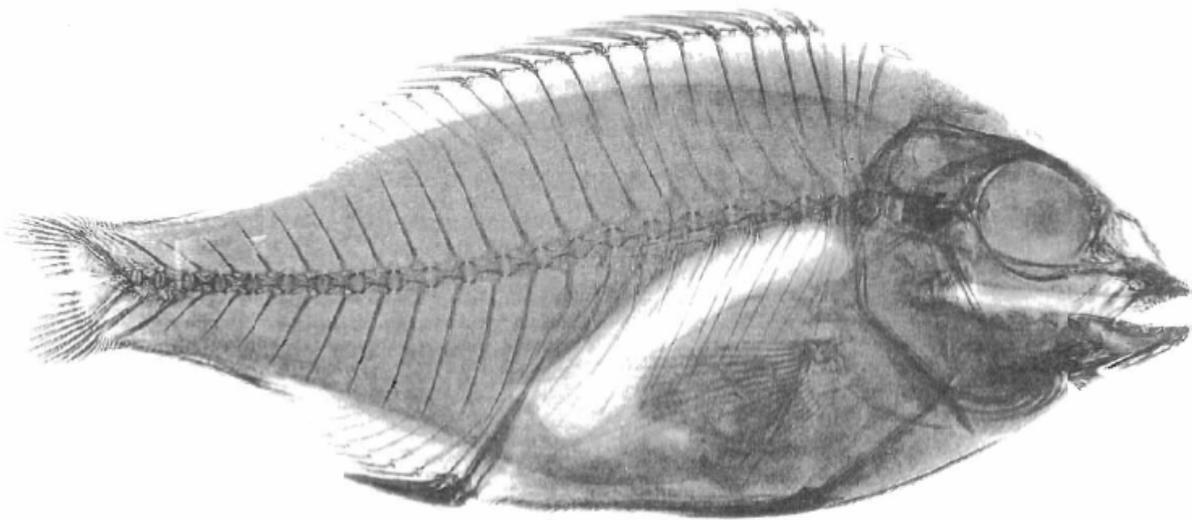


Thèse présentée à l'Université d'Aix Marseille II pour obtenir la grade de
Docteur es sciences

**Estimation et amélioration
des performances zootechniques
de l'élevage larvaire de
Dicentrarchus labrax et de *Sparus auratus***

Par

Béatrice Chatain



soutenue devant la commission d'examen

Monsieur F.Blanc (président)
Messieurs A Bourdillon, M. Girin, Z Massoud, P Sorgeloos (examineurs) et
Monsieur Y.Harache (invité)

Le 1er Juillet 1994

1. 2001

S

730
CHA
E

Thèse présentée à l'Université d'Aix Marseille II pour obtenir le grade de
Docteur es Sciences

ESTIMATION ET AMÉLIORATION
DES PERFORMANCES ZOOTECHNIQUES
DE L'ÉLEVAGE LARVAIRE DE
DICENTRARCHUS LABRAX
ET DE *SPARUS AURATUS*

par
B é a t r i c e C h a t a i n

s o u t e n u e d e v a n t l a c o m m i s s i o n d ' e x a m e n
Monsieur F. Blanc (président)
Messieurs A. Bourdillon, M. Girin, Z. Massoud, P. Sorgeloos (examineurs) et
Monsieur Y. Harache (invité)
l e 1 e r J u i l l e t 1 9 9 4

IFREMER-Bibliothèque de BREST

OBR34914

IFREMER
Bibliothèque
Centre de Brest
BP 70 - 29280 PLOUZANÉ X

61440

... demander

ne coûte qu'un instant d'embarras

ne pas demander

c'est être embarrassé

toute sa vie.

(proverbe japonais)

Mes plus profonds et sincères remerciements iront tout d'abord à Serge HEUSSNER, mon chargé de recherche au C.N.R.S. préféré, qui pendant 11 ans, a réellement tout fait pour qu'un jour cette thèse sorte d'abord de mes tiroirs, puis de ma tête et enfin de son ordinateur.

Je remercie Kinh-Luân LE, poissonologue, et Valérie HUSSON, cérébrographiste, pour leur aide inestimable à la mise en forme de ce document et leur soutien moral au cours des derniers virages de ce marathon intellectuel.

Je remercie Nadia OUNAÏS, Laurent DEBAS, Christian GRENZ, Éric GAUVRIT et Xavier CHATENET qui ont contribué, au cours de leur passage dans mon équipe, à l'exploitation d'une partie des résultats figurant dans cette thèse. Je leur dois des moments particulièrement intenses de travail et d'amitié.

Je remercie Marc SUQUET, chercheur à l'IFREMER, pour m'avoir autorisé à utiliser ses données. Son amitié, aussi vieille que cette thèse, m'a été particulièrement précieuse tout au long de ces années.

Je remercie Denis COVES, "chercheur trouveur" à l'IFREMER, pour avoir été un binôme sans pareil au cours de toutes ces années; sans son travail, le mien n'aurait jamais été valorisé.

Je remercie André BOURDILLON, professeur à l'Université d'AIX-MARSEILLE II, qui m'a fait comprendre et apprécier l'intérêt fondamental de la statistique employée à bon escient et je remercie Joël LE CAMPION et Jean-Pierre REYSS, maîtres de conférences de cette même université, pour avoir toujours répondu présent lorsqu'il a fallu passer de la théorie à la pratique.

Je remercie Marc TRAVERS, professeur à l'Université d'AIX-MARSEILLE II, pour m'avoir inculqué le bien le plus précieux du chercheur : la rigueur scientifique.

Je remercie sincèrement

Je remercie Yves HARACHE, coordinateur des programmes Poissons Marins à l'IFREMER pour son incommensurable soutien moral, ses "coups de pouce" et surtout ses "coups de gueule".

tous ceux qui ont

Je remercie Patrick SORGELOOS, professeur à l'Université de Gand, pour l'honneur et l'immense plaisir qu'il me fait de participer à ce jury.

mis à ma disposition

Je remercie Michel GIRIN, directeur de COFREPÊCHE, qui, en acceptant d'être mon directeur de thèse, a, plus que tout autre, fait preuve de patience.

leurs connaissances et leur soutien

Je remercie Zaher MASSOUD, directeur scientifique de l'IFREMER, qui, en acceptant de juger ce travail, m'a soutenu jusqu'au bout dans cette "démarche doctorale".

dans lesquels

Je remercie François BLANC, directeur du Centre Océanologique de Marseille et directeur de la formation doctorale, pour avoir accepté, malgré ses occupations innombrables, de présider ce jury.

j'ai puisé bien souvent,

Enfin, pour conclure cette salve, je remercie également, d'une certaine manière, tous ceux qui ont douté de l'intérêt de ce travail. Mouches du coche grandes ou petites, vous avez, sans le vouloir, fortement contribué à forger mon acharnement à l'achever.

parfois sans compter.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'art d'élever et d'adapter les animaux domestiques à des besoins déterminés - généralement alimentaires - constitue l'une des activités humaines les plus anciennes. Accumulant connaissances et expérience, cet art s'est prodigieusement transformé au fil des siècles, passant des techniques pastorales simples des origines aux méthodes actuelles de la zootechnie. De nos jours, le but principal des recherches abordées par cette discipline consiste en l'élaboration de techniques permettant l'expression optimale des performances des espèces animales soumises à élevage.

La zootechnie moderne doit intégrer, de ce fait, bon nombre de connaissances relevant de la biologie, de la physiologie ou encore de l'éthologie des espèces étudiées. L'évaluation pratique d'une technique nouvelle s'effectue principalement au travers de la détermination des différentes performances d'un cheptel induites par cette technique. En général, la première performance attendue concerne la capacité du cheptel à survivre aux contraintes environnementales qui lui sont imposées. D'autres performances, pour la plupart qualitatives, précisent les caractéristiques finales que l'éleveur souhaite voir acquérir par l'espèce : croissance, texture de chair ou couleur de robe, forme particulière etc... représentent autant de critères, souvent récents, qui sanctionnent les techniques modernes. Ainsi, le "rendement" - terme se rapportant classiquement à la survie et à la croissance d'un cheptel - n'est plus le seul critère de jugement, la seule référence.

L'aquaculture des poissons marins n'a pas échappé à cette évolution. Dans le cas particulier de la filière "loup et daurade", les exigences de performance pour les élevages larvaires ont évolué très rapidement, retraçant, en accéléré, l'évolution classique d'une filière agricole. A la naissance de la filière en France, entre 1975 et 1985, l'unique objectif se résume à "produire" des alevins, sans aucune référence de qualité. A cette époque, aucune exigence n'émane du grossisseur ou du consommateur, car il n'existe aucune norme particulière et la concurrence est absente du marché. En 1985, la première exigence qualitative émerge en même temps que les techniques de production se précisent : les alevins de loup et de daurade ne peuvent se vendre que s'ils possèdent une vessie natatoire fonctionnelle. En 1989, les juvéniles ne sont acceptés, en général, que sur présentation d'une radiographie attestant l'absence de déformations squelettiques. Aujourd'hui, les contraintes du marché

européen sur les techniques de filetage laisse prévoir que la prochaine exigence touchera le grossisseur, en imposant certains rendements de carcasse par exemple. Demain, probablement, le grossisseur exigera de l'écluseur la fourniture d'alevins possédant une capacité particulière à résister à certaines pathologies ou ayant des performances de croissance spécifiques.

Principes de l'évaluation de la performance d'un cheptel

L'évaluation des capacités d'une espèce à répondre aux conditions d'élevage auxquelles elle est soumise nécessite 4 étapes :

- le choix des caractères qui donneront une description de la population conforme aux préoccupations de l'étude réalisée sur l'espèce
- la mesure de ces caractères
- la réduction des données recueillies, par le calcul d'un petit nombre de résultats numériques
- et, enfin, l'interprétation de ces résultats qui, constituant l'acte d'évaluation lui-même, fournira une idée précise de l'état de la population.

Les caractères varient en intensité, ou en nature, chez les différents individus qui composent un cheptel et sont donc classés en deux groupes : les caractères quantitatifs et les caractères qualitatifs. L'intensité des premiers pourra être mesurée, les seconds seront indexés. Dans ce dernier cas, la population étudiée est divisée en catégories suggérées par la nature du caractère.

La mesure des caractères n'est jamais effectuée sur l'intégralité d'un cheptel. Pour des raisons d'économie ou de commodité, la collecte d'informations s'effectue sur un échantillon à partir duquel on généralise à l'ensemble de la population. Pour effectuer ce passage du particulier au général, il faudra donc effectuer un échantillonnage représentatif de la population. La meilleure estimation d'un caractère sera celle qui, exempte de biais, possèdera le plus petit intervalle d'incertitude. D'un point de vue statistique, ce sera celle qui tendra le plus vite vers l'espérance mathématique du paramètre, lorsque le nombre d'observations augmentera. Le choix d'une stratégie d'échantillonnage dépendra, quant à lui, du but de l'étude, des contraintes techniques et instrumentales, de la structure de la population échantillonnée et des impératifs mathématiques concernant

la nature et la structure des données à traiter.

Les données fournies par l'échantillon sont dépouillées méthodiquement et une critique des renseignements recueillis portée successivement sur le procédé d'observation, sur l'observateur et enfin sur les résultats. L'interprétation des résultats consiste généralement à les confronter à des normes qualifiant/quantifiant l'état optimal du caractère mesuré.

Limites des critères d'évaluation

L'arsenal des outils d'évaluation des performances d'un élevage aquacole est vaste et relève, comme nous l'avons vu précédemment, de disciplines diverses. Chaque outil possède cependant ses limites propres, qui définissent le cadre plus ou moins strict de son application et sa capacité d'évaluation. Ainsi, la majorité des critères utilisés actuellement permettent d'obtenir une évaluation instantanée correcte de l'état d'un cheptel, mais n'ont qu'un caractère prédictif limité. L'évaluation quantitative d'un stock, par exemple, ne permet d'obtenir qu'une information *a posteriori* de ses capacités de survie. Seuls les tests de résistance, appliqués à un échantillon du cheptel et consistant à imposer, de façon ponctuelle, des conditions stressantes, peuvent revêtir une valeur prédictive, dont l'interprétation est souvent limitée. Étant, en effet, totalement inféodés à la nature du stress, ces tests peuvent difficilement être le témoin de la capacité générale du cheptel à survivre aux futures conditions d'élevage. Les tests les plus classiques concernent la résistance à des salinités extrêmes ou à l'exondation.

Les caractères morphométriques ou morphoanatomiques permettant d'évaluer la taille, le poids, la dispersion, la structure d'une population ou la conformité du développement des animaux ne donnent, eux aussi, qu'une image instantanée de la qualité du cheptel. L'existence de normes pourra contribuer à donner à certains de ces descripteurs un pouvoir prédictif. Les courbes de croissance, par exemple, ou encore la connaissance de la chronologie du développement d'un organe permettent, dans une certaine mesure, de prévoir l'évolution future d'un cheptel. Mais la valeur de cette extrapolation reste inféodée au respect strict de certaines conditions d'élevage, qui ne sont pas toujours clairement définies.

Les paramètres physiologiques mesurables sont nombreux. Qu'ils soient acteurs ou résultats d'activités métaboliques diverses (hormones, protéines, lipides, glucides, vitamines, pigments, enzymes, ADN, ARN etc...), ces descripteurs traduisent la bonne santé d'un cheptel ou indiquent, au contraire, des dysfonctionnements métaboliques. Ils ne sont cependant que rarement utilisés - si ce n'est à des fins expérimentales - car ils nécessitent souvent des appareils de mesure sophistiqués, aux coûts d'analyse élevés. Cette limitation tient aussi, et peut-être surtout, à la grande variabilité des résultats d'un laboratoire à l'autre et à l'absence de standardisation des méthodes et des normes. Ces limitations sont tout à fait dommageables, car les paramètres physiologiques pourraient être, sans conteste, des outils prédictifs particulièrement performants.

Les critères éthologiques constituent la troisième catégorie de critères dont dispose l'aquaculteur. Le comportement des animaux en élevage résulte d'un ensemble complexe d'interactions physiologiques en réponse à l'environnement et traduit, de ce fait, l'adéquation des conditions d'élevage aux besoins de l'espèce. L'aquaculteur apprenant vite, par exemple, à distinguer les comportements anormaux ou pathologiques annonciateurs de désastres futurs, on serait tenté d'accorder à ces critères une valeur prédictive certaine. Cependant, étant par nature très subjectifs, ces critères demeurent difficilement quantifiables et font appel à l'expérience de l'utilisateur, qualité qui se transmet difficilement et avec beaucoup de perte d'information.

Les objectifs

L'aquaculture des poissons marins a trop longtemps été considérée, en France et ailleurs dans le monde, comme une discipline de second rang, une science approximative, empirique, manquant de rigueur et de méthode. En fait il apparaît maintenant très clairement, avec le recul, que ces défauts de jeunesse tenaient à ce que les adeptes de l'époque - *artisans* solides possédant expérience et savoir-faire - privilégiaient l'exploration de toutes sortes de pistes nouvelles, au détriment de l'élaboration de méthodologies et de normes bien définies. Depuis une dizaine d'années cependant, le passage du domaine artisanal au domaine scientifique s'est effectué progressivement par la description de ces standards. La rationalisation des techniques permet maintenant de toucher un public plus important, comme en

témoignent aujourd'hui les 48 fermes marines en activité en France, là où 5 seulement existaient en 1982.

Cette thèse résume quelques-unes des étapes de cette évolution. Les travaux présentés ont pour but d'analyser les outils dont dispose le zootechnicien pour estimer la performance des élevages de deux espèces de poissons marins de première importance économique en Europe : le loup, *Dicentrarchus labrax* et la daurade, *Sparus auratus*. Ce travail est limité aux phases larvaire et de nurserie de ces élevages, c'est-à-dire à la période de trois mois séparant la ponte et l'éclosion du stade où les animaux parviennent à leur forme définitive (vers 1-2 g). Cette phase, communément appelée phase d'écloserie par les producteurs, est la plus délicate de la vie de ces deux espèces, celle où surviennent les principales crises de mortalité.

L'objectif est double : d'une part, effectuer une synthèse des critères utilisés ou utilisables pour caractériser la performance d'un cheptel et, d'autre part, évaluer les méthodes d'estimation de ces critères en définissant leurs limites d'utilisation et leur degré de précision. Des modifications techniques ou mathématiques sont apportées, le cas échéant, pour améliorer cette précision. Dans certains cas, nous proposons également des techniques nouvelles pour compenser soit l'absence, soit la grande imprécision d'une méthode d'estimation.

partie I

MATERIEL ET METHODES

Les théoriciens font des expériences dans leur tête; les expérimentateurs, eux, doivent en plus se servir de leurs mains. Les théoriciens sont des penseurs, les expérimentateurs des artisans. Le théoricien n'a pas besoin de complices; l'expérimentateur doit réunir des étudiants en thèse, cajoler les techniciens, flatter les assistants de labo. Le théoricien travaille dans un endroit idéal, à l'abri du bruit, des vibrations, de la poussière. L'expérimentateur, lui, vit dans l'intimité de la matière comme un sculpteur avec son argile, luttant avec elle pour la façonner, l'apprivoiser. Le théoricien invente ses propres compagnons, comme un naïf Roméo inventerait sa Juliette idéale. Les amours de l'expérimentateur, elles, transpirent, se plaignent, et pètent.

*James GLEICK, La Théorie du Chaos.
Vers une Nouvelle Science .*

Ce chapitre décrit le matériel et les méthodes communs à l'ensemble des élevages qui ont été menés pour réaliser ce travail. Les aspects techniques propres à chaque expérience sont présentées dans les chapitres correspondants.

1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Les deux espèces qui font l'objet de cette étude appartiennent à la super classe des Poissons, classe des Ostéichthyens, super ordre des Téléostéens, ordre des Perciformes, sous ordre des Percoides et, respectivement, à la famille des Serranidés pour le loup, *Dicentrarchus labrax*, et des Sparidés pour la daurade royale, *Sparus auratus*.

1.1. Reproducteurs



La plupart des larves et juvéniles qui ont servi à nos expériences proviennent des géniteurs captifs de la station IFREMER de Palavas les Flots. Le stock de reproducteurs de daurade est composé de 130 kg de géniteurs, le stock reproducteur de loup de 400 kg. Parmi ces animaux, 60% ont été élevés *in situ* et 40% pêchés en milieu naturel. Ces géniteurs sont d'abord acclimatés pendant 4 à 6 mois dans des bassins circulaires de 5 m³ avant d'être placés dans des bassins de maturation rectangulaires de 12 m³ (fig. 1).

Chaque année la classe d'âge la plus ancienne, représentant 20 à 25% du cheptel, est éliminée afin d'éviter le vieillissement du stock et une diminution de la variabilité génétique. Elle est remplacée par des animaux plus jeunes : mâles de 1 à 2 ans et femelles de 3 à 4 ans, choisis parmi les individus les plus gros et ne présentant aucune malformation morphologique externe.

La proportion théorique pour constituer un stock de reproducteurs est d'environ un mâle pour deux femelles. Le poids moyen des mâles est d'environ 0,8 kg pour le loup et 1,2 kg pour la daurade; le poids moyen des femelles est de 1 kg pour le loup et de 1,8 kg pour la daurade.

Ces animaux sont nourris de granulés secs (Aqualim; Reproducteurs-7 mm) distribués *ad libitum* 5 jours sur 7 tout au long de l'année. Ce régime est complété, deux fois par semaine, par des aliments frais (moules et crabes pour la

daurade et poissons divers, maigres et gras, pour le loup).

1.2. Maturation et ponte

Chez les poissons, la maturation et la ponte sont généralement régulées par l'éclairage et la température. La photophase agit surtout sur le développement des premiers stades ovocytaires et la température sur les derniers stades et plus particulièrement pour déclencher la ponte (KUO *et al.*, 1973). En Méditerranée, dans des conditions naturelles de maturation, la période d'obtention des œufs est limitée à 2-3 mois. Les deux espèces pondent à partir de 12-13°C dans la phase ascendante du cycle photopériodique, de décembre à mars (LUMARE, 1978). La température optimale pour la gamétogénèse est de 14-15°C pour la daurade et de 20-22°C pour le loup. Pour la ponte, l'optimum est de 16-18°C pour la daurade et de 13-15°C pour le loup.

Des décalages artificiels de ponte sont obtenus par manipulation des cycles thermopériodiques et photopériodiques (GIRIN et DEVAUCHELLE, 1978) ou photopériodiques uniquement (SUQUET, 1986; DEVAUCHELLE et COVES, 1988). Ces techniques permettent d'obtenir des œufs toute l'année et d'ajuster les périodes de ponte au planning d'élevage.

A Palavas, la gamétogénèse de la daurade est contrôlée par une réduction de la durée d'éclairage de 16 à 9 heures, effectuée en 4 à 5 mois. Un ajustement thermique à 15°C est effectué deux mois avant d'atteindre une photophase de 9 heures (L.D. 9-15) (BOUGET, 1988). Pendant toute la durée de la ponte, la photophase est stabilisée à 9 heures (L.D. 9-15) et la température à 16-18°C (DEVAUCHELLE, 1980; 1984). La production d'œufs est, en moyenne, de 15 000 à 30 000 œufs par kilogramme de femelle et par jour. Les pontes sont spontanées et réalisées en plusieurs ovipositions successives. La fécondation est naturelle. L'arrêt de la saison de ponte est provoqué par une diminution de la température ou par une remontée de la durée d'éclairage.

