
A0	Nauplii d' <i>Artemia</i> sp.
Alt	Aliment artificiel
Zoopk	Zooplancton
≠	Différent
np	Non précisé
i	Initial
f	Final
ANOVA	Analyse de variance
d.d.l.	Degrés de liberté
E.T.R.	Ecart Type Résiduel
<i>p</i>	Probabilité
N	Nombre d'individus par bac

Symbole	Signification
p	Nombre d'individus prélevés
Mr	Mortalités recensées
Sb	Survie calculée selon la formule de Bergot <i>et al.</i> (1986)
Sr	Survie réelle
VG	Taux d'inflation de la vessie gazeuse
Nd	Nombre d'individus disparus
C	Pourcentage de disparu (cannibalisme)
Ne	Nombre d'individus énucléés parmi les morts recensés
E	Pourcentage d'individus énucléés
P	Poids moyen
T	Taille moyenne
CV	Coefficient de variation pondérale
B	Biomasse
Bm	Biomasse des morts
Gb	Gain de biomasse
Qa	Quantité d'aliment distribuée
N	Azote
P	Phosphore
MS	Matière sèche
EA	Efficacité alimentaire
TCS	Taux de croissance spécifique en poids
TCSt	Taux de croissance spécifique en taille
K	Coefficient de condition
M	Mâle
F	Femelle
Pg	Poids des gonades
IGS	Indice gonado-somatique
Pv	Poids des viscères
IVS	Indice viscérosomatique

LISTE DES ARTICLES ET COMMUNICATIONS

Ces travaux ont fait l'objet des publications et communications suivantes :

Articles soumis à des revues internationales

Article 1.

Jourdan S., P. Fontaine, T. Boujard, E. Vandeloise, J.N. Gardeur, M. Anthouard and P. Kestemont, 1999.- Influence of the photophase length on growth, growth heterogeneity, gonads development, N and P retention and waste in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Accepté pour publication dans Aquaculture*.

Article 2.

Jourdan S., M. Anthouard, M. Houbart, J.N. Gardeur, P. Kestemont and. P. Fontaine. Effect of daylength on feeding behaviour, feed intake and growth heterogeneity in Eurasian perch. *Soumis à Physiology and Behaviour*.

Présentation orale lors d'un congrès international

Jourdan S., M. Anthouard, P. Fontaine, M. Houbart, T. Boujard, J.N. Gardeur, and P. Kestemont. Influence of the photoperiod on growth, intraspecific weight variability, feeding behaviour, feed intake and body composition of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) reared in a recirculation system. *In* : Second Workshop of the COST 827 action on voluntary food intake in fish. *The feeding behaviour of fish in culture*. Umea (Sweden), 47 (abstract).

Résumé en français

Cette étude porte sur l'influence de la photopériode et de l'intensité lumineuse lors de l'élevage en circuit fermé (21 - 23°C) de larves, post-larves et juvéniles de perche commune, *Perca fluviatilis* L. De meilleures performances de survie (57,6 %) et de croissance (23,8 %·j⁻¹) sont observées sous une photophase longue (16h ou 24h) et une forte illumination durant la première alimentation des larves en nauplii d'*Artemia* sp. Une intensité lumineuse réduite (5 lux) et une photophase longue (16h ou 24h) favorisent la croissance des post-larves (10,4 %·j⁻¹), lors de la période de sevrage avec un aliment composé ; l'éclairement continu limite par ailleurs les comportements agressifs. Au cours des phases juvéniles, l'éclairement continu pénalise la survie. Une photophase longue (18h ou 24h) favorise la consommation alimentaire et les performances de croissance (1,7 - 1,8 %·j⁻¹) des juvéniles de perche par rapport à une photophase courte (12h), inhibe le développement gonadique, notamment des mâles. Cependant, ni l'efficacité alimentaire (0,7 - 0,8), ni les rétentions et pertes en azote (70 - 80 %) et phosphore (7 - 9 %) ne sont affectées par la durée de la photopériode. L'alternance nyctémérale synchronise l'activité alimentaire des juvéniles de perche. L'essentiel de la consommation alimentaire quotidienne est concentrée sur la première demi-heure suivant l'allumage. Par ailleurs, dans la gamme des valeurs testées (10 - 400 lux), l'intensité lumineuse n'affecte pas la survie, les performances alimentaires et la croissance des juvéniles de perche. Les rôles respectifs des rythmes alimentaires et des facteurs lumineux sur la croissance et sa variation sont discutés, en relation avec le dimorphisme sexuel de croissance de la perche.

Titre en anglais

Influence of environmental factors, daylength and light intensity, on survival, growth and heterogeneity in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L, larvae, post-larvae and juveniles.

Abstract

The influence of daylength and light intensity on Eurasian perch larvae, post-larvae and juveniles has been investigated. Experiments were conducted in a recirculation system at 21 - 23°C. Prey detection and capture efficiency were enhanced under continuous light and a high level of illumination (400 lx), allowing higher survival and growth (respectively 57.6 % and 23.8 %·day⁻¹), without impeding development. During the weaning stage, survival and growth did not vary among tested daylengths but a better growth was reached under dim light (5 lx ; 10.4 %·day⁻¹). Cannibalism could also be reduced by suppressing day / night alternations. During the on-growing of juveniles, perch were fed 'on demand' an extruded diet. Satisfactory fish husbandry data were recorded, with survival reaching 80 - 100 %, specific growth rates between 1.4 and 1.8 %·j⁻¹ and feeding efficiency up to 1.1. These data were not significantly affected by light intensity. Increasing daylength allowed to inhibit gonad development, improve growth without increasing N and P wastes. However, a continuous lighting impaired survival with high social interactions and aggressiveness. Day / Night alternations were found to be the main zeitgeber of feeding activity, with most of feed supply during the first half an hour following illumination under a LD 18 : 6. Influences of environmental factors and feeding rhythms on growth, size heterogeneity and body composition were discussed with a particular focus on sexual growth dimorphism in perch.