Pour le loup, le décalage des pontes s'effectue en agissant sur la photophase et la température. La gamétogénèse est contrôlée par une réduction de la durée d'éclairage de 15-16

à 8-9 heures et une descente de la température de 24 à 14°C, effectuée en 4 à 5 mois. La ponte s'effectue pendant une remontée de la photophase de 8-9 heures à 11-15 heures (cycle de 24 h) et une diminution de la température de 20-21 à 11-9,5°C selon les programmes de décalage (retardé ou avancé) (BOUGET, 1988). La production moyenne d'œufs est de 200 000 œufs par kilogramme de femelle et par ponte. Les pontes, spontanées ou provoquées, s'effectuent en une à trois ovipositions (BARNABÉ, 1976a). L'hormone utilisée pour l'induction est la Luteinizing Hormone-Releasing Hormone (10 µg par kilogramme). La ponte survient environ 72 heures après l'injection (à 13°C). La fécondation est naturelle.

1.3. Incubation des œufs

Les œufs fécondés, flottants, sont récoltés à la surverse des bassins dans des collecteurs de 100 litres en toile à plancton de 600 µm (fig.1) et dénombrés (§ II.1). Les œufs morts, sédimentant, sont éliminés et les œufs viables sont transférés dans des incubateurs cylindriques de 40 litres en toile à plancton de 300 µm immergés dans des bassins de 0,5 m³ de type "raceway" (BÉDIER *et al.*, 1984) (fig.2). Dans chaque incubateur, une aération centrale et deux alimentations en eau, l'une tangentielle à la paroi et l'autre arrivant par le fond, permettent d'homogénéiser délicatement les œufs dans le milieu. La température d'incubation est identique à celle de la ponte. Selon la température, l'éclosion a lieu 72 à 96 heures après la ponte pour le loup et 48 à 72 heures après la ponte pour la daurade. Les larves juste écloses sont dénombrées (§ II.2) avant d'être transférées dans les bassins d'élevage.

2. STRUCTURES D'ÉLEVAGE

Les expériences sont réalisées dans deux types d'unités complémentaires. L'unité dite expérimentale, composée d'un grand nombre de petits bassins et l'unité dite pilote, composée d'un petit nombre de grands bassins.

Dans la première unité, les paramètres étudiés sont soumis à une investigation monofactorielle. Les protocoles répondent à des plans d'expériences stricts destinés à l'analyse statistique classique. Dans la seconde unité, des bilans sont effectués qui permettent de tester, à une échelle de

production, plusieurs résultats obtenus individuellement dans les bassins expérimentaux. Cette unité permet également de vérifier la validité technique et les implications économiques des améliorations obtenues à l'échelle expérimentale.

2.1. Structures expérimentales

Unité larvaire

La phase larvaire débute avec l'éclosion et s'achève avec le début de la métamorphose de la larve.

L'unité d'élevage se compose de trois séries indépendantes de 8 bassins cylindroconiques abritées dans un hall à toiture partiellement translucide (fig. 3). Les bassins, d'un volume utile de 0,5 m³, sont en résine de polyester. Ils sont recouverts d'une couche intérieure de "gel-coat" noir et isolés individuellement de la lumière du jour par une bâche plastique.

Ces bassins peuvent être utilisés en circuit ouvert ou fermé. Dans ce dernier cas, ils sont montés en parallèle avec un filtre biologique et un bassin tampon de 0,5 m³ (fig. 3). Chaque bassin est alimenté en eau, par gravité, par le bassin tampon dans lequel s'effectue le mélange de l'eau de mer brute et de l'eau de mer réchauffée (27 ± 3 °C). Cette eau est filtrée à 20 µm. La sortie d'eau est protégée par un filtre en maille de 80, 180 ou 500 µm selon les besoins. Un diffuseur d'air, placé au fond de chaque bassin, crée un mouvement régulier ascendant de la masse d'eau et permet de maintenir un niveau d'oxygène dissous supérieur à 5 ppm.

L'éclairage artificiel est assuré par deux tubes fluorescents type blanc industrie (TDL 18/33), de 0,59 m de longueur, fixés à 1,20 m au-dessus de la surface de l'eau au centre de chaque bassin. L'éclairage dispensé par un tube fluorescent n'est pas homogène; mesuré en périphérie des bassins il est inférieur de 10 à 20% à celui du centre. Les éclairages indiqués dans ce travail correspondent à des mesures effectuées au centre des bassins.

Unité nurserie

La phase nurserie débute avec la métamorphose et s'achève lorsque le juvénile a atteint 1 à 2 g. Elle coïncide avec le début du sevrage (passage de la nourriture vivante à la



PHOTO CONTACT M. SANGLIFO



PHOTO CONTACT M. SANGLIFO

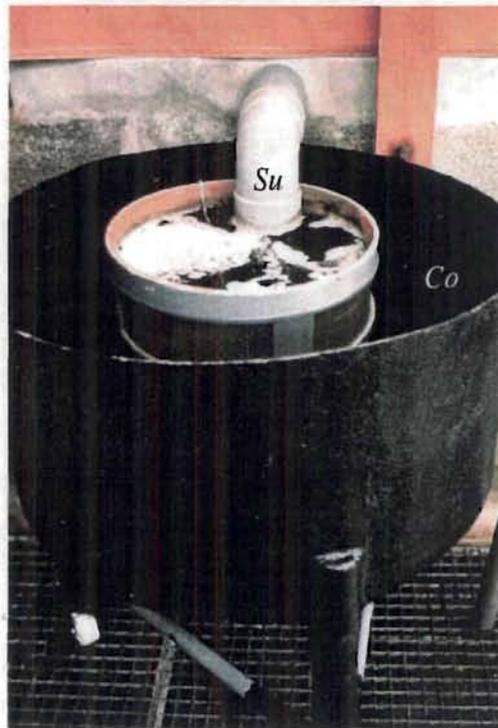


Figure 1. Unité de reproduction. Ba : bassin d'acclimatation; Bm : bassin de maturation; Co : collecteur d'œufs; Su : surverse.



Figure 2. Unité d'incubation. Pi : panier d'incubation en toile à plancton; Ae : aération centrale; Ea : entrée d'eau de surface.



PHOTO CONTACT II SNE/EPD

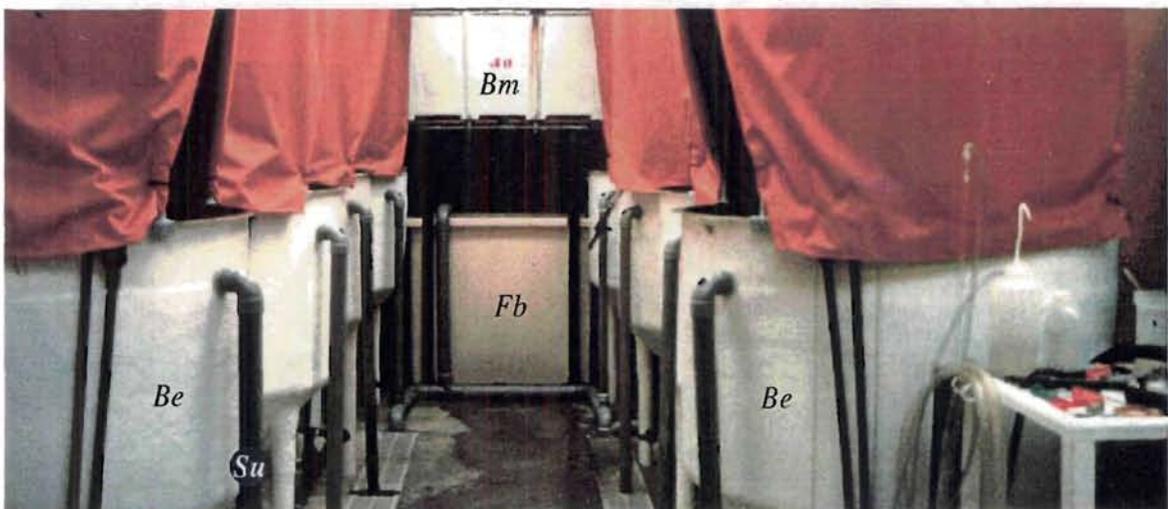


Figure 3. Unité expérimentale d'élevage larvaire. Be : bassin d'élevage; Su : surverse; Bm : bassin de mise en charge; Fb : filtre biologique.

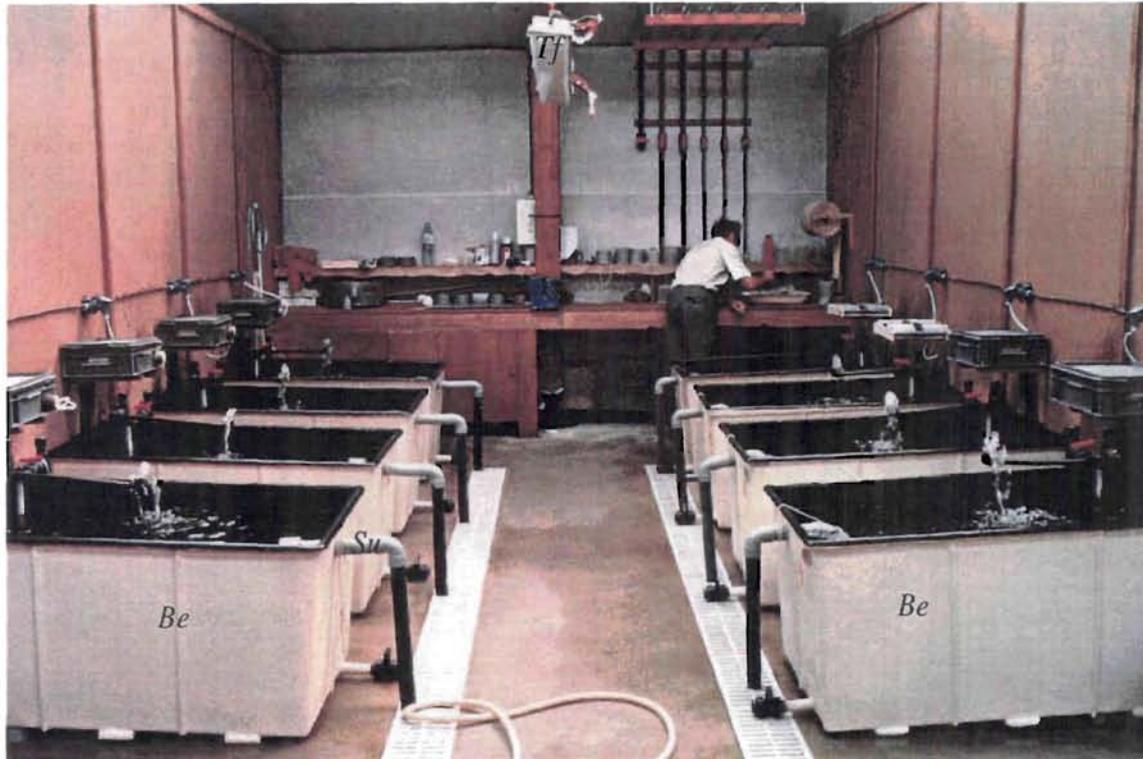


PHOTO: CONTACT M. SARRUPO



PHOTO: CONTACT M. SARRUPO

Figure 4. Unité expérimentale de nurserie. Be : bassin d'élevage; Su : surverse; Fs : filtre de sortie; Cd : colonne de désaturation; Tf : tubes fluorescents.

nourriture inerte) qui s'effectue dans des unités différentes des unités larvaires.

L'unité de nurserie se compose d'une série de 16 bassins rectangulaires, disposés en deux travées de 8 et abrités dans un hall à toiture partiellement translucide (fig.4). Les bassins, d'un volume utile de 0,5 m³, sont en résine de polyester. Ils sont recouverts d'une couche intérieure de "gel-coat" noir.

Ces bassins sont utilisés en circuit ouvert. Ils sont alimentés en eau, par gravité, par un bassin tampon de 3,5 m³ dans lequel s'effectue le mélange de l'eau de mer brute et de l'eau de mer réchauffée (27 ± 3 °C). Cette eau est filtrée, sur sable, à 10-20 µm. Une colonne de désaturation, propre à chaque bassin, assure l'équilibre des pressions gazeuses de l'eau et de l'atmosphère. La sortie d'eau est protégée par un filtre en maille de 0,5 à 1 mm.

Un diffuseur d'air, placé au fond de chaque bassin, permet de maintenir un niveau d'oxygène dissous supérieur à 5 ppm.

L'éclairage et la photophase sont naturels ou artificiels. Dans ce dernier cas, deux tubes fluorescents du type blanc industrie éclairent l'allée centrale séparant en deux chaque travée de 8 bassins (fig.4).

2.2. Structures de production pilote

Unité larvaire

L'unité d'élevage se compose de 4 bassins cylindroconiques en résine de polyester armée. D'un volume utile de 2 m³, ils sont recouverts d'une couche intérieure de "gel-coat" noir et protégés de la lumière du jour par une bâche plastique (fig.5). Ces bassins en circuit fermé, sont montés en parallèle avec un bassin tampon de 1,5 m³ dans lequel s'effectue le mélange de l'eau de mer brute et de l'eau de mer réchauffée (27 ± 3°C), un filtre à sable (CHF), un filtre à Ultraviolet (U1 PE Katadyn) et un filtre biologique (CHF). Chaque bassin est alimenté en eau, à partir du bassin tampon, par une pompe. Une colonne de désaturation, propre à chaque bassin, assure l'équilibre des pressions gazeuses de l'eau et de l'atmosphère. La sortie d'eau est protégée par un filtre en maille de 80, 180 ou 500 µm. Un diffuseur d'air, placé au fond

de chaque bassin crée un mouvement régulier ascendant de la masse d'eau et permet de maintenir un niveau d'oxygène dissous supérieur à 5 ppm.

L'éclairage artificiel est assuré par deux tubes fluorescents type blanc industrie (TDL 18/33), de 1,50 m de long, fixés à 1,20 m au-dessus de la surface de l'eau, au centre de chaque bassin.

Unité nurserie

La nurserie se compose de deux bassins cylindriques abrités dans un hall à toiture partiellement translucide. Les bassins, d'un volume utile de 10 m³, sont en résine de polyester armée. Ils sont recouverts d'une couche intérieure de "gel-coat" bleu (fig.6).

Ces bassins sont montés en parallèle avec un circuit fermé du même type que celui décrit pour l'unité larvaire. Chaque bassin est alimenté en eau à travers une colonne de désaturation et la sortie d'eau est protégée par un filtre en maille de 500 à 1 000 µm.

Une série de 4 à 5 diffuseurs d'air, placés au fond des bassins, permet de maintenir un niveau d'oxygène dissous supérieur à 5 ppm.

L'éclairage et la photophase sont naturels ou artificiels. Dans ce dernier cas, deux tubes fluorescents du type blanc industrie sont utilisés par bassin. Leurs caractéristiques sont identiques à celles des tubes utilisés dans l'unité larvaire.

3. TRAITEMENT DE L'EAU

L'utilisation du circuit fermé a pour but de diminuer la variabilité temporelle de la qualité de l'eau. Elle constitue également une économie d'énergie non négligeable puisque la majeure partie de la production larvaire s'effectue en période hivernale et nécessite le réchauffement d'importantes quantités d'eau. Les expériences réalisées en circuit fermé sont spécifiées dans les chapitres correspondants.

Le traitement de l'eau de l'unité expérimentale larvaire s'effectue par un simple passage sur filtre biologique. Ce dernier est composé d'un bassin de 0,5 m³, rempli d'un

support bactérien constitué de granulés d'argile expansée cuite de 20 à 30 mm de diamètre (Biogrog).

Le traitement de l'eau des unités larvaires et de nurseries pilotes est plus complet. Il s'effectue en trois étapes : une filtration mécanique sur sable (granulométrie = 0,3-0,5 mm), un passage sous Ultraviolet (U1 PE Katadyn) et une filtration biologique. Le support bactérien est également composé de Biogrog. Il est chloré, rincé et séché pendant trois mois avant d'être utilisé pendant 8 mois.

Des résistances chauffantes thermostatées, immergées dans le Biogrog (unités expérimentales) ou dans le bassin tampon (unités pilotes), permettent d'obtenir les gammes de température nécessaires à l'élevage.

Les filtres biologiques sont activés en enrichissant l'eau en azote ammoniacal à partir de chlorure d'ammonium (3 à 6 mg l⁻¹). Le principe est de favoriser le développement des bactéries nitrifiantes présentes en faible concentration dans l'eau de mer. Ces micro-organismes transforment l'ammoniaque en nitrites puis en nitrates qui sont moins toxiques pour le poisson. La nitrification apparaît 15 à 20 jours après l'ensemencement initial. La disparition du pic de nitrites, vers le 20-30ème jour, signale que l'utilisation du filtre est possible. La durée minimale nécessaire à l'activation du filtre est de trois semaines à un mois à 19°C. Cette durée peut être écourtée de deux semaines en utilisant une température de 28°C.

Les concentrations moyennes en azote ammoniacal, nitreux ou nitrique mesurées au cours de nos expériences, en circuit ouvert ou fermé, sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1. Concentrations moyennes en azote ammoniacal (N-NH₄), azote nitreux (N-NO₂) et azote nitrique (N-NO₃) mesurées en circuits ouvert et fermé.

Concentration (mg l ⁻¹)	N-NH ₄	N-NO ₂	N-NO ₃
Circuit ouvert	0,05	0,002	0,2 à 0,3
Circuit fermé	0,02	0,01 à 0,02	4 à 5
Valeurs critiques (données IFREMER)	0,30	0,30	pas de toxicité connue

4. CARACTÉRISTIQUES DE LA NOURRITURE

4.1. Choix et distribution des proies

La réalisation de l'élevage larvaire de la daurade nécessite l'utilisation de deux proies vivantes : le rotifère *Brachionus plicatilis* et le crustacé branchiopode *Artemia franciscana*. Pour le loup, seul l'artémie est nécessaire.

Rotifère

Le *Brachionus plicatilis* est une espèce euryhaline qui constitue la première nourriture des larves de la majorité des poissons marins en élevage. Cette proie est souvent utilisée parce que son élevage est facile, sa qualité nutritive contrôlable (HIRATA, 1979; GATESOUBE, 1984; LE MILINAIRE, 1984) et sa taille petite (< 400 µm). FUKUSHO et IWAMOTO (1980, 1981), HINO (1981), HITO *et al.* (1981) et FUKUSHO et OKAUCHI (1982) ont isolé les deux souches génétiquement différentes que nous utilisons : le type S (Small rotifer), d'une taille de 140 à 220 µm, et le type L (Large rotifer) mesurant entre 230 et 320 µm.

Les premières proies sont distribuées dès l'ouverture de la bouche des larves de daurade (4-5ème jour). La quantité de rotifères introduite dans le milieu est fonction du volume d'élevage et non pas de la consommation réelle car les capacités prédatrices des jeunes larves sont très limitées. Leurs capacités locomotrices sont, en effet, très réduites durant les jeunes stades et il est nécessaire de faciliter la rencontre proies-larves. Dans nos expériences, une concentration moyenne de 10 proies par millilitre (réajustée deux fois par jour) est utilisée.

Artémie

L'artémie est un crustacé vivant dans les eaux saumâtres qui a la possibilité de pondre des œufs de durée où l'embryon déshydraté reste en diapause. La taille du stade *nauplius* est comprise entre 428 et 517 µm selon les souches (VANHAECKE et SORGELOOS, 1980). Ce type de proies est largement utilisé pour nourrir les larves de diverses espèces telles que le loup (GIRIN *et al.*, 1975; BARNABÉ, 1976a, 1980) ou la daurade (PERSON-LE RUYET et VERILLAUD, 1980). Pour le loup, l'artémie est utilisée directement à partir



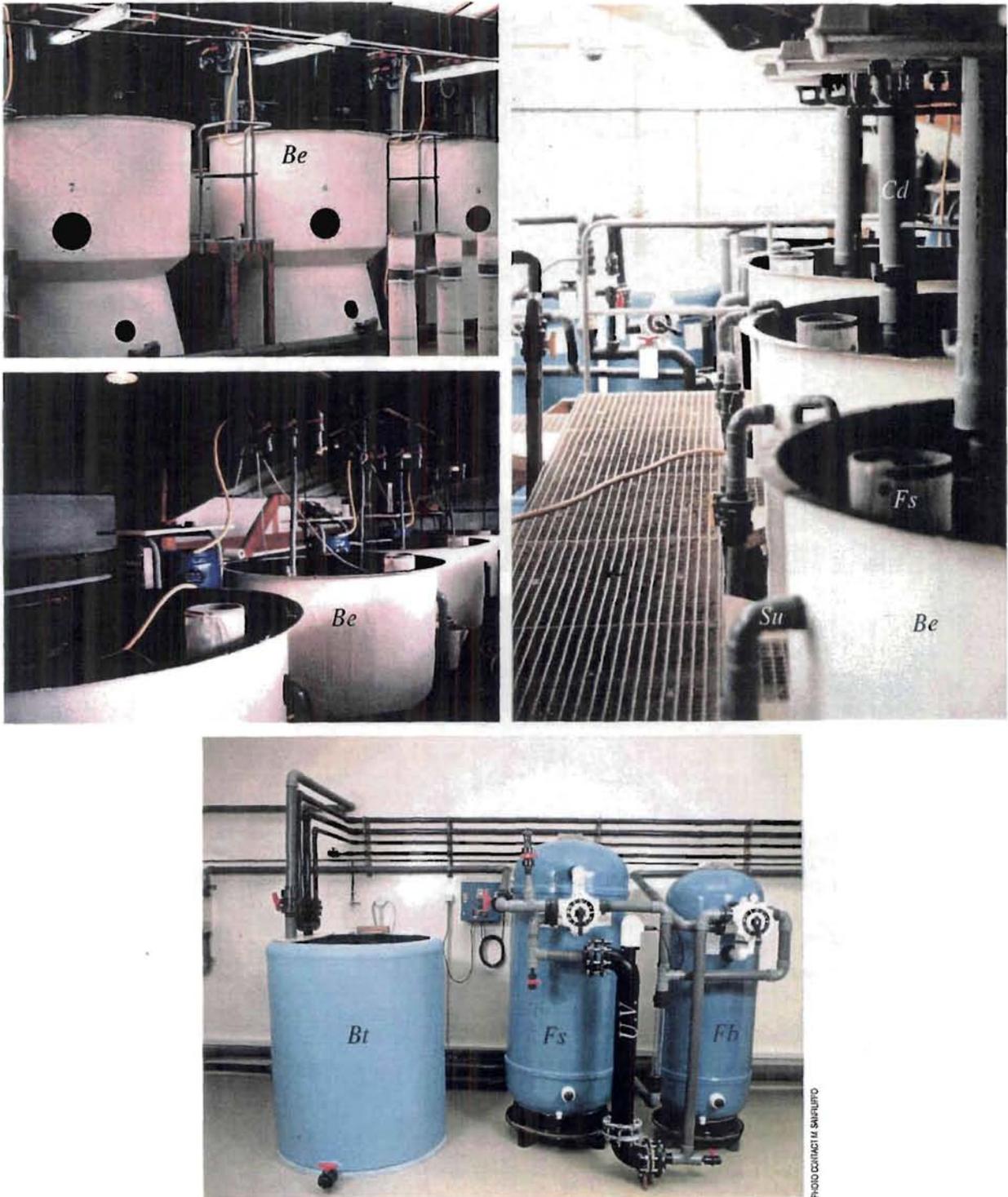


Figure 5. Unité de production pilote d'élevage larvaire. Be : bassin d'élevage; Su : surverse; Fs : filtre de sortie; Cd : colonne de désaturation; Bt : bassin tampon; Fs : filtre à sable; U.V. : colonne Ultraviolet; Fb : filtre biologique.

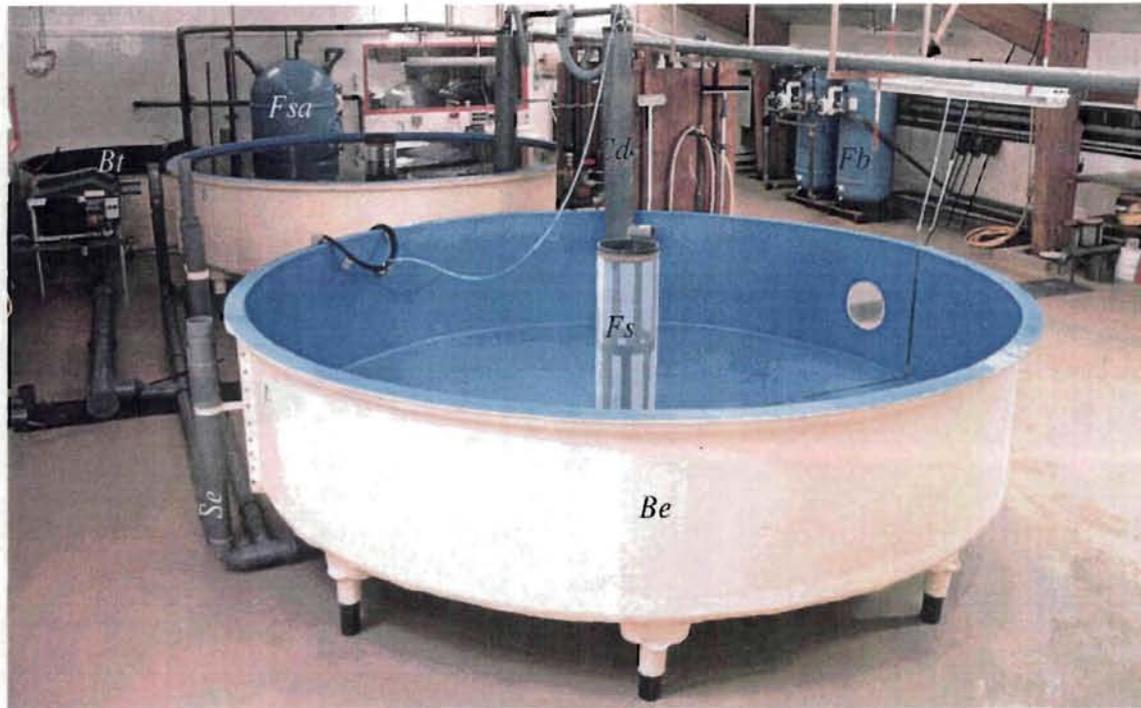


PHOTO CONTACT N. SANGLUPPO

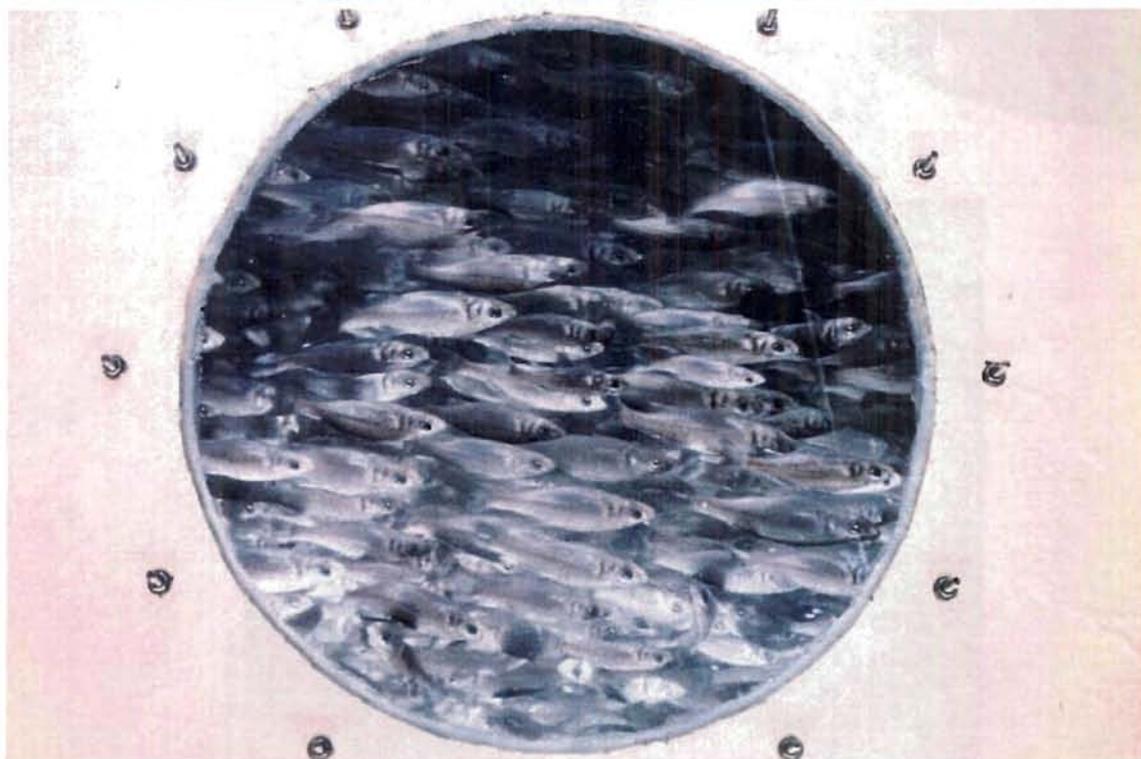


PHOTO CONTACT N. SANGLUPPO

Figure 6. Unité de nurserie pilote. Be : bassin d'élevage; Se : sortie d'eau; Fs : filtre de sortie; Cd : colonne de désaturation; Bt : bassin tampon; Fsa : filtre à sable; Fb : filtre biologique. Juvéniles de *Dicentrarchus labrax*.

du 8ème jour d'élevage et pour la daurade, au plus tôt à partir du 15ème jour. Les quantités distribuées sont ajustées journalièrement en fonction de la consommation.

4.2. Culture des proies

Rotifère

La culture du rotifère à grande échelle que nous utilisons, est décrite par AUDINEAU *et al.* (1984) et COVES *et al.* (1985). Elle s'effectue à partir d'individus prélevés dans le milieu naturel. Les souches sont maintenues à 18°C et 25‰, à une concentration maximale de 30 à 40 rotifères par millilitre. Elles sont nourries d'algues unicellulaires *Tetraselmis suecica*. Au fur et à mesure que les animaux se multiplient, le volume d'élevage est progressivement augmenté jusqu'à atteindre 200 rotifères par millilitre dans un volume de 0,5 m³. L'élevage proprement dit, est ensuite réalisé dans des bassins cylindroconiques de 2 m³ à une salinité de 36‰ et une température de 27°C (fig.7). Une concentration moyenne de 200 individus par millilitre est maintenue dans les bassins par des prélèvements journaliers. L'eau utilisée pour l'élevage est filtrée sur 1 µm et stérilisée sous Ultraviolet (fig.7).

L'alimentation du rotifère est constituée de levure fraîche de boulangerie distribuée tous les jours en trois repas et d'algues unicellulaires vivantes (*Tetraselmis suecica*, le plus souvent ou *Monochrysis lutherii*) distribuées tous les deux jours. La technique de production des algues utilisée ici, est décrite par AUDINEAU et BLANCHETON (1986).

La qualité nutritionnelle des rotifères peut être facilement modifiée par l'utilisation de diverses émulsions. L'ingestion de ces enrichissements dure de 1 à 24 heures selon le type d'émulsion utilisée. Cette opération s'effectue dans d'autres bassins que les bassins d'élevage, après concentration des rotifères jusqu'à 500 individus par millilitre.

L'enrichissement achevé, les rotifères sont collectés et rincés dans un collecteur en maille de 40 µm avant d'être distribués aux poissons. Pour les larves de daurade, deux enrichissements sont utilisés : l'un à base d'huile de foie de morue, l'autre à base d'autolysat de poissons (OUNAÏS-GUSCHMANN, 1989).

Artémie

L'élevage de l'artémie à grande échelle a fait l'objet de nombreuses études (PERSON-LE RUYET, 1975; SORGELOOS, 1983; AUDINEAU *et al.*, 1984; VERSICHELE *et al.*, 1985; LÉGER *et al.*, 1986). Les œufs de résistance sont de provenances diverses, mis en conserve et commercialisés par de nombreux industriels. Les différentes souches employées ont des critères dimensionnels et nutritionnels adaptés aux besoins de chaque espèce. La souche que nous employons pour la daurade est originaire de Californie et commercialisée par la San Francisco Bay Brand Company. Les deux souches que nous employons pour le loup, commercialisées par les Salins du Midi, sont originaires du Brésil et des États-Unis (Utah).

Pour obtenir les *nauplii*, les œufs sont immergés dans de l'eau de mer à 25°C et 35‰ (bassins cylindroconiques de 2 ou 4 m³, (fig. 8), à une concentration de 1 à 5 g l⁻¹. L'éclosion a lieu 20 à 30 heures plus tard et les *nauplii* sont récoltées sur tamis de 80 µm après décantation des coques. Le rendement à l'éclosion est de 1 million de *nauplii* pour 4 à 8 g de cystes. Pour obtenir des *metanauplii*, les *nauplii* sont élevés environ 24 heures supplémentaires, à des densités de 100 à 300 millions d'individus par mètre cube et nourries d'un mélange de levure fraîche et de prémix vitaminique (IFREMER).

La qualité nutritionnelle des *metanauplii* est modifiée par un enrichissement directement déversé dans le milieu d'élevage pendant 24 heures. Pour les larves de loup et de daurade, il s'agit du même enrichissement lipidique industriel, le Selco commercialisé par Artemia System. L'enrichissement achevé, les artémies sont collectées sur tamis de 80 µm et abondamment rincées à l'eau douce avant d'être distribuées aux poissons.

4.3. Aliments artificiels

L'aliment artificiel est distribué pour la première fois aux larves pendant le sevrage. Pour nos expériences, deux particules industrielles différentes sont utilisées, d'une taille comprise entre 200 et 400 µm. Elles sont commercialisées l'une par Aqualim (A200-400), l'autre par France Aquaculture (Sevbar). Le granulé de taille supérieure (400-600 µm ou 600-

800 µm) est commercialisé par Aqualim.

La distribution de l'aliment est assurée par distributeurs séquentiels à vibrations ou par tapis roulant, selon les expériences. La quantité de nourriture distribuée est ajustée en fonction de la consommation apparente des larves; elle est d'environ 4 à 10% de la biomasse par jour pendant le sevrage et la phase nurserie .

5. TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Deux techniques d'élevage sont utilisées dans ce travail. La technique dite intensive, qui correspond à charges larvaires d'une centaine d'individus par litre, et la technique semi-intensive, pour des charges larvaires d'une dizaine d'individus par litre.

5.1. Technique Intensive

Chez les deux espèces, l'élevage larvaire dure 40 jours et la nurserie deux mois. Ces deux phases s'effectuent dans des salles différentes, ce qui autorise la réalisation d'un plus grand nombre de cycles successifs.

Loup

Le milieu d'élevage est renouvelé de 30% par heure pendant les 20 premiers jours. Par la suite, le débit augmente progressivement pour atteindre 75% au 35ème jour, puis 100% au delà.

La température de l'eau, pendant les 8 premiers jours, est la même que la température de la ponte (14-15°C). Elle est ensuite augmentée d'un degré par jour, jusqu'à ce qu'elle atteigne 20-21°C, température qui sera maintenue jusqu'en fin de nurserie.

✱ La salinité est abaissée de 36 à 25‰ par un ajout d'eau douce pendant les premières 48 heures. Elle est ensuite remontée progressivement à 36‰, en 8 jours, à partir du 30ème jour. Elle ne sera ensuite plus modifiée jusqu'à la fin de l'élevage.

L'éclairage ne débute qu'au 8ème jour. Les larves sont maintenues à l'obscurité jusqu'à cet âge, pour éliminer la

phase d'alimentation à base de rotifères; à 8 jours, les larves de loup ont, en effet, suffisamment grossi sur leurs propres réserves pour être capables de se nourrir directement d'artémies. L'éclairage augmente progressivement de 150 lux à 1 500 lux, du 8ème au 40ème jour, et la photophase de 6 à 16 heures (cycle de 24 h), pendant la même période. Pendant la phase nurserie, la photophase sera maintenue à 16 heures, alors que l'éclairage sera augmenté progressivement, pour atteindre environ 2 000-2 500 lux en début de sevrage (45ème jour environ).

La nourriture est constituée de *nauplii* d'artémies du 8ème au 20ème jour et de *metanauplii* enrichis du 15ème au 40ème jour. C'est à cet âge que les animaux sont transférés en nurserie, à la charge de 10-12 alevins au litre, pour y être sevrés. Le passage à l'aliment artificiel s'effectue en 8 jours, parallèlement à une diminution progressive des proies vivantes.

Daurade

Le milieu d'élevage est renouvelé de 20% par heure pendant les 30 premiers jours, puis augmenté progressivement, jusqu'à atteindre 100% aux environs du 60ème jour d'élevage.

La température de l'eau, pendant les 4 premiers jours, est la même que la température de la ponte (16-17°C). Elle est ensuite augmentée d'un degré par jour, jusqu'à 20-22°C, température qui sera maintenue pour le reste de l'élevage.

La salinité est en moyenne de 36‰.

L'éclairage ne débute qu'au 4ème jour. Les larves sont maintenues à l'obscurité jusqu'à cet âge. Il est de 600 lux pendant toute la phase larvaire (40 jours). Elle est ensuite augmentée selon le même protocole que celui du loup pendant la phase nurserie. La photophase est de 24 heures (L.D. 24-0) du 4ème au 20ème jour, puis abaissée à 16 heures (L.D. 16-8) à partir de cet âge.

La nourriture est constituée de rotifères du 4ème au 25ème jour et de *metanauplii* d'artémies enrichis du 20ème au 40ème jour. C'est à cet âge que les animaux sont transférés en nurserie, à la charge de 10-12 alevins au litre, pour y être sevrés. Le

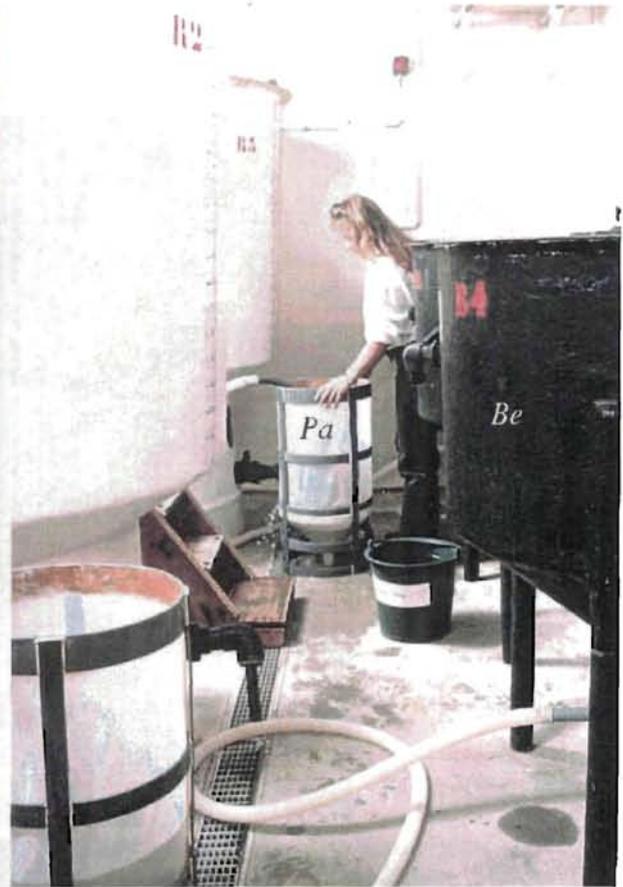
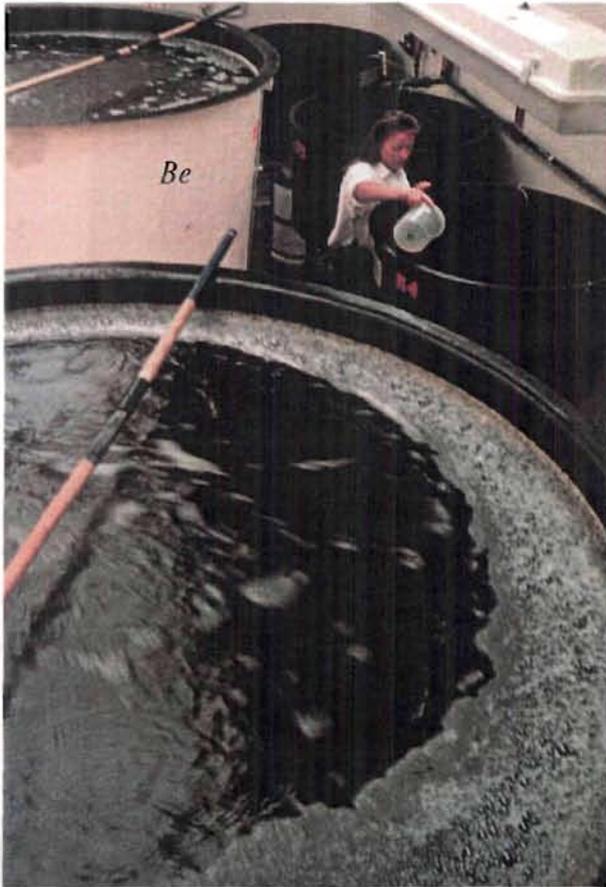


Figure 7. Unité de production de rotifères. Be : bassin d'élevage; Pa : panier de collecte; Fm : filtre mécanique Cuno; U.V. : colonne Ultraviolet.