Discipline

SCIENCES

Mots-clés

Perca fluviatilis, photopériode, intensité lumineuse, croissance, hétérogénéité, cannibalisme, élevage larvaire, circuit fermé, composition corporelle, rythme alimentaire, gonadogenèse, bilan N - P.

Intitulé et adresse du laboratoire

Laboratoire de Sciences Animales, Musée et Aquarium de Nancy, 34 rue Sainte-Catherine, 54000 Nancy.

AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

o0o.

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

Monsieur MELARD Charles ; Professeur ; CERER- Université de Liège ; Tihange - Belgique
Monsieur LUQUET Pierre ; Directeur de Recherche ; INRA ; Thonon-les-Bains

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Monsieur JOURDAN Stéphane

à soutenir devant un jury de l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,
une thèse intitulée :

"Influence de facteurs abiotiques, la photopériode et l'intensité lumineuse, sur la survie
et la croissance de larves, post-larves et juvéniles de perche comme *Perca fluviatilis L.*".

en vue de l'obtention du titre de :

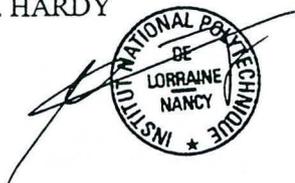
DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité : "SCIENCES AGRONOMIQUES"

Fait à Vandoeuvre le 29 octobre 1999

Le Président de l'I.N.P.L.,

J. HARDY



NANCY BRABOIS
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAYE
BOITE POSTALE 3
F. - 5 4 5 0 1
VANDOEUVRE CEDEX

Service Commun de la Documentation
INPL
Nancy-Brabois

Résumé en français

Cette étude porte sur l'influence de la photopériode et de l'intensité lumineuse lors de l'élevage en circuit fermé (21 - 23°C) de larves, post-larves et juvéniles de perche commune, *Perca fluviatilis* L. De meilleures performances de survie (57,6 %) et de croissance (23,8 %·j⁻¹) sont observées sous une photophase longue (16h ou 24h) et une forte illumination durant la première alimentation des larves en nauplii d'*Artemia* sp. Une intensité lumineuse réduite (5 lux) et une photophase longue (16h ou 24h) favorisent la croissance des post-larves (10,4 %·j⁻¹), lors de la période de sevrage avec un aliment composé ; l'éclairement continu limite par ailleurs les comportements agressifs. Au cours des phases juvéniles, l'éclairement continu pénalise la survie. Une photophase longue (18h ou 24h) favorise la consommation alimentaire et les performances de croissance (1,7 - 1,8 %·j⁻¹) des juvéniles de perche par rapport à une photophase courte (12h), inhibe le développement gonadique, notamment des mâles. Cependant, ni l'efficacité alimentaire (0,7 - 0,8), ni les rétentions et pertes en azote (70 - 80 %) et phosphore (7 - 9 %) ne sont affectées par la durée de la photopériode. L'alternance nyctémérale synchronise l'activité alimentaire des juvéniles de perche. L'essentiel de la consommation alimentaire quotidienne est concentrée sur la première demi-heure suivant l'allumage. Par ailleurs, dans la gamme des valeurs testées (10 - 400 lux), l'intensité lumineuse n'affecte pas la survie, les performances alimentaires et la croissance des juvéniles de perche. Les rôles respectifs des rythmes alimentaires et des facteurs lumineux sur la croissance et sa variation sont discutés, en relation avec le dimorphisme sexuel de croissance de la perche.

Titre en anglais

Influence of environmental factors, daylength and light intensity, on survival, growth and heterogeneity in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L, larvae, post-larvae and juveniles.

Abstract

The influence of daylength and light intensity on Eurasian perch larvae, post-larvae and juveniles has been investigated. Experiments were conducted in a recirculation system at 21 - 23°C. Prey detection and capture efficiency were enhanced under continuous light and a high level of illumination (400 lx), allowing higher survival and growth (respectively 57.6 % and 23.8 %·day⁻¹), without impeding development. During the weaning stage, survival and growth did not vary among tested daylengths but a better growth was reached under dim light (5 lx ; 10.4 %·day⁻¹). Cannibalism could also be reduced by suppressing day / night alternations. During the on-growing of juveniles, perch were fed 'on demand' an extruded diet. Satisfactory fish husbandry data were recorded, with survival reaching 80 - 100 %, specific growth rates between 1.4 and 1.8 %·j⁻¹ and feeding efficiency up to 1.1. These data were not significantly affected by light intensity. Increasing daylength allowed to inhibit gonad development, improve growth without increasing N and P wastes. However, a continuous lighting impaired survival with high social interactions and aggressiveness. Day / Night alternations were found to be the main zeitgeber of feeding activity, with most of feed supply during the first half an hour following illumination under a LD 18 : 6. Influences of environmental factors and feeding rhythms on growth, size heterogeneity and body composition were discussed with a particular focus on sexual growth dimorphism in perch.

Discipline

SCIENCES

Mots-clés

Perca fluviatilis, photopériode, intensité lumineuse, croissance, hétérogénéité, cannibalisme, élevage larvaire, circuit fermé, composition corporelle, rythme alimentaire, gonadogenèse, bilan N - P.

Intitulé et adresse du laboratoire

Laboratoire de Sciences Animales, Musée et Aquarium de Nancy, 34 rue Sainte-Catherine, 54000 Nancy.