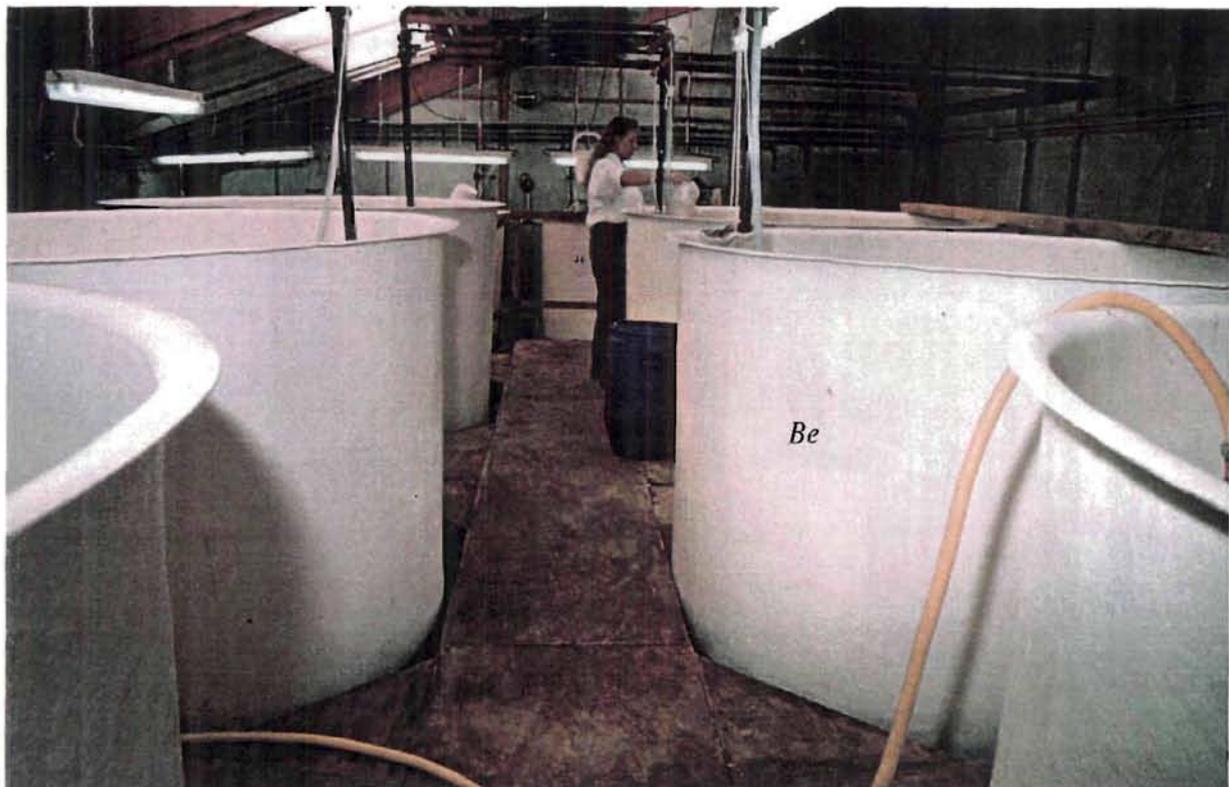


PHOTO CONTACT M. SAVÉLÉPO

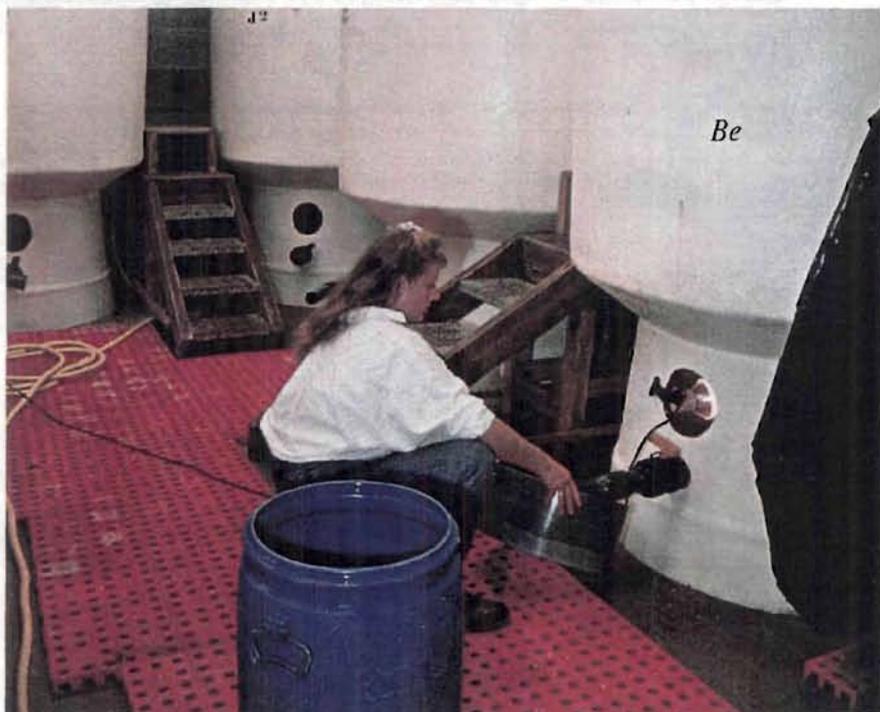


PHOTO CONTACT M. SAVÉLÉPO

Figure 8. Unité de production d'artémies. Be : bassin d'élevage. Collecte des nauplii sur tamis.

passage à l'aliment artificiel s'effectue en 8 jours, parallèlement à une diminution progressive des proies vivantes.

5.2. Technique semi-intensive

* Cette technique, identique pour le loup et pour la daurade, n'est quasiment plus employée de nos jours. Elle possède l'avantage de nécessiter moins de contrôle que la technique intensive mais l'inconvénient d'être moins reproductible, donc plus aléatoire d'un point de vue économique.

La phase larvaire et la phase nurserie sont réalisées dans le même bassin pendant trois mois. Le volume des bassins varie de 7 à 14 m³ et la charge initiale en alevins de 10 à 20 individus par litre.

Le milieu d'élevage estensemencé en algues unicellulaires dès le premier jour, pour créer un bloom phytoplanctonique qui sera suivi d'un bloom zooplanctonique. Les quantités d'algues rajoutées au cours de l'élevage dépendent de la tenue du bloom : "le milieu doit rester vert". Le renouvellement en eau est de quelques pour-cent par jour (voire stagnant) pendant les 15 premiers jours, puis le débit augmente progressivement pour atteindre 50% par heure au maximum en fin d'élevage.

La température de l'eau est augmentée progressivement, à partir de celle de la ponte, d'un demi degré par jour jusqu'à ce qu'elle atteigne 18°C, température qui sera maintenue jusqu'à la fin de l'élevage.

La salinité est en moyenne de 36‰ tout au long de l'élevage.

Un éclairage constant de 5 000-6 000 lux est assuré par des tubes fluorescents dès l'éclosion. La photophase est de 24 heures (L.D. 24-0).

La nourriture est constituée de rotifères du 4^{ème} au 30^{ème} jour, de *nauplii* d'artémies du 25^{ème} au 40^{ème} jour et de *metanauplii* du 30^{ème} au 60^{ème} jour. C'est à cet âge que le sevrage commence. Le passage à l'aliment artificiel s'effectue en un mois, par passages progressifs (de 15 jours en moyenne) des proies vivantes à des proies congelées (copépodes ou artémies adultes) puis à l'aliment artificiel.

6. CONTRÔLE DE L'ENVIRONNEMENT

D'une façon générale, la reproductibilité d'une technique d'élevage est liée au respect de ses normes et à la stabilité de l'environnement dans les gammes préconisées par ces normes. Pour obtenir cette stabilité, les paramètres physiques et chimiques du milieu sont mesurés et, si c'est nécessaire, réajustés selon une fréquence dépendant de leur degré de variabilité et de l'importance de leurs effets sur les poissons. La séquence de contrôle classique, employée pour les élevages de type intensif effectués en circuits fermés, est la suivante :

* le débit d'eau est mesuré au niveau de l'arrivée d'eau de chaque bassin, avec un bécet et un chronomètre, une fois par semaine ou à chaque changement prévu par le protocole d'élevage. La précision de la mesure n'est pas connue mais peut être raisonnablement estimée à ± 5%. * *

* la température est mesurée dans un bassin d'élevage, avec un thermomètre, deux à trois fois par jour. La précision de la mesure est de ± 0,5°C. * *

* la salinité est mesurée dans le bassin tampon une fois par jour, au réfractomètre (Atago ATC1). La précision de la mesure est de ± 2%.

* la teneur en oxygène dissous est contrôlée à la surface et au fond de chaque bassin à l'aide d'un oxymètre (YSI 57), une fois par semaine pendant l'élevage larvaire et une fois par jour pendant la phase nurserie. La précision de la mesure est de ± 0,05 mg O₂ l⁻¹.

* les taux d'ammoniaque, de nitrites et de nitrates sont contrôlés au niveau de la sortie d'eau du filtre biologique, par des dosages journaliers effectués avec un Technicon Autoanalyser II. La précision des mesures est de ± 0,01 ppm pour les nitrites et les nitrates et de ± 0,001 ppm pour l'ammoniaque.

* la luminosité est mesurée à la surface de l'eau au centre de chaque bassin avec un luxmètre (CdA 814), au début de chaque élevage et à chaque changement prévu par le protocole. La précision de la mesure est de ± 2%. La photophase est contrôlée par un interrupteur horaire programmable Merlin Gerin. La précision est de ± 0,25 h. * *

partie II

EVALUATION QUANTITATIVE DES POPULATIONS LARVAIRES

Les techniques statistiques ne sont pas des moulins à moudre automatiquement des résultats sans que l'opérateur ait à y apporter du soin et de la réflexion. Ce sont des outils délicats qui demandent de l'habileté et de l'enthousiasme si on veut en tirer tout le profit possible.

*M.G.KENDALL,
The advanced theory of statistics.*

En éclosion, le taux de survie du cheptel est le principal critère quantitatif sanctionnant la performance d'une technique d'élevage larvaire car les alevins sont vendus à la pièce. Critère important donc, car, en aquaculture comme ailleurs, il ne faut jamais perdre de vue les contraintes économiques d'un élevage. Mais critère insuffisant, car estimé *a posteriori*, lorsque "les jeux sont faits". La survie d'un animal en élevage résulte d'un ensemble de facteurs intrinsèques, liés à sa constitution et à son patrimoine génétique, modulés par les facteurs extrinsèques que représentent les conditions particulières de vie auxquelles il est soumis. Le taux de survie exprime le résultat de ce mélange complexe et indissociable.

Dans ce domaine, prédiction ou prévision ne sont guère convaincantes. En supposant qu'un respect strict des conditions d'élevage établies lors de précédentes expériences entraînera un taux de survie similaire, l'aquaculteur fait, en quelque sorte, le pari que les conditions de vie auxquelles sont soumises son cheptel sont plus importantes que les capacités intrinsèques de survie des individus qui le composent. Ce faisant, il attribue au taux de survie une certaine valeur prédictive, c'est-à-dire un moyen de mesurer, *a priori*, la capacité de survie de son cheptel. Cet amalgame est, pour le moins, réducteur. En réalité, les mesures concrètes de capacité de survie sont peu nombreuses et de portée limitée. Il est possible, par exemple, de soumettre un échantillon de la population à des conditions environnementales extrêmes - salinité, température ou exondation par exemple - et de quantifier ainsi les capacités de survie du cheptel s'il était soumis à de telles perturbations. Néanmoins, les possibilités d'extrapolation de ces capacités de résistance sont limitées, car elles ne concernent que des situations ponctuelles, identiques à celles du test (même population, même stress, même période).

Les performances de survie du cheptel seront donc des estimations *a posteriori* de la capacité qu'a eu le cheptel à survivre aux conditions d'élevage auxquelles il a été soumis. Au cours d'un élevage larvaire, ces capacités sont généralement estimées, à différents stades, par 4 pourcentages fondamentaux :

- au moment de la ponte, par **le taux d'œufs viables**, qui est le rapport entre le nombre d'œufs vivants et le nombre total d'œufs
- au moment de l'éclosion, par **le taux d'éclosion**, qui est le

rapport entre le nombre de larves écloses vivantes et le nombre d'œufs vivants mis en incubation

- à la fin de l'élevage larvaire, par *le taux de survie larvaire*, qui est le rapport entre le nombre d'animaux survivants environ un mois après le début de l'élevage et le nombre initial de larves écloses mises en élevage

- et à la fin de la période de nurserie, par *le taux dit "de sevrage"*, qui est le rapport du nombre d'animaux qui ont survécu à cette étape deux mois plus tard et le nombre de larves soumises au sevrage.

Ces 4 critères quantitatifs ramènent l'évaluation des performances de survie d'un cheptel à un problème d'estimation de populations d'œufs, de larves juste écloses et d'animaux âgés d'environ un à trois mois.

Dans la pratique, le dénombrement d'espèces aquatiques est un problème délicat, en particulier pour des animaux de petite taille et fragiles. Des solutions techniques fiables existent, mais elles présentent l'inconvénient de ne concerner que des animaux de grande taille, comme dans le cas des compteurs électroniques de poissons, ou de nécessiter l'emploi d'instruments sophistiqués, délicats à manipuler et coûteux, qu'il s'agisse d'analyseurs d'images (MARIE, 1985), de turbidostats (FENAUX *et al.*, 1985) ou encore de compteurs optoélectroniques (WEST, 1983a, b ; WEST et THOMPSON, 1985; TIMOTHY et RAWSON, 1988). Des méthodes de terrain, simples et rapides, ont donc été mises au point pour répondre plus spécifiquement aux problèmes de l'aquaculture des poissons marins. Leur fiabilité n'a cependant jamais été scientifiquement éprouvée.

Nous proposons, dans cette partie de notre travail, d'analyser une à une, toutes les étapes nécessaires à la mise en œuvre des techniques couramment employées en éclosion, pour estimer les stocks d'œufs, de larves juste écloses et d'animaux âgés de un à trois mois. Notre but est double : il s'agit, d'abord, d'apporter le maximum d'informations sur les limites d'utilisation de ces méthodes, puis de quantifier leur précision, voire de l'améliorer le cas échéant.

ch a p i t r e 1
ESTIMATION D'UNE POPULATION D'ŒUFS

L'estimation empirique du nombre d'œufs contenu dans une ponte est effectuée de façon systématique dans les écloséries, que ce soit pour la vente ou pour la mise en élevage. Les raisons en sont multiples : la connaissance du nombre d'œufs émis par les géniteurs permet d'estimer la productivité d'un stock de reproducteurs; la détermination du nombre d'œufs viables permet, quant à elle, d'apprécier la qualité de la ponte; enfin la connaissance du nombre d'œufs placé dans un incubateur ou dans un bassin d'élevage permet le calcul du taux d'éclosion ou de survie en fin d'élevage larvaire.

Trois méthodes de terrain sont couramment utilisées en aquaculture pour quantifier une population d'œufs. Ce sont : l'échantillonnage de la ponte, sa pesée globale et la mesure de son volume total. Chaque technique possède des avantages et des inconvénients pratiques que l'utilisateur connaît bien. Leur niveau respectif de précision n'a cependant jamais été évalué pour les espèces de poissons marins qui nous intéressent. Seuls quelques travaux effectués sur les œufs de Salmonidés fournissent la précision relative de deux des méthodes pour les espèces *Oncorhynchus gorbuscha* et *Oncorhynchus kisutch* : 3,4% pour une méthode de pesée améliorée et 2,8% pour la mesure du volume de la ponte estimée par déplacement d'eau (BURROWS, 1951 in TIMOTHY et RAWSON, 1988). Dans ce chapitre, nous proposons d'analyser les principales sources de variabilité des trois méthodes et de quantifier leur précision relative (statistique) et absolue (par rapport au dénombrement exhaustif réalisé par un compteur électronique). Nous espérons ainsi fournir à l'utilisateur des critères de choix objectifs lui permettant de déterminer la méthode la mieux adaptée à son travail. Pour l'éleveur ce sera, par exemple, le meilleur compromis entre la simplicité, la rapidité d'exécution et le niveau de l'erreur absolue; pour le chercheur, ce sera la méthode la plus reproductible.

1. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE

Il existe plusieurs techniques d'estimation d'une ponte par échantillonnage. Le principe est néanmoins toujours fondé sur la réalisation de plusieurs prélèvements d'un volume connu, dont le dénombrement sera extrapolé au volume total

dans lequel la ponte se trouve immergée. La technique analysée ici est la plus utilisée en production.

1.1. Description

Selon sa concentration initiale, la ponte est plus ou moins diluée dans un seau. Les œufs sont homogénéisés en brassant le milieu à l'aide d'un bécher. Quatre échantillons successifs sont effectués à l'aide d'une pipette de 25 ml sectionnée à sa base. Le dénombrement des œufs morts et vivants s'effectue par comptage direct à travers la pipette. Le nombre d'œufs contenu dans la ponte est calculé par extrapolation du volume échantillonné au volume total selon la formule suivante :

$$N = n f \frac{v_s}{4 v_p}$$

où

n est le nombre d'œufs dénombré dans 4 pipettes de 25 ml (v_p)
 v_s est le volume d'eau, en ml, dans lequel s'effectue les prélèvements (en général, 104 ml)

f est le facteur de dilution de la ponte (le plus souvent, $20 < f < 50$)

La fiabilité de la méthode dépend de la qualité de la dilution de la ponte et de son homogénéisation, de la qualité de l'échantillonnage et de son dénombrement. Nous vérifierons donc successivement

- l'efficacité de l'homogénéisation pratiquée au bécher
- la reproductibilité de l'opération de dilution
- la validité de l'échantillonnage effectué à la pipette de 25 ml
- et la reproductibilité des résultats obtenus par différents manipulateurs

1.2. Étude de l'homogénéisation

La connaissance du type de répartition spatiale nous renseigne directement sur la qualité de l'homogénéisation. L'hypothèse de départ est que la répartition spatiale est de type aléatoire lorsque l'homogénéisation est effective et donc décrite par une loi de Poisson (ELLIOT, 1977).

L'expérience est réalisée avec une ponte de loup placée dans un seau contenant 10 litres d'eau de mer. Cette ponte

est homogénéisée à l'aide d'un bécher pour y prélever 30 échantillons de 25 ml à l'aide d'une pipette sectionnée à sa base. Son diamètre d'ouverture est de 3,5 mm. Les œufs prélevés sont dénombrés directement à travers la pipette et réintroduits dans le seau. Entre deux prélèvements, le milieu est homogénéisé à nouveau à l'aide du bécher.

Pour vérifier que la distribution des divers comptages suit une loi de Poisson, nous utilisons l'indice d fondé sur le test du χ^2 (ELLIOT, 1977).

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$$

où v est le nombre de degrés de liberté.

La moyenne des comptages obtenue est de 40,8 œufs par pipette, avec une variance de 37,21. Le χ^2_c calculé est donc de 26,45 et $d = 0,28$ est inférieur au seuil de significativité (1,96). L'hypothèse d'une répartition aléatoire des œufs dans une ponte homogénéisée à l'aide d'un bécher peut donc être retenue.

1.3. Étude de la dilution

Cette étape de la méthode inclut le prélèvement d'une partie de la ponte et sa dilution. Nous allons vérifier la reproductibilité de cette opération et déterminer la dilution optimale.

L'expérience est réalisée avec des pontes de daurade. Chaque ponte est placée dans un seau contenant 10 litres d'eau de mer. Elle est homogénéisée à l'aide d'un bécher pour y prélever un échantillon de 200 ml qui est dilué dans 10 litres d'eau de mer dans un second seau. Quatre prélèvements de 25 ml sont effectués avec une pipette tronquée, dont le diamètre d'ouverture est de 3,5 mm. Les œufs prélevés sont dénombrés directement à travers la pipette, réintroduits dans le seau et le milieu est homogénéisé à nouveau à l'aide d'un bécher. Le nombre moyen d'œufs par pipette est calculé pour chaque série de 4 prélèvements et l'échantillon égoutté est réintroduit dans la ponte initiale. L'opération entière, dilution et comptage, est répétée 5 fois.

Douze pontes de taille croissante sont ainsi estimées, dans une gamme initiale allant de 50 000 à 1 000 000 d'œufs par seau. Pour chacune des 12 pontes, les 5 nombres moyens

calculés sont comparés dans une analyse de variance à un facteur (la dilution), de type aléatoire, après une transformation racine carrée des données, les variances et les moyennes étant liées. La variabilité de la dilution est testée par rapport à la variabilité du prélèvement réalisé à la pipette (tableau 2).

Tableau 2. Analyse de variance à un facteur : la dilution (modèle aléatoire). CM_f : variance du facteur (ddl = 4); CM_r : variance résiduelle (ddl = 15); F : F de SNEDECOR (DAGNELIE, 1975); ns : non significatif au seuil de 5%.

Ponte	CM_f	CM_r	F
1	1,1795	0,9211	1,28 ns
2	0,0859	0,1237	0,69 ns
3	0,3927	0,3070	1,28 ns
4	0,1938	0,7424	0,26 ns
5	0,0813	0,1977	0,41 ns
6	0,1645	0,1391	1,18 ns
7	0,5038	0,2537	1,99 ns
8	0,2384	0,1720	1,39 ns
9	0,1511	0,1769	0,85 ns
10	0,1832	0,1571	1,17 ns
11	0,1971	0,1502	1,31 ns
12	0,1840	0,1288	1,43 ns

Dans aucun des cas l'hypothèse de l'égalité des variances ne peut être rejetée. Il semblerait donc que, quelle que soit la concentration initiale de la ponte (5 000 à 100 000 œufs l⁻¹), l'acte de dilution (1/50ème de la ponte initiale) soit reproductible.

L'intervalle de confiance relatif des 4 prélèvements réalisés à la pipette de 25 ml a été calculé pour chacune des 12 pontes et pour chacune des 5 opérations de dilution. Son évolution en fonction du nombre moyen d'œufs prélevé par pipette est représenté figure 9.

Globalement, l'intervalle de confiance relatif et sa variabilité diminuent et se stabilisent lorsque la concentration initiale de la ponte augmente. Pour moins de 10 œufs par pipette (soit une concentration de 400 œufs l⁻¹ dans le seau de prélèvement), il fluctue entre $\pm 34\%$ et $\pm 225\%$. Pour 20 à 30 œufs par pipette (800 à 1 200 œufs l⁻¹), il varie de $\pm 14\%$ à $\pm 30\%$. Pour 40 à

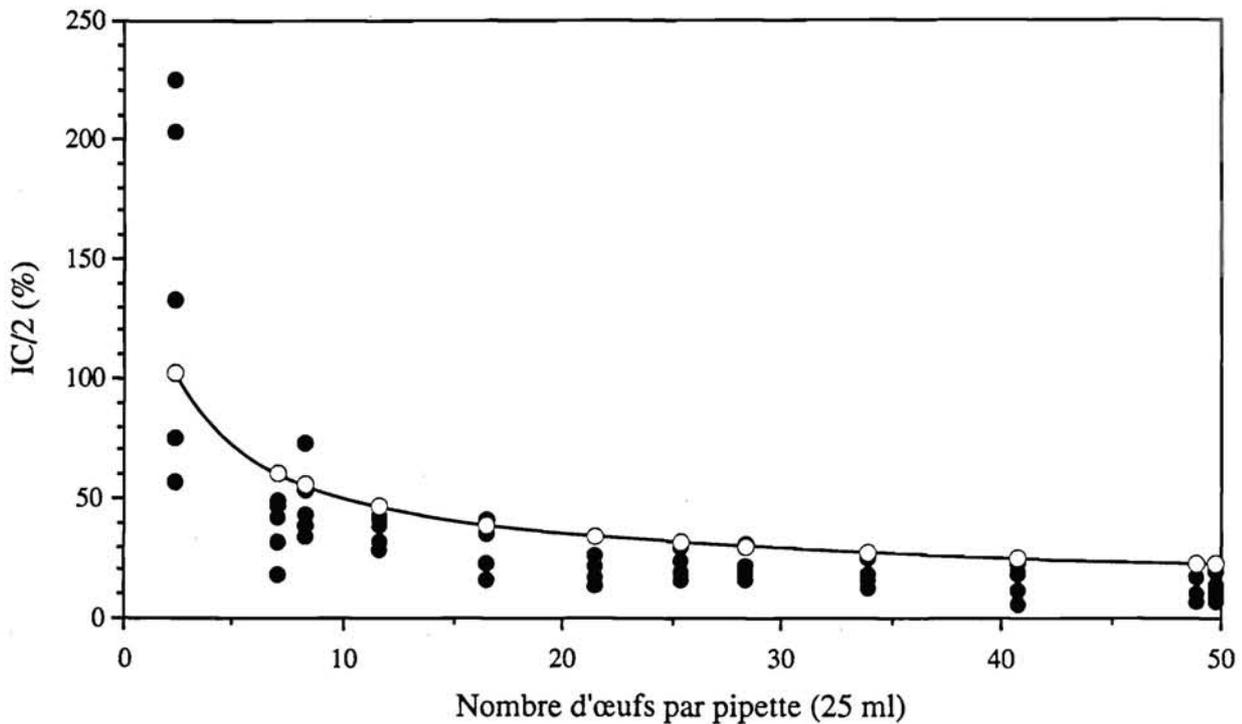


Figure 9. Variation de l'intervalle de confiance relatif (●) de 4 prélèvements d'œufs effectués avec une pipette de 25 ml en fonction du nombre moyen d'œufs prélevé par pipette. (○) courbe théorique : loi de POISSON.

50 œufs par pipette (1 600 à 2 000 œufs l⁻¹), il se stabilise entre $\pm 6\%$ et $\pm 22\%$. Une concentration de 50 œufs par pipette correspond à la limite au delà de laquelle on ne peut plus dénombrer les œufs directement dans la pipette. La précision de la méthode, estimée par l'intervalle de confiance relatif, dépend donc fortement de la concentration de la ponte au moment de l'échantillonnage. La dilution optimale doit aboutir à une concentration finale d'œufs dans le seau à dénombrer de 1 600 à 2 000 œufs par litre (40 à 50 œufs par pipette) pour une précision comprise entre $\pm 6\%$ et $\pm 22\%$. La répartition des points sous la courbe théorique représentant une distribution de Poisson, confirme la répartition aléatoire des œufs dans le milieu après homogénéisation au bécher démontrée précédemment (§ II.1.2).

1.4. Étude de l'échantillonnage

Des turbulences provoquées par l'introduction de la pipette dans le milieu de prélèvement peuvent induire une dispersion des œufs susceptible de diminuer le nombre d'œufs prélevé.

La validité d'un prélèvement réalisé avec une pipette de 25 ml est vérifiée en comparant le nombre d'œufs obtenu par cette technique au comptage du même prélèvement par un compteur optoélectronique.

Deux pipettes dont le diamètre d'ouverture est, respectivement, de 4,5 mm (pipette A) et 3,5 mm (pipette B) sont utilisées. Avec chacune d'elles, deux séries de 30 échantillonnages sont effectuées dans 10 litres d'eau de mer contenant une quantité connue d'œufs. La totalité des œufs est dénombrée, *a posteriori*, à l'aide d'un compteur électronique de type HIAC, équipé d'une cellule photoélectrique couplée à un décodeur de fréquence. Sa précision est de 2%. Ce nombre nous permet de connaître la quantité d'œufs théorique que devrait contenir une pipette de 25 ml.

Le nombre moyen d'œufs contenu dans une pipette de 25 ml, calculé à partir des 30 prélèvements, est comparé à la valeur théorique déterminée par le compteur HIAC dans un test de conformité unilatéral (DAGNELIE, 1975) (tableau 3).

Tableau 3. Tests *t* de STUDENT (*t*). *n* : nombre de prélèvements; *n_p* : nombre moyen d'œufs dénombré dans une pipette de 25 ml; *s* : écart type; *n_e* : nombre d'œufs théorique que devrait contenir une pipette de 25 ml (dénombré par un compteur électronique); *ns* : non significatif au seuil de 5%.

Essai	Pipette	<i>n</i>	<i>n_p</i>	<i>s</i>	<i>n_e</i>	<i>t</i>
1	A	30	12,26	2,75	11,93	0,65 ns
	B	30	11,83	2,38		0,23 ns
2	A	30	11,48	3,42	11,47	0,02 ns
	B	30	10,63	4,00		1,13 ns

Aucun test ne se révèle significatif. Un prélèvement réalisé avec une pipette dont le diamètre d'ouverture est de 3,5 ou 4,5 mm constitue donc bien un échantillonnage de 25 ml représentatif du nombre d'œufs réellement contenu dans le milieu échantillonné.

1.5. Étude de la reproductibilité des comptages

Il s'agit, cette fois, de savoir s'il existe une différence entre les comptages effectués par deux manipulateurs inexpérimentés sur un même prélèvement. L'expérience est réalisée avec une ponte de loup placée dans un seau contenant 10 litres d'eau de mer. La ponte est homogénéisée à l'aide d'un bécher et 30 échantillons successifs de 25 ml sont prélevés à l'aide d'une pipette sectionnée à sa base (diamètre d'ouverture 3,5 mm). Les œufs sont dénombrés directement à travers la pipette, simultanément par deux personnes différentes, puis réintroduits dans le seau. Entre deux prélèvements, le milieu est homogénéisé à nouveau à l'aide du bécher.

Les échantillons étant appareillés, le test *t* de la méthode des couples est utilisé pour comparer les résultats obtenus par les deux manipulateurs (SNEDECOR et COCHRAN, 1957). La moyenne et l'écart type des différences de comptage sont de $0,9984 \pm 3,5124$ œufs par pipette et le *t* calculé (0,2847) est non significatif. Nous ne sommes donc pas en mesure de rejeter l'hypothèse selon laquelle deux opérateurs donnent en moyenne les mêmes résultats. Le nombre d'œufs moyen contenu dans une pipette étant de $46,20 \pm 6,1$ (intervalle de confiance calculé à 95%), l'écart de comptage moyen entre les

opérateurs est d'environ 2%.

La reproductibilité des comptages effectués par différents manipulateurs peut donc être admise et l'erreur humaine moyenne quantifiée à 2%, sous réserve d'une application scrupuleuse de la méthode d'échantillonnage.

1.6. Conclusions

L'analyse détaillée de chacune des étapes de cette technique de comptage d'œufs par échantillonnage, nous permet de conclure que :

- le brassage des œufs, tel qu'il est pratiqué, conduit à une répartition homogène des œufs dans le milieu
- l'étape de dilution et le dénombrement des œufs dans la pipette sont reproductibles
- et l'échantillonnage réalisé à la pipette est représentatif du milieu prélevé

Les conditions d'utilisation optimales que nous recommandons, sont :

- une dilution de la ponte à dénombrer jusqu'à obtention d'une concentration finale de 1 600 à 2 000 œufs par litre (ce qui équivaut à prélever de 40 à 50 œufs par pipette pour le dénombrement).
- l'utilisation d'un bécher pour homogénéiser la ponte
- l'utilisation d'une pipette de 25 ml dont le diamètre d'ouverture peut varier de 3,5 à 4,5 mm pour l'échantillonnage.

Le respect de ces conditions aboutit à une précision relative de la méthode comprise entre ± 6 et $\pm 22\%$.

2. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR LA MESURE DU VOLUME TOTAL

2.1. Description

La méthode la plus courante pour estimer le volume d'une ponte est celle qui mesure le volume d'eau déplacé par les œufs lorsqu'ils sont introduits dans un récipient gradué (LEITRITZ et LEWIS, 1976). Cette méthode présente l'inconvénient majeur de ne pas tenir compte de l'eau

interstitielle piégée par les œufs. Cette eau, qui peut être partiellement éliminée en égouttant la ponte, est difficilement quantifiable, comme nous le verrons dans le paragraphe concernant la technique de pesée (II.3.3). La méthode décrite ici repose sur les propriétés de flottabilité des œufs fécondés de loup et de daurade. Il s'agit de placer la masse d'œufs dans un récipient gradué rempli d'eau de mer et d'en mesurer le volume dès que la totalité des œufs s'est agrégée sous la surface. L'estimation du nombre d'œufs est déterminée par le rapport du volume V de la ponte et du volume v_o d'un œuf :

$$N = \frac{V}{v_o}$$

Cette relation n'est exacte que dans le cas d'un arrangement parfait et compact des œufs, qui paraît peu probable lorsque les œufs s'agrègent simplement sous l'effet de leur propre flottabilité. Nous avons donc essayé d'améliorer le modèle d'estimation en quantifiant les différences existant entre le volume d'une ponte mesuré dans un récipient et le volume réel des œufs qui la constituent.

Deux études préliminaires concernant les limites d'utilisation de la technique sont d'abord réalisées : elles concernent d'une part, la variabilité de la taille des œufs au cours d'une année de ponte et d'autre part, la flottabilité des œufs immergés dans des milieux de salinités différentes.

2.2. Étude de la variation de la taille des œufs

Le but de cette étude est de quantifier la variabilité de la taille des œufs au cours d'une année de ponte, afin de savoir si un volume d'œuf moyen unique peut être utilisé dans le modèle d'estimation.

Les pontes étudiées sont naturelles ou induites et proviennent de géniteurs de loup et de daurade placés en conditions de ponte normale ou décalée (§ I.1.1). Les femelles de daurade sont induites par une injection de gonadotrophine (10 µg kg⁻¹) et replacées dans le bassin contenant des mâles et d'autres femelles non induites. Les œufs pondus quelques jours après l'injection ne proviennent donc pas forcément des femelles induites. À l'inverse, lorsque les femelles de loup sont induites par une injection de LHRH (10 à 20 µg kg⁻¹), elles sont isolées

avec des mâles dans des bassins prévus à cet effet. Les pontes de loup naturelles ou induites peuvent donc être identifiées. Les œufs sont, dans tous les cas, récupérés dans des collecteurs placés à la surverse des bassins.

Pour la daurade, les pontes ont été recueillies de novembre 1985 à septembre 1986. Pour le loup, elles ont été recueillies en décembre 1985, de novembre à janvier 1986 et en janvier 1987. Les variations du diamètre des œufs sont étudiées à partir d'échantillons d'une trentaine d'œufs, formolés au moment de leur collecte. Les mesures du plus grand axe des œufs sont effectuées au projecteur de profil (NIKON V12; x100) et, pour chaque échantillon, la moyenne et l'intervalle de confiance au seuil de 95% sont calculés. L'évolution du diamètre moyen des œufs des deux espèces est représentée figure 10.

Chez la daurade, les œufs les plus petits sont récoltés en été (août à septembre). Ils mesurent en moyenne 0,942 mm en diamètre, soit un volume équivalent sphérique de 0,438 µl. Les œufs les plus gros sont pondus en hiver (novembre à février). Ils mesurent en moyenne 0,991 mm, soit 0,510 µl. La différence entre ces extrêmes est d'environ 5% pour le diamètre et de 15% pour le volume. Les œufs pondus au printemps (avril à juin) ont une taille intermédiaire de 0,977 mm, soit 0,488 µl. Les températures relevées pendant ces trois périodes sont respectivement de 20,2 ± 0,7, de 17,7 ± 0,8 et de 19,0 ± 0,7°C.

Pour le loup, nous n'avons pas pu suivre l'évolution du diamètre des œufs tout au long de l'année et seulement deux classes de taille se distinguent. Les œufs les plus gros (1,22 mm, 0,951 µl) correspondent à des pontes naturelles émises à 13°C. Les œufs les plus petits (1,12 mm, 0,736 µl) correspondent à des pontes induites émises à 14°C. La différence entre ces extrêmes est d'environ 10% pour le diamètre et 25% pour le volume. Chez la daurade, ces deux types d'œufs n'ont probablement pas été identifiés à cause du mélange des femelles induites et des femelles non induites.

Différents facteurs peuvent être à l'origine de la variation de la taille des œufs : l'âge du géniteur (GALL, 1974; SCHCENHERR, 1977), le nombre d'œufs émis (KUO *et al.*, 1973), les

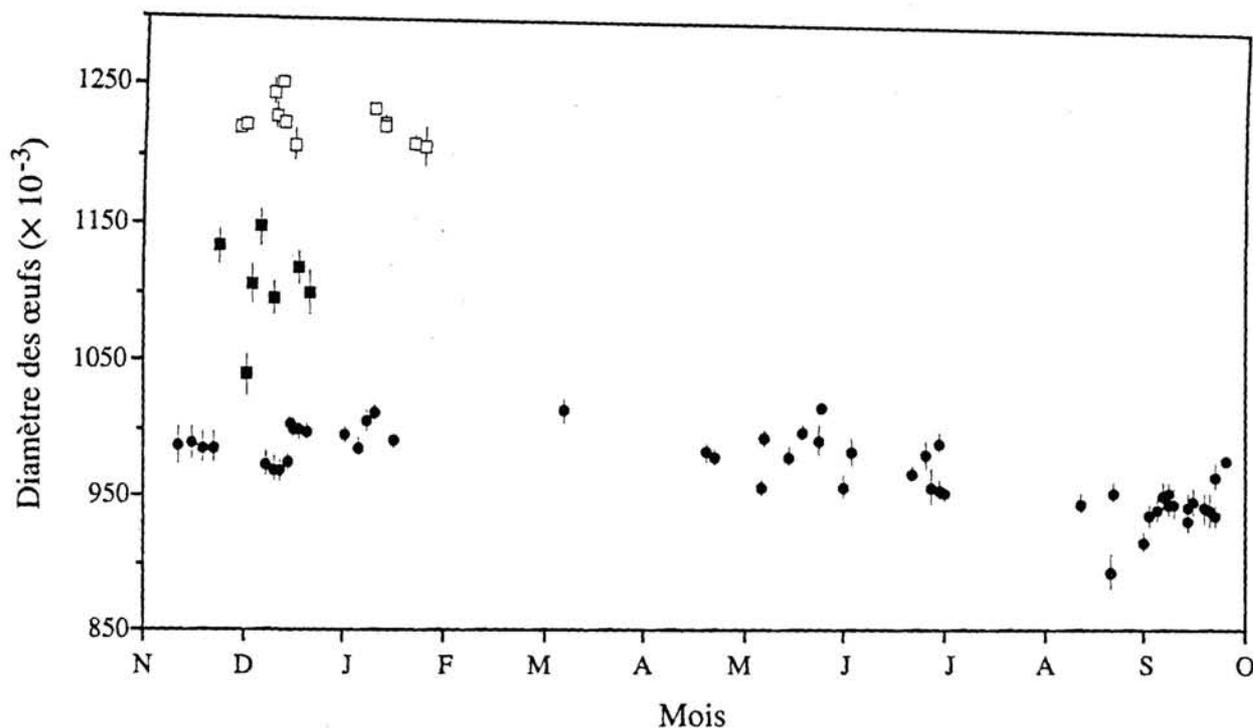


Figure 10. Évolution du diamètre moyen des œufs de daurade (●), de loup non induit (□) et induit (■) pendant une période de ponte. Les moyennes sont entourées de leur intervalle de confiance calculé au seuil de 95%.

conditions de maturation (DIVANACH, 1985), la période de la ponte (BAGENAL, 1970) ou la température (WARES, 1975; DIVANACH, 1985; DEVAUCHELLE, 1976, 1986). Dans notre cas, il semblerait que les fluctuations de taille observées chez la daurade soient liées, en première approximation, à la température et que chez le loup, elles soient liées à l'induction.

Quelles qu'en soient les causes, l'ampleur des variations observées sur l'ensemble des échantillons est trop importante pour que nous puissions utiliser un volume d'œuf moyen dans les modèles d'estimation. Il faudra donc, pour utiliser correctement la méthode, estimer à chaque fois le volume des œufs à dénombrer. De même, pour la suite des expériences destinées à améliorer le modèle d'estimation, nous essayerons toujours d'utiliser des œufs de taille différente.

2.3. Effet du formol sur la taille des œufs

Toute cette étude a été réalisée avec des œufs formolés.

Nous avons donc vérifié si le formol modifiait le diamètre des œufs, afin de pouvoir effectuer une correspondance avec la taille des œufs vivants. A cette fin, la variation de la taille d'œufs de daurade et de loup immergés dans une solution de formol, a été étudiée sur une période de 10 jours.

Des échantillons d'œufs de loup et de daurade, comprenant chacun une trentaine d'œufs, sont utilisés. Les œufs de daurade proviennent d'une ponte naturelle de plusieurs géniteurs. Les œufs de loup proviennent de deux femelles induites avec de la LHRH. Le diamètre des œufs vivants est mesuré quelques heures après la ponte ($t = 0$) puis à intervalles de 2 heures à 6 jours, après avoir été immergés dans une solution de formol à 5%. Le diamètre des œufs formolés est comparé au diamètre des œufs vivants ($1,022 \pm 0,049$) dans un test de STUDENT (DAGNELIE, 1975) (tableau 4). Aucune différence significative n'est mise en évidence. L'immersion d'œufs de daurade ou de loup pendant 10 jours dans une solution formolée à 5% ne semble donc provoquer aucune modification sensible de leur

Tableau 4. Évolution du diamètre moyen (*d*) d'œufs formolés. *s* : écart type; *T* : temps d'immersion dans le formol à 5%; *t* : *t* de STUDENT (seuil de 95%).

Daurade				Loup			
<i>d</i>	<i>s</i>	<i>T</i> (h)	<i>t</i>	<i>d</i>	<i>s</i>	<i>T</i> (h)	<i>t</i>
1,022	0,049	0	-	1,099	0,060	0	-
1,023	0,049	2	0,02	1,094	0,060	18	0,19
1,029	0,047	26	0,01	1,101	0,055	41	0,08
1,020	0,047	51	0,03	1,097	0,060	74	0,08
1,021	0,044	75	0,01	1,105	0,060	92	0,24
1,021	0,052	147	0,01	1,100	0,060	166	0,04
1,026	0,055	170	0,03	1,096	0,060	194	0,12
1,020	0,052	314	0,03	1,103	0,060	209	0,15

diamètre. Ceci confirme les résultats obtenus chez la daurade japonaise pour des concentrations de formol de 3, 5 ou 10% (FUKUHARA, 1979). La taille des œufs énoncée dans l'ensemble de notre travail, peut donc être considérée comme équivalente à celle d'œufs vivants.

2.4. Effet de la salinité sur la flottabilité des œufs

La technique volumétrique nécessite la mesure du volume total de la ponte qui s'agrége en totalité sous la surface. L'une des limites de la méthode sera donc liée aux propriétés de flottabilité des œufs. Elles sont étudiées ici, pour des salinités variant de 30 à 40‰. Cette gamme inclut les valeurs extrêmes observés dans les élevages en cours d'année.

Une quantité fixe d'œufs est introduite dans une éprouvette graduée de 1 litre contenant de l'eau de mer. La salinité initiale de l'eau est mesurée avant l'immersion des œufs et les modifications de salinité se font ensuite par addition d'eau distillée. Après chaque dilution, les œufs sont homogénéisés délicatement avec une spatule et le volume qu'ils occupent est mesuré au bout d'une dizaine de minutes. Pour la daurade, deux essais sont réalisés avec des pontes naturelles (essai 1 et 2). Pour le loup, un essai est réalisé avec une ponte naturelle (essai 3) et l'autre avec une ponte induite (essai 4). Les températures respectives auxquelles

ces essais sont réalisés sont de 19,0°, 21,0°, 16,5° et 15,0°C. La variation du volume occupé par la masse d'œufs en fonction de la salinité est représentée dans le tableau 5.

Dans une gamme de salinité comprise entre 35 et 40‰ pour la daurade et 37 à 41‰ pour le loup, une masse d'œufs constante occupe un volume constant. Aucun effet de tassement n'est observé dans ces limites. A des salinités inférieures à 35‰ pour la daurade et 37‰ pour le loup, une partie des œufs s'individualise de la masse flottante. A ce seuil de flottabilité, le volume mesuré reste cependant constant ce qui peut s'expliquer par une légère dilatation de la masse d'œufs. Aux salinités de 33‰ pour la daurade et 35‰ pour le loup, les œufs sont totalement dispersés dans le milieu.

La méthode volumétrique n'est donc applicable que dans une gamme de salinité comprise entre 35 et 40‰ pour la daurade et entre 37 et 41‰ pour le loup.

Tableau 5. Variation du volume (*V*) occupé par une masse d'œufs immergée dans de l'eau de mer de salinité (*S*) variable. * : début de désagrégation de la masse d'œufs; *d* : désagrégation totale de la masse d'œufs.

Daurade				Loup			
Essai 1		Essai 2		Essai 3		Essai 4	
<i>S</i> (‰)	<i>V</i> (ml)						
40,3	70	37,5	90	41,0	110	38,2	130
38,0	70	36,0	90	37,0	110	37,5	130
36,5	70	34,5	90*	36,5	110	36,8	130
35,1	70	34,0	90*	36,3	110*	36,6	130*
33,9	65	33,7	70	36,0	105	36,0	90
33,1	65	33,2	50	35,8	90	35,0	<i>d</i>
32,3	60	32,8	<i>d</i>	34,6	<i>d</i>	-	-

2.5. Amélioration de la technique volumétrique

Nous étudions la relation qui relie le volume d'une ponte (*V*), lu dans une éprouvette, au volume réel d'œufs (*V_r*) qu'elle contient. Le volume réel est calculé selon la formule suivante :

$$V_r = N v_o$$

où v_o est le volume moyen d'un œuf et N le nombre d'œufs exact contenu dans la ponte déterminé à l'aide d'un compteur électronique de type HIAC (§ II.1.4).

L'expérience est réalisée avec deux pontes naturelles de daurade (D1 et D2) et deux pontes de loup l'une induite à la LHRH (Li), l'autre non (Lni). La salinité de l'eau de mer utilisée est de 37‰.

Chaque ponte, récupérée quelques heures après son émission, est placée dans une éprouvette de 250 ml (graduée tous les 2 ml) et le volume (V) qu'elle occupe est mesuré. Des volumes de ponte décroissants, compris entre 182 et 8 ml sont alors constitués par une série de prélèvements successifs réalisés dans l'éprouvette à l'aide d'une pipette. La lecture du volume s'effectue toujours après stabilisation du volume de la masse d'œufs restante. Le temps nécessaire à la stabilisation augmente avec le volume; il varie de 5 à 10 minutes dans la gamme étudiée.

Les différents échantillons d'œufs ainsi individualisés sont conservés dans du formol à 5% pour être dénombrés ultérieurement à l'aide du compteur électronique. Le diamètre (d) des œufs est mesuré afin de calculer leur volume unitaire (v_o) et le volume réel (V_r) de la ponte en utilisant le dénombrement (N) effectué par le compteur : $V_r = N v_o$

Les caractéristiques moyennes des œufs utilisés sont les suivantes :

D1	$d = 0,985$ mm	$v_o = 0,50$ μ l
D2	$d = 1,005$ mm	$v_o = 0,53$ μ l
Lni	$d = 1,209$ mm	$v_o = 0,92$ μ l
Li	$d = 1,110$ mm	$v_o = 0,72$ μ l

La relation entre (V), volume de l'échantillon d'œufs lu dans l'éprouvette, et (V_r), volume réel déterminé à partir du dénombrement au compteur est quasi linéaire (fig.11). La pente de la droite est cependant supérieure à l'unité.

Nous considérons le volume réel (V_r) comme variable indépendante car l'erreur liée au comptage électronique est négligeable. Pour les 4 essais, les données sont décrites de

façon satisfaisante par un modèle linéaire de type I : tous les coefficients de régression (F) sont significatifs au seuil de 0,1% et les coefficients de détermination (r^2) sont très proches de 1 (tableau 6).

Tableau 6. Résultats de l'analyse de régression selon le modèle : $V = a + bV_r$. n : nombre d'observations; r^2 : coefficient de détermination; CM_r : variance résiduelle; F : F de SNEDECOR (DAGNELIE, 1975); *** : significatif au seuil de 0,1%.

	Daurade		Loup	
	D 1	D 2	Non induit	Induit
n	10	13	16	11
a	1,175	0,931	0,901	0,253
b	1,619	1,612	1,529	1,552
r^2	0,999	0,999	0,999	0,999
CM_r	0,633	0,104	2,983	0,525
F	12 780 ***	229 456 ***	11 304 ***	25 289 ***

Les modèles obtenus pour chaque type d'œufs sont comparés. Malgré l'hétérogénéité des variances résiduelles ($H = 28,68^{***}$) (test de HARTLEY; DAGNELIE, 1975), une différence importante entre les pentes est constatée, qui s'explique uniquement par une différence significative entre les deux espèces (tableau 7).

Tableau 7. Test de parallélisme. D1 : daurade (essai 1); D2 : daurade (essai 2); Lni : loup non induit; Li : loup induit; ddl : degrés de liberté; CM : carré moyen; F : F de SNEDECOR; *** : significatif au seuil de 0,1%.

Sources de variation	ddl	CM	F	Groupes homogènes (test de Tuckey)
Rég. linéaire moyenne	1	79 009	62 990 ***	
Non parallélisme	3	7,62	6,07 ***	<u>Lni Li D2 D1</u>
Écarts/régression	42	1,25		

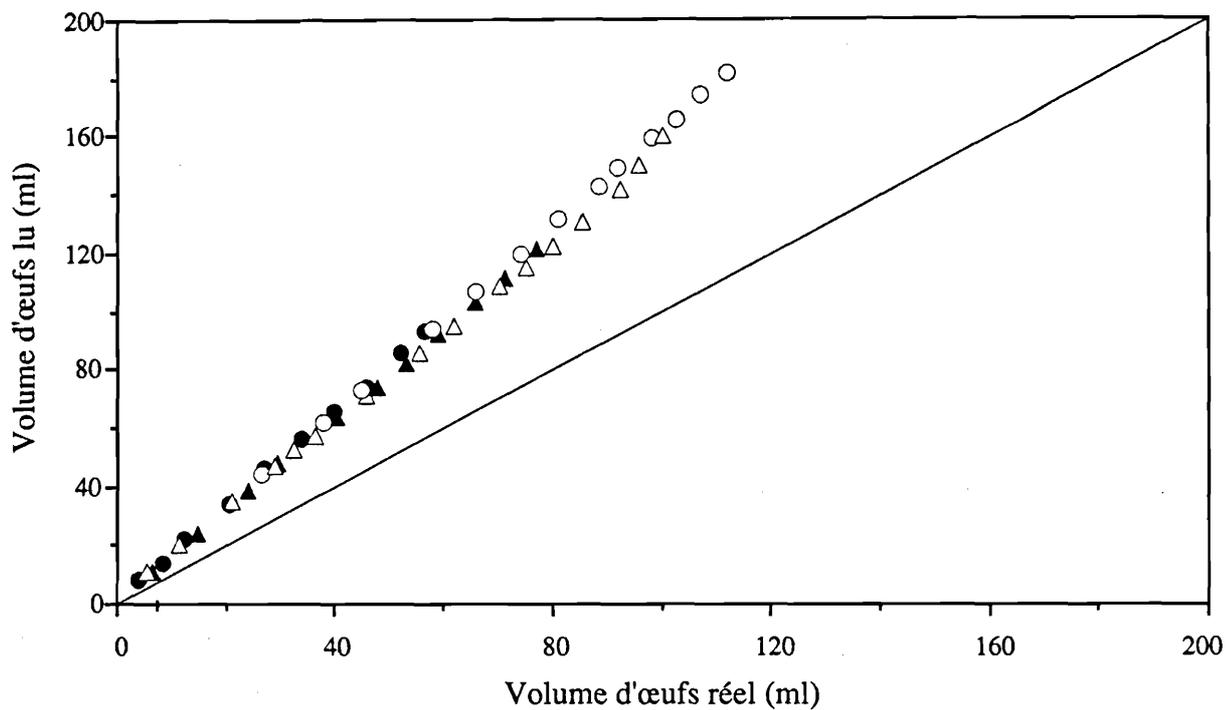


Figure 11. Évolution du volume occupé par des pontes de taille croissante dans une éprouvette en fonction de leur volume réel. (●) daurade (essai 1), (○) daurade (essai 2); (△) loup non induit; (▲) loup induit.

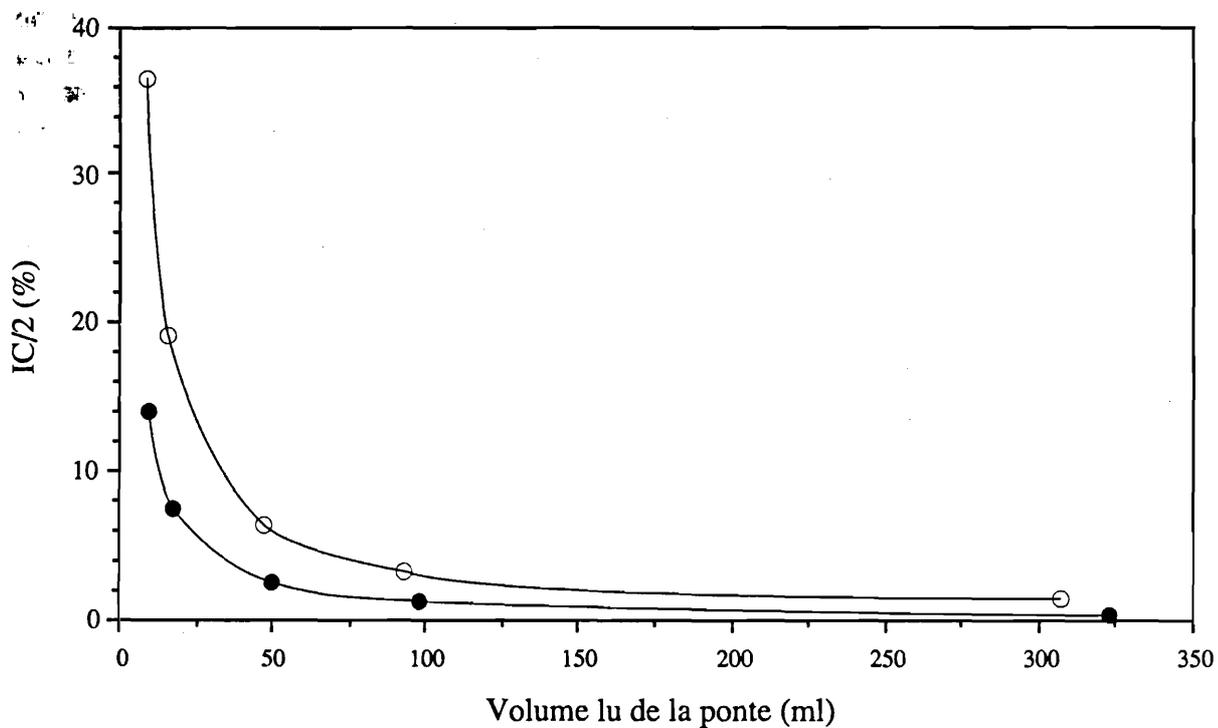


Figure 12. Intervalle de confiance (IC) du modèle d'estimation $V_r = a + bV_r$ pour le loup (○) et la daurade (●).

Un coefficient de régression commun à chaque espèce peut donc être calculé :

$$\text{Daurade } b = 1,61 \pm 0,04$$

$$\text{Loup } b = 1,54 \pm 0,01$$

L'étude du modèle se poursuit par une comparaison des ordonnées à l'origine par rapport à zéro (tableau 8).

Tableau 8. Comparaison des ordonnées à l'origine par rapport à zéro dans un test *t* de STUDENT. *n* : nombre d'observations; *a* : ordonnée à l'origine; *S_a* : écart type de l'ordonnée à l'origine; *ns* : non significatif au seuil de 5%; *ns** : non significatif au seuil de 5,4%.

Essai	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>S_a</i>	<i>t</i>
D1	10	1,1752	0,4983	2,36 ns*
D2	13	0,9397	0,5728	1,64 ns
Lni	16	0,9014	0,9161	0,98 ns
Li	11	0,2533	0,4849	0,52 ns

Aucune ordonnée à l'origine n'est différente de zéro (seuil de sécurité : 5%). Le type de liaison qui existe entre le volume lu dans l'éprouvette (*V*) et le volume réel (*V_r*) est donc très proche de la proportionnalité et s'exprime par les formules suivantes pour les deux espèces :

$$\text{Daurade } V = 1,608 V_r$$

$$\text{Loup } V = 1,533 V_r$$

La précision des modèles est exprimée par les limites de leur intervalle de confiance (fig.12). Il est calculé au seuil de 95%, selon la formule :

$$\bar{V} + b(V_r - \bar{V}_r) \pm \sqrt{CM_r \frac{\left(n + \frac{1}{n}\right) + (V_r - \bar{V}_r)^2}{D_{V_r}}}$$

où \bar{V} est la moyenne des volumes lus (*V*); \bar{V}_r et D_{V_r} sont la moyenne et la dispersion des volumes réels (*V_r*); CM_r et *b* sont la variance résiduelle et la pente du modèle et *t* est le *t* de STUDENT (DAGNELIE, 1975).

Pour les deux espèces, la précision est d'autant meilleure que

le volume de la ponte est grand. L'intervalle de confiance se stabilise pour des pontes d'un volume supérieur à 100 ml. La précision la meilleure est obtenue pour le modèle daurade : elle varie de 14 à 0,4% quand le volume lu de la ponte passe de 10 à 300 ml. Pour le loup, elle varie de 37 à 1% dans la même gamme. Pour des pontes d'un volume supérieur au seuil de 100 ml, la précision du modèle daurade est inférieure à ± 1%, celle du modèle loup inférieure à ± 3%.

Le nombre exact (*N*) d'œufs d'un volume unitaire *v_o*, contenu dans un volume *V_r*, se déduit de la formule : $N = V_r / v_o$. Si l'on tient compte des relations qui viennent d'être décrites et qui relient le volume réel des œufs *V_r* au volume *V* qu'ils occupent dans une éprouvette, pour chaque espèce, *N* peut donc être estimé comme suit :

$$\begin{array}{l} \text{Daurade } N = 0,622 \frac{V}{v_o} \\ \text{Loup } N = 0,652 \frac{V}{v_o} \end{array}$$

Les deux coefficients ainsi déterminés, modulant le rapport V/v_o , peuvent être définis comme des coefficients de remplissage (*C_r*). Ils varient entre 0 et 1 suivant l'arrangement plus ou moins compact des œufs dans l'éprouvette et expriment un pourcentage de vides interstitiels de 38% pour la daurade et de 35% pour le loup.

L'existence d'un *C_r* unique pour des volumes de pontes différents signifie que la proportion de vides interstitiels observée reste constante lorsque le volume de la ponte augmente. L'existence de *C_r* différents pour les deux espèces suppose qu'il existe un arrangement différent des œufs de daurade et de loup en flottaison libre dans l'eau de mer. Trois hypothèses pourraient expliquer ce phénomène :

- une forme différente des œufs. DIVANACH (1985) signale, par exemple, la forme parfaitement sphérique des œufs en début d'incubation chez les deux espèces et une légère ovalisation dans l'axe de l'embryon pendant la période dite d'organogenèse 1. Cette hypothèse ne semble pas s'appliquer à nos résultats car les expériences ont été réalisées, pour les deux espèces, avec des œufs tout juste

fécondés. Nous mettons cependant en garde l'utilisateur de notre modèle, pour le cas où les œufs auraient dépassé le stade morula (environ 20 heures après la fécondation).

- un volume de l'œuf différent. Nous avons effectivement une différence de 46% entre les deux espèces mais elle ne peut pas tout expliquer, car la différence de 24% qui existe entre les œufs de loup induit et non induit n'a pas abouti à l'identification de C_r différents. De plus, d'après KITTEL (1972), des billes parfaitement sphériques de volumes différents ne déterminent des coefficients de remplissage différents que si leur arrangement dans l'espace n'est pas identique.

- une interaction des œufs entre eux et/ou vis à vis de l'eau propre à chaque espèce, ou encore une élasticité différentielle conduisant à un arrangement plus compact des œufs de loup. Cette hypothèse, qui nous semble la plus probable, appelle à une certaine prudence dans le cas où la méthode serait appliquée à d'autres espèces.

2.6. Conclusions

La méthode volumétrique est une méthode simple et rapide pour estimer le nombre d'œufs contenu dans une ponte. Il suffit d'attendre que les œufs remontent (œufs vivants) ou sédimentent (œufs morts) pour lire le volume de la ponte puis de mesurer le diamètre d'une dizaine d'œufs. Ces deux opérations n'excèdent pas 20 minutes. L'estimation du nombre d'œufs s'effectue alors simplement en divisant le volume de la ponte par le volume unitaire de l'œuf et en appliquant un facteur correcteur simple (le coefficient de remplissage) propre au loup ($C_r = 0,652$) ou à la daurade ($C_r = 0,622$) et indépendant du volume de la ponte.

Les imprécisions de la méthode sont de 4 types :

- l'erreur de lecture du volume de la ponte, généralement inférieure à 1% pour des pontes d'un volume supérieur à 100 ml (§ II.2.1)
- l'erreur de lecture du diamètre de l'œuf. Elle est pratiquement négligeable si la mesure est effectuée à un grossissement 100
- l'estimation du diamètre moyen de l'œuf. Elle est de $\pm 1\%$ pour les pontes les plus hétérogènes (§ II.2.2) et répercutée trois fois dans le calcul du volume de l'œuf.

- et l'incertitude sur la détermination des facteurs correcteurs de nos modèles qui est inférieure à $\pm 1\%$ pour la daurade et $\pm 3\%$ pour le loup pour des pontes d'un volume supérieur à 100 ml

Au pire, l'accumulation de ces incertitudes conduit à une précision de la méthode volumétrique de l'ordre de $\pm 5\%$ pour la daurade et $\pm 7\%$ pour le loup.

3. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR LA PESÉE GLOBALE

3.1. Description

La méthode de pesée est fréquemment utilisée dans les écloséries pour quantifier les pontes de façon empirique. Les œufs flottants sont récupérés en surface à l'aide d'une épuisette, égouttés et pesés. Le nombre d'œufs (N), par gramme de poids égoutté, est défini par la formule suivante :

$$N = \frac{1000}{p_o}$$

où p_o est le poids moyen, en mg, d'un œuf calculé à partir de son volume (v_o) et de sa densité (d_o) : $p_o = v_o d_o$, (DIVANACH, 1985).

L'eau qui reste piégée entre les œufs représente le point faible de cette technique. Une étude préalable réalisée par GRENZ (1985) signale, par exemple, des différences de poids de 9% pour une même ponte égouttée pendant 10 ou 30 secondes. Cette différence est de 13% lorsque le temps de séchage passe de 10 à 50 secondes.

Pour être efficace, la formule décrite précédemment devrait donc être pondérée par un coefficient correcteur, prenant en compte la proportion d'eau interstitielle demeurant dans la ponte au moment de la pesée. Nous proposons donc de quantifier, d'une façon analogue à celle utilisée pour la méthode volumétrique (§ II.2.5), les différences existant entre le poids d'une ponte égouttée et le poids réel des œufs qui la constitue.

Une étude préliminaire est d'abord réalisée pour déterminer la densité des œufs de daurade et de loup, paramètre nécessaire au calcul de leur poids unitaire.

3.2. Détermination de la densité des œufs

Trois pontes sont utilisées : une ponte naturelle de daurade et deux pontes de loup, l'une induite à la LHRH, l'autre non.

Un échantillon de chaque ponte est placé dans un bécher contenant de l'eau de mer. La salinité du milieu, initialement de 37‰, est progressivement diminuée par addition d'eau distillée jusqu'à ce que les premiers œufs, dépassant le point d'équilibre des densités, perdent leur flottabilité et sédimentent. La densité de l'eau de mer est alors mesurée à l'aide d'un densimètre. Pour chaque ponte, cette opération est répétée 4 fois en renouvelant l'échantillon et une densité moyenne est calculée. La température de l'eau de mer utilisée est respectivement de 19,5°, 16° et 15°C pour la daurade, le loup non induit et le loup induit.

Les densités moyennes calculées sont respectivement de $1,0231 \pm 0,0009$, $1,0260 \pm 0,0003$ et $1,0263 \pm 0,0003$ g ml⁻¹ pour la daurade, le loup non induit et le loup induit. Une analyse de variance nous permet de rejeter l'hypothèse d'égalité de ces moyennes au seuil de 0,1% ($F = 54,42$). Une différence est mise en évidence entre la densité des œufs de daurade ($1,0231 \pm 0,0009$ g ml⁻¹) et celle des œufs de loup, induit ou non induit (test de NEWMAN-KEULS; DAGNELIE, 1975). Pour ces dernières, une valeur moyenne de $1,0261 \pm 0,0002$ g ml⁻¹ peut donc être calculée.

L'intervalle de confiance des densités moyennes ainsi estimées sont de l'ordre du centième de pour-cent. Cette imprécision sera donc pratiquement négligeable dans l'estimation du poids unitaire de l'œuf.

3.3. Amélioration de la technique de pesée

La relation qui relie le poids d'une ponte égouttée (P) et le poids réel (P_r) des œufs qu'elle contient est étudiée. Le poids réel correspond à celui de la masse d'œufs sans eau interstitielle :

$$P_r = Np_o$$

où p_o est le poids moyen d'un œuf et N le dénombrement

des œufs de la ponte par un compteur électronique (§ II.1.4).

L'expérience est réalisée avec une ponte naturelle de daurade (D) et deux pontes de loup, induite (Li) et non induite (Lni). Le poids moyen des trois types d'œufs, calculé à partir de leur volume (v_o) et de leur densité (d_o) (§ II.3.2) est respectivement de 0,515, 0,982 et 0,735 mg.

Une dizaine de lots d'œufs, de poids croissant, est constituée pour chaque type de ponte dans une gamme allant de 20 à 110 g. Chaque lot est introduit dans un collecteur cylindrique de 80 mm de diamètre obturé par une maille de 450 µm. Ils sont égouttés sur une dizaine d'épaisseur de papier filtre, pesés sur une balance de précision ($E = 0,01$ g), puis réimmergés dans de l'eau de mer. L'opération est répétée 5 fois de suite.

Pendant le séchage, le collecteur est déplacé toutes les 10 secondes vers un endroit non détrempe du papier filtre. Trois temps de séchage sont testés : 10, 30 et 50 s. Ces temps d'émersion n'affectent ni la survie des œufs, ni les taux d'éclosion (GRENZ, 1985). En fin d'opération, chaque lot est fixé dans une solution de formol concentrée à 5% pour être dénombré ultérieurement par un compteur électronique.

L'évolution concomitante du poids des pontes égouttées et de leur poids réel est représenté figure 13. Les 9 séries de données (3 types de ponte x 3 temps de séchage) sont décrites par un modèle linéaire du type I. Manifestement, bien que les statistiques de test soient très acceptables, le modèle n'est pas adapté : les coefficients de détermination (r^2) sont tous très proches de 1 et les coefficients de régression sont significatifs au seuil de 0,1% mais, dans 8 cas sur 9, la linéarité est rejetée (tableau 9).

L'écart des points par rapport à la droite de régression est supérieur à l'écart des pesées autour de leur moyenne. Les écarts à la moyenne (résidus) présentent, de plus, une certaine structure (fig.14), ce qui limite d'autant plus l'utilisation d'un modèle linéaire simple. Dans presque tous les cas, les résidus ont tendance à être positifs lorsque les lots d'œufs sont, soit petits (< 30 g environ), soit très grands (> 60 g) et négatifs entre ces limites. Seuls les résidus

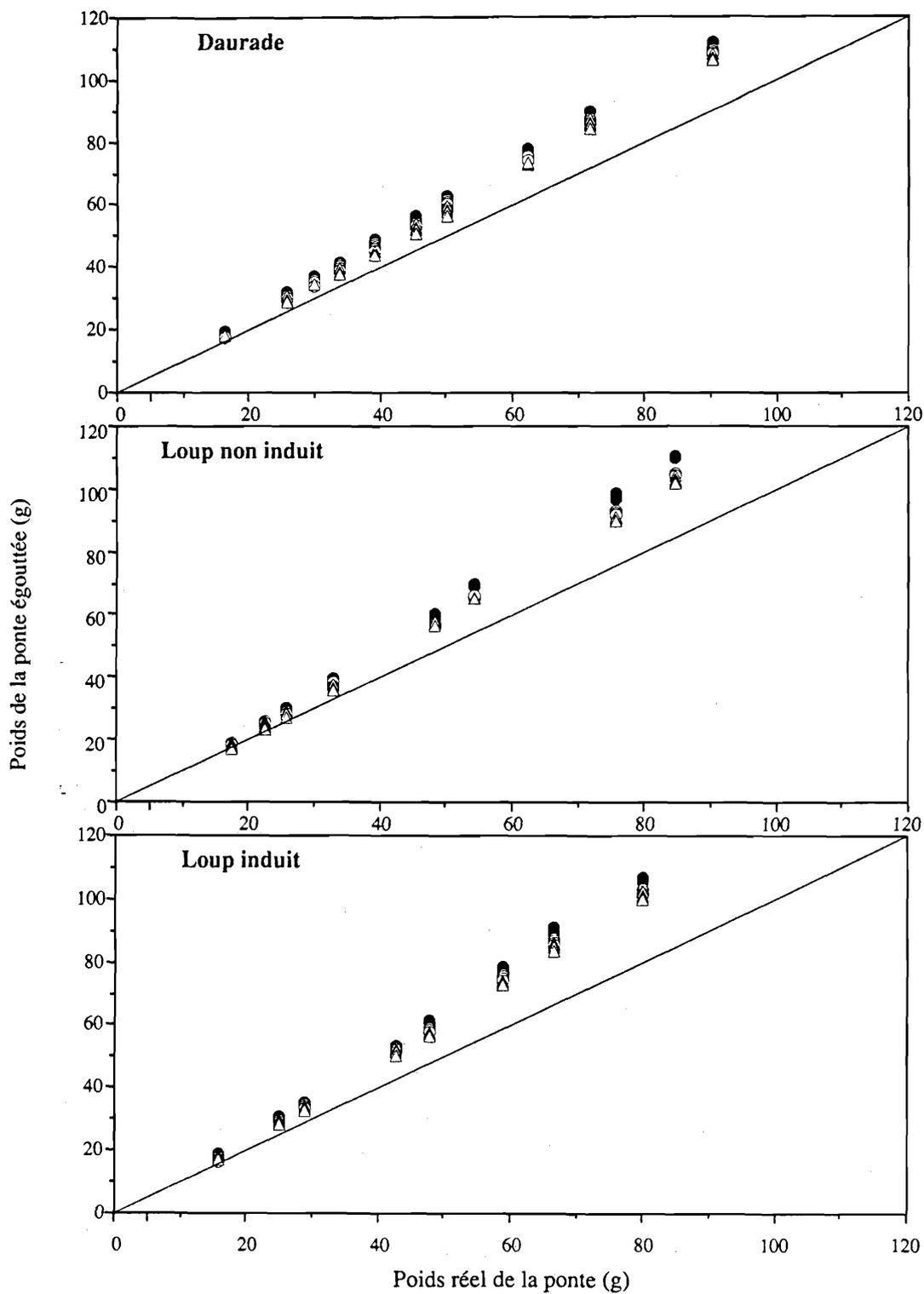


Figure 13. Relation entre poids des pontes égouttées et poids réel pour 10 (●) 30 (○) ou 50 (△) secondes de séchage. A chaque poids réel correspondent 15 valeurs de poids de ponte égouttée.

Tableau 9. Résultats de l'analyse de régression selon le modèle : $P = a + bP_r$. n : nombre d'observations; r^2 : coefficient de détermination; CM_r : variance résiduelle; F : F de SNEDECOR pour la régression; F_1 : F de SNEDECOR pour la linéarité (DAGNELIE, 1975); **, *** : significatif au seuil de 1 ou 0,1%; ns : non significatif au seuil de 5%.

Espèces	séchage 10s	séchage 30s	séchage 50s	
Daurade	n	50	50	50
	a	-1,469	-2,027	-2,403
	b	1,260	1,227	1,209
	r^2	0,999	0,999	0,999
	CM_r	0,227	0,268	0,137
	F	160 161 ***	129 557 ***	22 195 ***
	F_1	37,87 ***	0,92 ns	10,93 ***
Loup non induit	n	40	40	40
	a	-5,879	-4,266	-4,032
	b	1,336	1,280	1,253
	r^2	0,999	0,999	0,999
	CM_r	0,336	0,033	0,053
	F	120 062 ***	896 300 ***	687 260 ***
	F_1	3,65 **	29,00 ***	20,00 ***
Loup induit	n	40	40	40
	a	-4,850	-4,451	-4,055
	b	1,391	1,343	1,314
	r^2	0,999	0,999	0,999
	CM_r	0,092	0,062	0,053
	F	366 967 ***	496 726 ***	589 180 ***
	F_1	60,56 ***	54,03 ***	55,62 ***

concernant les pontes de daurade égouttées pendant 10 et 30 s semblent répartis de façon aléatoire.

Pour linéariser les données et aller plus loin dans la comparaison des modèles, une régression pondérée pourrait être utilisée (KLEINBAUM et KUIPPER, 1978). Cependant, compte tenu du bon alignement des données et de leur faible dispersion intragroupe, nous avons préféré perdre une partie de l'information et remplacer les 5 pesées par leur moyenne. Les données ainsi simplifiées sont maintenant décrites de

façon satisfaisante par un modèle linéaire. Les coefficients de détermination sont tous très proches de 1 et les coefficients de régression sont significatifs au seuil de 0,1% (tableau 10).

Les pentes obtenues avec chaque type d'œuf, pour chaque temps de séchage, sont comparées entre elles. L'homogénéité des variances résiduelles (test de HARTLEY; DAGNELIE, 1975) est vérifiée pour les essais égouttés pendant 10 ou 50 s (respectivement $H = 5,15$ ns et $H = 3,53$ ns) mais rejetée pour 30 s ($H = 12,88$ **). Nous poursuivons cependant l'analyse et constatons que les pentes sont différentes pour chaque type d'œuf au sein de chaque temps de séchage (tableau 11). Une seule exception concerne un séchage de 10 s pour lequel les pontes de loups induit et non induit sont équivalentes.

Tableau 10. Résultats de l'analyse de régression selon le modèle : $P = a + bP_r$. n : nombre d'observations; r^2 : coefficient de détermination; CM_r : variance résiduelle; F : F de SNEDECOR pour la régression (DAGNELIE, 1975); *** : significatif au seuil de 0,1%.

Espèce	séchage 10s	séchage 30s	séchage 50s	
Daurade	n	9	9	9
	a	-1,469	-2,027	-2,433
	b	1,260	1,228	1,210
	r^2	0,999	0,999	0,999
	CM_r	0,216	0,052	0,308
	F	34 165 ***	134 367 ***	22 083 ***
	Loup non induit	n	8	8
a		-5,857	-4,266	-4,032
b		1,365	1,280	1,253
r^2		0,999	0,999	0,999
CM_r		0,567	0,196	0,165
F		14 393 ***	36 545 ***	41 736 ***
Loup induit		n	8	8
	a	-4,850	-4,451	-4,055
	b	1,391	1,343	1,314
	r^2	0,999	0,999	0,999
	CM_r	1,113	0,670	0,583
	F	5 933 ***	9 193 ***	10 100 ***

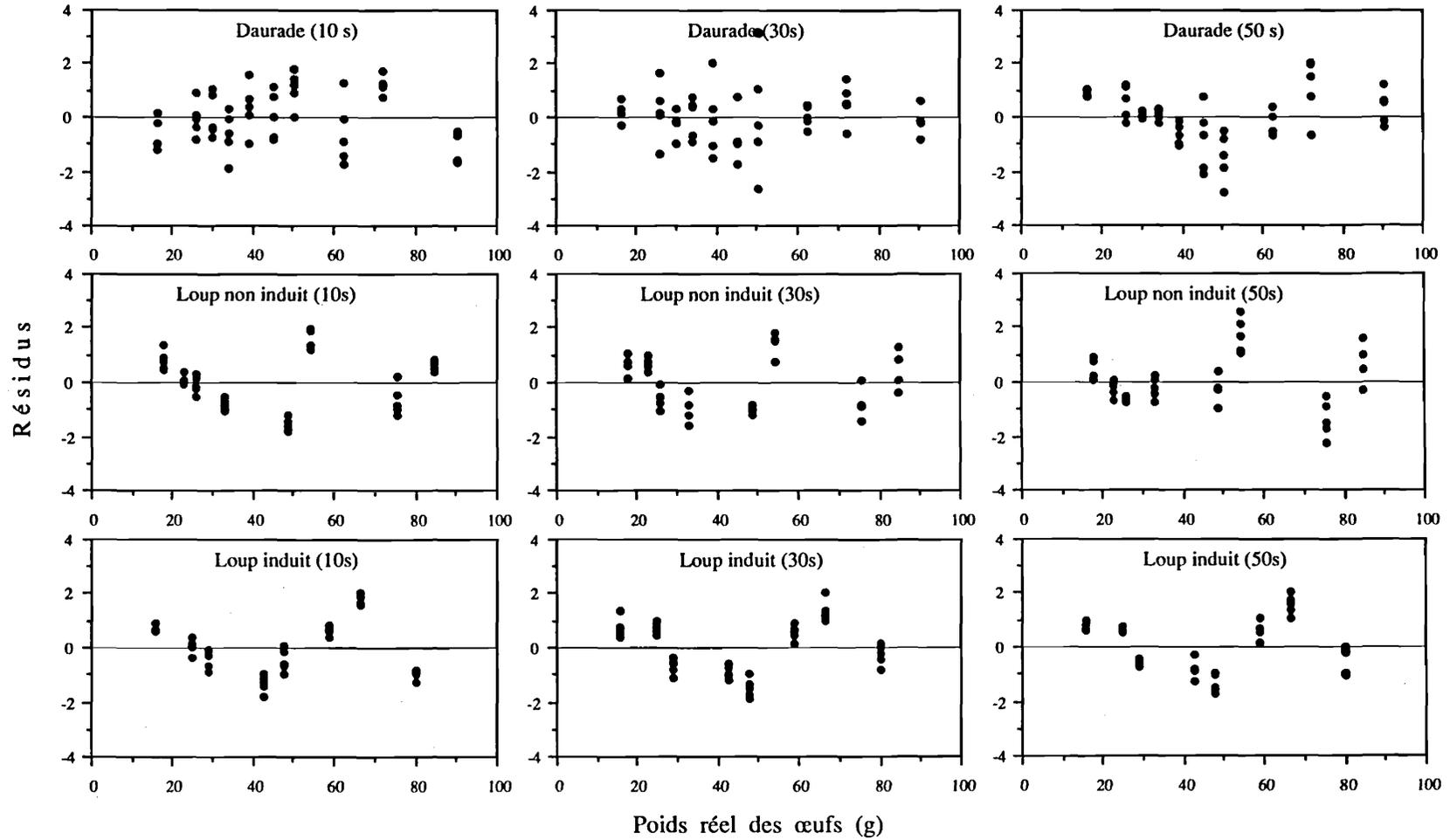


Figure 14. Résidus réduits des poids égouttés en fonction du poids réel des pontes.

Nous poursuivons l'étude par une comparaison des ordonnées à l'origine par rapport à zéro (tableau 12).

Les ordonnées à l'origine sont toutes différentes de zéro au seuil de 0,1% : la relation qui relie le poids des pontes égouttées (P) à leur poids réel (P_r) s'exprime sous la forme d'une équation du premier degré pour chaque type d'œuf et pour chaque temps de séchage.

La complexité des modèles ainsi obtenus ne permet pas d'expliquer simplement le devenir de la proportion d'eau interstitielle retenue par la ponte lorsque l'on passe d'un type d'œuf à l'autre. Nous avons donc décomposé le poids égoutté (P) de la ponte de façon à faire apparaître le poids de l'eau interstitielle (P_i) et le poids réel (P_r) :

$$P_i = P - P_r$$

Il est exprimé, dans la figure 15, en pourcentage du poids égoutté (P) à partir des données moyennes ayant servi au calcul des modèles.

La proportionnalité du premier degré, mise en évidence dans nos modèles est confirmée : la proportion d'eau interstitielle augmente lorsque le poids de la ponte augmente. Elle passe globalement de 5 à 25% lorsque le poids de la ponte passe de 20 à 100 g.

Quel que soit le temps de séchage considéré, les pontes de loup induit sont environ deux fois moins égouttées que celles de loup non induit. Les pontes de daurade, quant à elles, se comportent comme celles du loup induit jusqu'à 60 g, puis, au-delà, elles sont toujours mieux égouttées que les pontes de loup en général.

La précision des modèles est exprimée par les limites de leur intervalle de confiance (fig. 16). Il est calculé au seuil de 95%, selon la formule :

$$\bar{P} + b (P_r - \bar{P}_r) \pm \sqrt{CM_r \frac{\left(n + \frac{1}{n}\right) + (P_r - \bar{P}_r)^2}{D_{P_r}}}$$

où, \bar{P} est la moyenne des poids égouttés (P); \bar{P}_r et D_{P_r} ,

Tableau 11. Tests de parallélisme. D : daurade; Lni : loup non induit; Li : loup induit; ddl : degrés de liberté; CM : variance; F : F de SNEDECOR; *** : significatif au seuil de 0,1%.

Temps de séchage 10 s				
Sources de variation	ddl	CM	F	Groupes homogènes (test de Tuckey)
Rég. linéaire moyenne	1	22 086	37 396 ***	
Non parallélisme	2	25,83	43,74 ***	D Lni Li
Écart/régression	20	0,59		
Temps de séchage 30 s				
Sources de variation	ddl	CM	F	Groupes homogènes (test de Tuckey)
Rég. linéaire moyenne	1	20 299	72 380 ***	
Non parallélisme	2	13,73	48,99 ***	D Lni Li
Écart/régression	20	0,59		
Temps de séchage 50 s				
Sources de variation	ddl	CM	F	Groupes homogènes (test de Tuckey)
Rég. linéaire moyenne	1	19 538	56 240 ***	
Non parallélisme	2	9,29	26,73 ***	D Lni Li
Écart/régression	20	6,95		

Tableau 12. Comparaison des ordonnées à l'origine par rapport à zéro dans un test t de STUDENT. D : daurade; Lni : loup non induit; Li : loup induit; n : nombre d'observations; a : ordonnée à l'origine; S_a : écart type de l'ordonnée à l'origine; *** : significatif au seuil de 0,1%.

Temps de séchage (s)	Essai	n	a	S_a	t
10	D	10	-1,469	0,2474	5,94 ***
	Lni	8	-5,857	0,4102	14,25 ***
	Li	8	-4,850	0,4967	9,76 ***
30	D	10	-2,057	0,1214	16,94 ***
	Lni	8	-4,266	0,2411	17,69 ***
	Li	8	-4,451	0,4967	8,96 ***
50	D	10	-2,433	0,2954	8,23 ***
	Lni	8	-4,031	0,2213	18,22 ***
	Li	8	-4,055	0,4633	8,75 ***

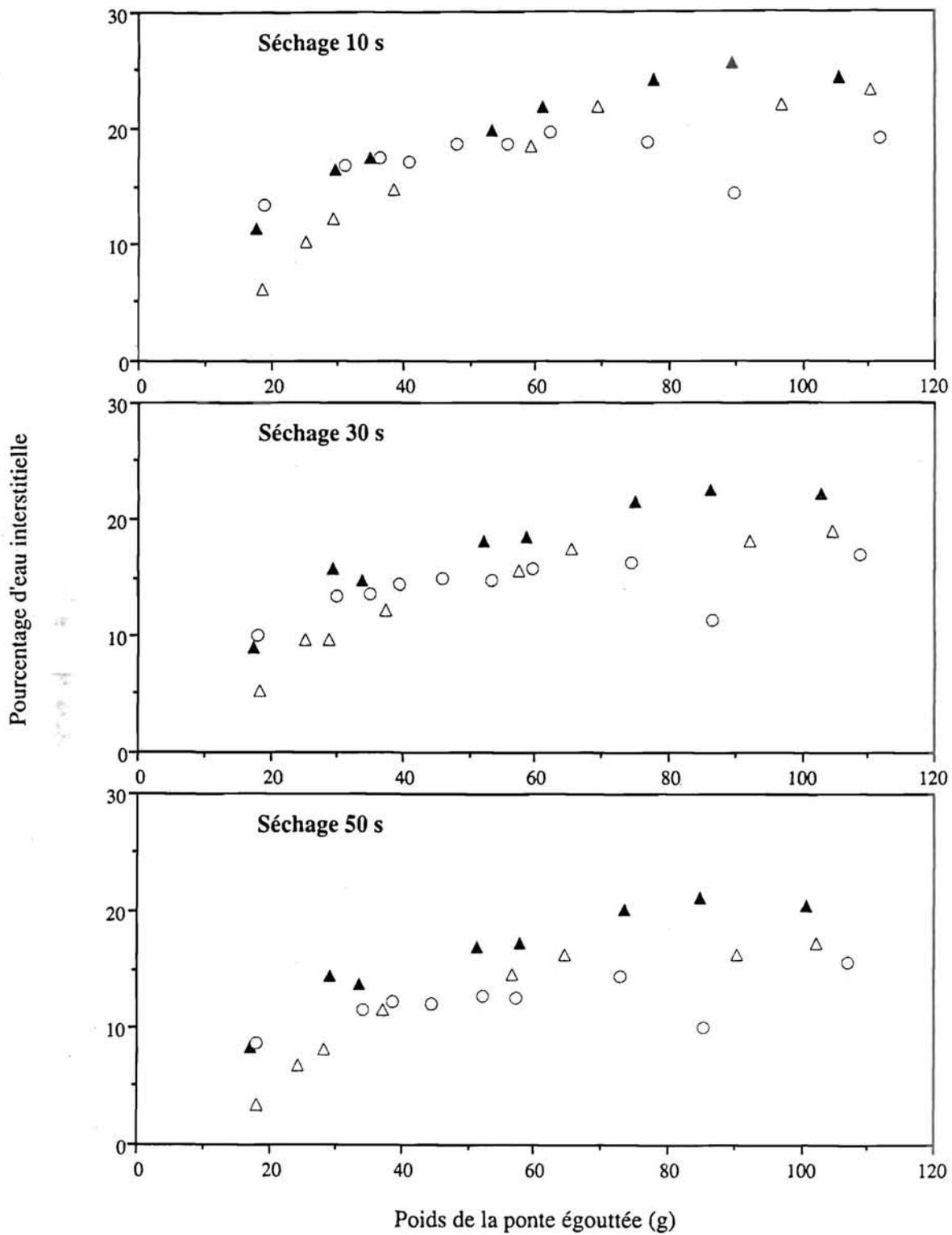


Figure 15. Évolution du pourcentage d'eau interstitielle en fonction du poids de la ponte égouttée selon différents temps de séchage. (○) daurade; (△) loup non induit; (▲) loup induit.

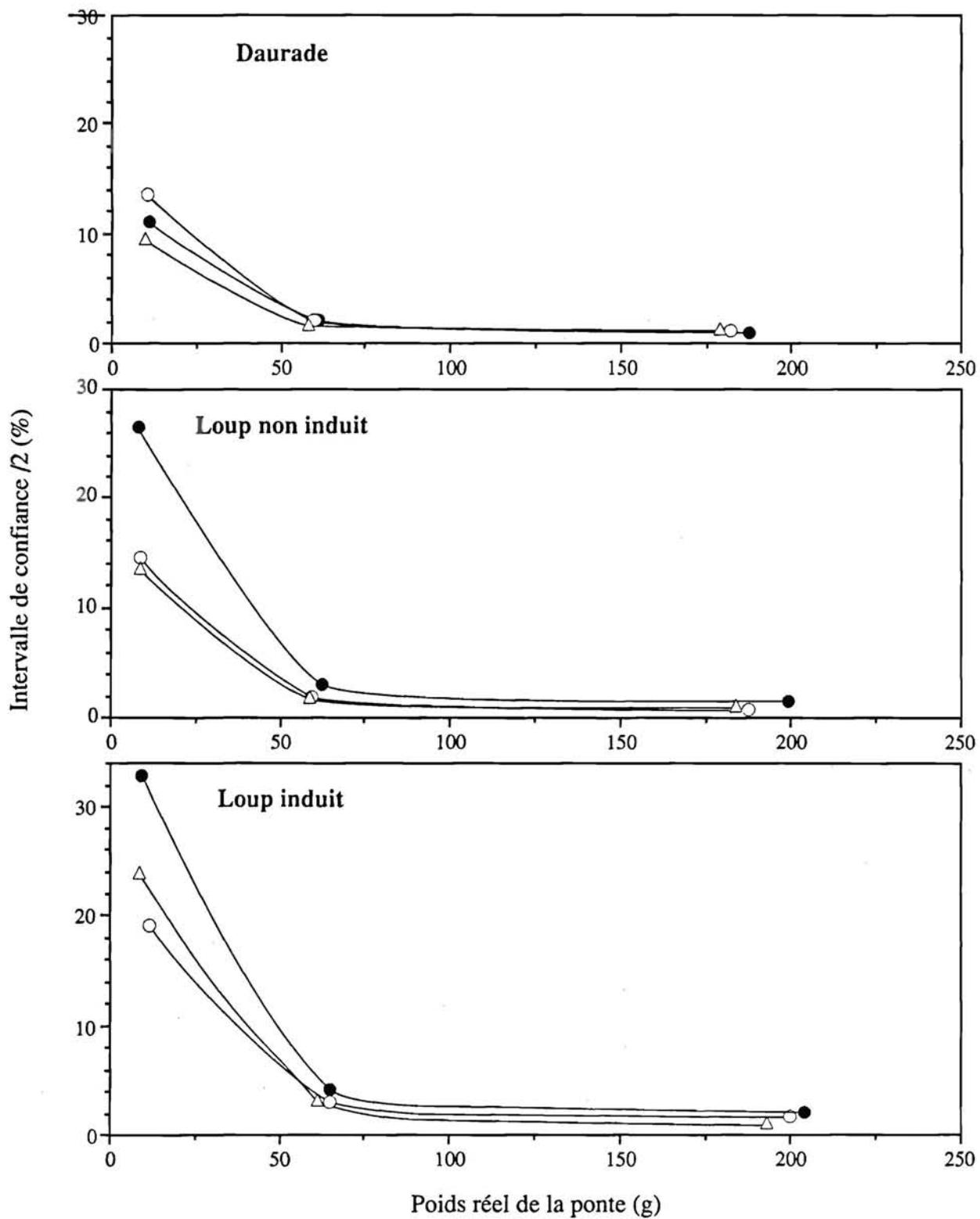


Figure 16. Intervalle de confiance du modèle d'estimation $P = a+bP$, pour 10s (●); 30s (○) et 50s (△) de séchage.

sont la moyenne et la dispersion des poids réels (P_r); CM_r , et b sont la variance résiduelle et la pente du modèle et t est le t de STUDENT (DAGNELIE, 1975).

Quel que soit le type de ponte considéré, la précision est d'autant meilleure que le poids de la ponte est grand, et se stabilise pour des pontes de plus de 75 g. En dessous de ce seuil et pour les trois types d'œufs, la précision diffère selon le temps de séchage : la moins bonne est obtenue pour 10 s de séchage, alors que 30 et 50 s donnent des résultats équivalents.

Pour des pontes d'un poids compris entre 10 et 75 g, le modèle daurade est plus précis que les modèles loup :

- pour 10 s de séchage, la précision du modèle daurade varie de ± 11 à 2%, celle du modèle loup non induit varie de ± 27 à 3% et celle du modèle loup induit varie de ± 33 à 4%
- pour 30 ou 50 s de séchage, la précision du modèle daurade varie de ± 13 à 2%, celle du modèle loup non induit de ± 15 à 2% et celle du modèle loup induit de ± 24 à 3%.

Pour des pontes de plus de 75 g, un temps de séchage de 10 s permet d'obtenir une précision de ± 1 , 1,5 et 2%, respectivement pour les modèles daurade, loup non induit et loup induit. Les temps de séchage de 30 ou 50 s donnent, pour tous les modèles, une précision maximale de $\pm 1\%$.

Ces résultats nous conduisent à ne conserver que les modèles correspondant à 30 secondes de séchage pour les trois type d'œufs, afin de concilier précision et rapidité d'action.

Le nombre exact (N) d'œufs d'un poids unitaire p_o , dans une ponte de poids P_r , se déduit de la formule : $N = P_r / p_o$. Si l'on tient compte des relations qui viennent d'être décrites, reliant le poids réel des œufs (P_r) à leur poids égoutté (P), N peut être estimé, pour chaque espèce et pour 30 secondes de séchage, par les formules suivantes :

Daurade	Loup non induit	Loup induit
$N = \frac{P + 2,06}{1,23p_o}$	$N = \frac{P + 4,67}{1,28p_o}$	$N = \frac{P + 4,45}{1,34p_o}$

Les formules ainsi déterminées, modulant le rapport P/p_o ,

rendent compte de la variation de la proportion d'eau interstitielle retenue par la ponte. Cette proportion varie de façon complexe, car elle est dépendante du poids mais également du type d'œufs composant la ponte.

Il semblerait, globalement, que les œufs de daurade soient plus facilement égouttés que les œufs de loup. Cette différence entre espèces pourrait s'expliquer, comme nous l'avons déjà énoncé pour la technique volumétrique (§ II.2.5), par une interaction des œufs entre eux et/ou vis à vis de l'eau, qui, conduisant à un arrangement plus compact des œufs de loup, rendrait ainsi plus difficile l'écoulement de l'eau interstitielle.

Il semblerait également que les œufs de loup provenant de pontes naturelles soient plus facilement égouttés que les œufs provenant de pontes induites. Cette différence pourrait s'expliquer par une différence de taille : les œufs pondus naturellement sont 1,3 fois plus volumineux que les œufs des pontes induites. Pour des poids de ponte identiques, le volume interstitiel total est identique, car l'arrangement des œufs reste le même (§ II.2.5). Cependant, les espaces individuels entre les gros œufs étant moins nombreux et donc plus grands, l'eau pourrait être drainée plus facilement.

3.4. Conclusions

La pesée est une méthode rapide pour estimer le nombre d'œufs contenus dans une ponte. Il suffit de concentrer la ponte dans un collecteur, de l'égoutter pendant un temps précis, de la peser puis de mesurer une dizaine d'œufs. Ces deux opérations n'excèdent pas 20 minutes.

L'estimation du nombre d'œufs s'effectue alors en utilisant le poids de la ponte, le poids de l'œuf et les formules définies précédemment. Le problème majeur de la méthode provient du fait qu'elle ne semble pas généralisable à des tailles d'œufs, à des tailles de ponte ou à des espèces autres que celles ayant servi à la détermination des modèles.

Les imprécisions de la méthode sont de 5 types :

- l'erreur de pesée; elle est inférieure à 1% pour des balances de précision
- l'erreur de lecture du diamètre de l'œuf; elle est

pratiquement négligeable si la mesure est effectuée à un grossissement 100

- l'estimation du diamètre moyen de l'œuf; elle est de ± 1% pour les pontes les plus hétérogènes (§ II.2.2) et répercutée trois fois dans le calcul du volume de l'œuf
- l'erreur sur la détermination de la densité, de l'ordre du centième de pour-cent (§ II.1.3.2).
- et l'incertitude sur la détermination des facteurs correcteurs de nos modèles, inférieure à ± 1% pour des pontes d'un poids supérieur à 75 g égouttées au moins 30 s.

Au pire, l'accumulation de ces incertitudes conduit à une imprécision de la méthode de pesée de l'ordre de ± 5% pour les deux espèces.

4. COMPARAISON DES MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE, DE PESÉE ET DE VOLUMÉTRIE

Les dénombrements fournis par les trois méthodes d'estimation sont comparées aux dénombrements effectués par un compteur électronique (§ II.1.4).

Dix pontes naturelles de daurade sont utilisées. Le poids de ces pontes varie de 90 à 266 g, leur volume de 114 à 315 ml et le nombre d'œufs qu'elles contiennent de 100 000 à 350 000. Pour chaque ponte, les trois méthodes sont utilisées successivement et les dénombrements s'estiment par les formules suivantes :

Méthode d'échantillonnage (§ II.1)

$$N = n f \frac{V_s}{4 V_p}$$

où

n est le nombre d'œufs dénombré dans 4 pipettes de 25 ml (V_p)
 V_s est le volume d'eau, en ml, dans lequel s'effectue les prélèvements (10⁴ ml)

f est le facteur de dilution de la ponte (20 < f < 50)

Méthode volumétrique (§ II.2.5)
 (modèle daurade)

$$N = 0,622 \frac{V}{v_o}$$

où

0,622 est le coefficient de remplissage pour la daurade

V est le volume total des œufs flottants (ml)

v_o est le volume unitaire d'un œuf (ml)

Méthode de pesée (§ II.3.3)

(modèle daurade; séchage 30 s)

$$N = \frac{P + 2,057}{1,228 p_o}$$

où

P est le poids des œufs égouttés pendant 30 s (g)

p_o est le poids unitaire d'un œuf (g)

Les données de base caractérisant les pontes sont résumées dans le tableau 13.

Tableau 13. Données de base caractérisant 10 pontes de daurade selon trois méthodes d'estimation. p_o : poids unitaire d'un œuf; v_o : volume unitaire d'un œuf; n : nombre d'œufs prélevés dans 4 pipettes de 25 ml; V : volume total de la ponte; P : poids de la ponte égouttée pendant 30 secondes; N_e : nombre d'œufs dénombrés par un compteur électronique.

Ponte	p_o (10 ⁻⁶ g)	v_o (10 ⁻⁶ ml)	n	V (ml)	P (g)	(N_e)
1	586	573	31	114	87	116 830
2	596	583	62	125	102	135 430
3	568	555	89	155	131	187 950
4	509	521	166	159	131	199 187
5	573	560	55	167	139	176 710
6	542	530	46	176	150	206 380
7	593	580	44	178	154	198 720
8	573	560	81	187	155	210 140
9	568	555	54	287	241	327 500
10	596	583	73	315	266	341 010

Pour les pontes 9 et 10, poids et volume ont été mesurés en deux fois car leur taille dépassait les volumes respectifs du collecteur (200 ml) et de l'éprouvette (250 ml).

L'écart (E) entre la valeur (N) estimée par chaque méthode et la valeur donnée par le compteur électronique (N_e) est

calculé par la formule suivante :

$$E(\%) = 100 \frac{N - N_e}{N_e}$$

Il représente l'écart relatif de chaque estimation par rapport à un dénombrement exhaustif précis et quantifie l'erreur absolue de chaque méthode (fig 17).

L'évolution de l'erreur semble indépendante de la taille de la ponte pour les trois méthodes. Ceci laisse supposer que la pesée et la volumétrie sont des méthodes plus solides que nous ne le pensions, car la gamme de taille des pontes utilisées pour effectuer les comparaisons est deux à trois fois supérieure à celle ayant servi à la mise au point des modèles. La méthode d'échantillonnage se révèle la moins précise et surtout la plus variable : sa gamme d'erreur est comprise entre -27 et +33%. La méthode de pesée surestime systématiquement la ponte de 2 à 13%. La méthode volumétrique sous-estime systématiquement de 2 à 6%.

La surestimation systématique du nombre d'œufs par la méthode de pesée corrigée, et à l'inverse, la sous-estimation systématique de la méthode volumétrique soulignent l'imperfection de la détermination des facteurs correcteurs de nos modèles d'estimation : celui de la méthode de pesée a sous-évalué la quantité d'eau interstitielle retenue par les œufs, celui de la méthode volumétrique a surévalué le volume des vides interstitiels.

L'amélioration apportée à la méthode de pesée et à la volumétrie par ces facteurs correcteurs n'est cependant pas négligeable, comme le démontre la figure 18. Lorsque les facteurs correcteurs ne sont pas utilisés, la méthode volumétrique surestime de 49 à 70% le nombre d'œufs réellement contenu dans une ponte et la méthode de pesée le surestime de 23 à 37% (indépendamment de la taille de la ponte).

Nous pouvons finalement conclure que l'estimation du nombre d'œufs contenus dans une ponte peut s'effectuer par les trois méthodes que nous venons d'analyser. Elles présentent les avantages et les inconvénients techniques et statistiques suivants :

La méthode fondée sur l'échantillonnage est :

- la plus rapide et permet le dénombrement simultané des œufs vivants et morts
- utilisable pour n'importe quel type d'œufs de poisson et n'importe quelle taille de ponte
- peu fiable, car, même utilisée dans les meilleures conditions, elle ne permet d'estimer la ponte qu'avec une précision relative comprise entre ± 6 et 22% et son erreur absolue varie de façon totalement aléatoire entre $\pm 30\%$.

Les méthodes de pesée et de volumétrie :

- permettent d'éviter les difficultés du sous échantillonnage puisque, dans un cas, l'ensemble de la ponte est pesé, dans l'autre, son volume total est mesuré
- sont moins rapides que la méthode d'échantillonnage parce que la quantification des œufs morts nécessite, dans les deux cas, une décantation préliminaire de la ponte et parce qu'une mesure systématique des œufs doit être effectuée pour en calculer soit le volume, soit le poids unitaire
- l'application de nos modèles est limitée aux deux espèces étudiées et pour des pontes de plus de 75 g séchées au moins 30 secondes ou d'un volume supérieur à 100 ml
- sont plus fiables que la méthode d'échantillonnage parce que leur erreur relative n'excède pas $\pm 7\%$ et parce que leur erreur absolue est plus petite et surtout plus stable que celle de la méthode d'échantillonnage : elle est comprise entre 2 et 13% pour la pesée et entre -2 et -6% pour la méthode volumétrique.

En résumé, la technique d'échantillonnage nous semble la mieux adaptée pour effectuer une estimation sommaire et rapide du nombre d'œufs contenus dans une ponte. Elle est cependant trop variable, en relatif comme en absolu, pour être utilisée à d'autres fins. La technique de pesée peut lui être substituée avec avantage, car il s'agit de la méthode la plus rapide. Dans les conditions préconisées, elle est reproductible et donne une très bonne estimation de la quantité réelle d'œufs. Il est cependant risqué de vouloir l'employer en dehors des limites étudiées. Enfin, la technique volumétrique est peut être la méthode la moins rapide mais elle est la plus fiable, en relatif et en absolu. C'est, à notre avis, la meilleure des trois méthodes.

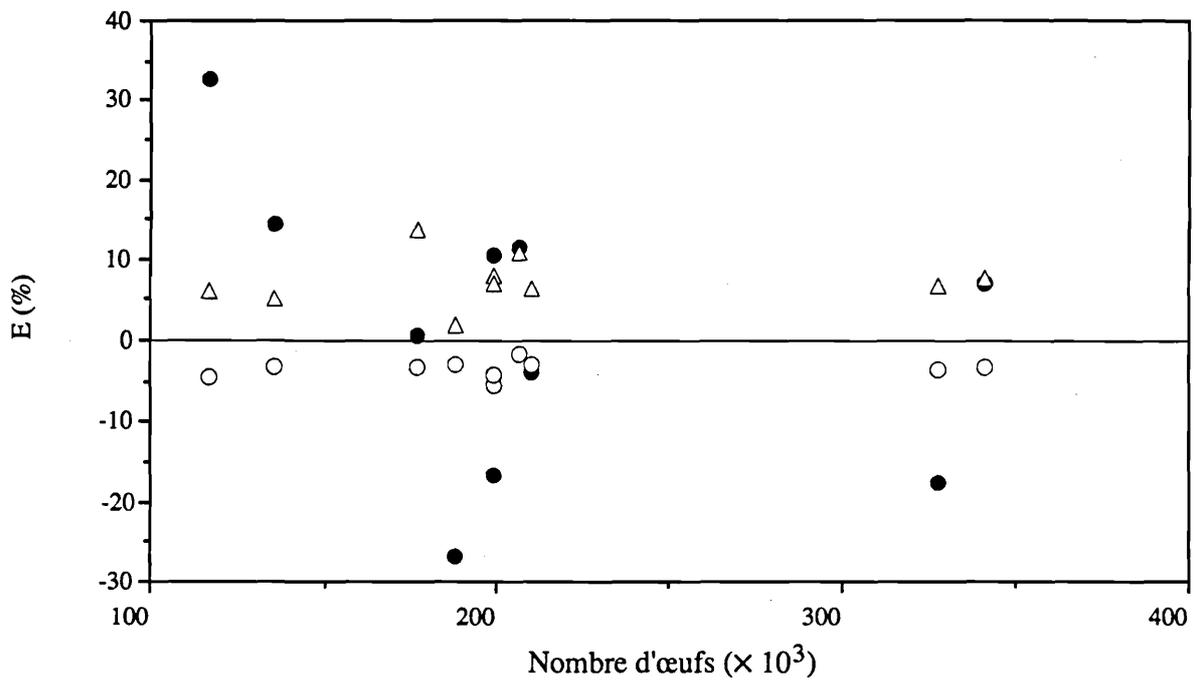


Figure 17. Écarts (E) entre le nombre d'œufs déterminé par trois méthodes d'estimation et le dénombrement exhaustif effectué à l'aide d'un compteur électronique. (●) échantillonnage; (○) volumétrique; (△) pesée.

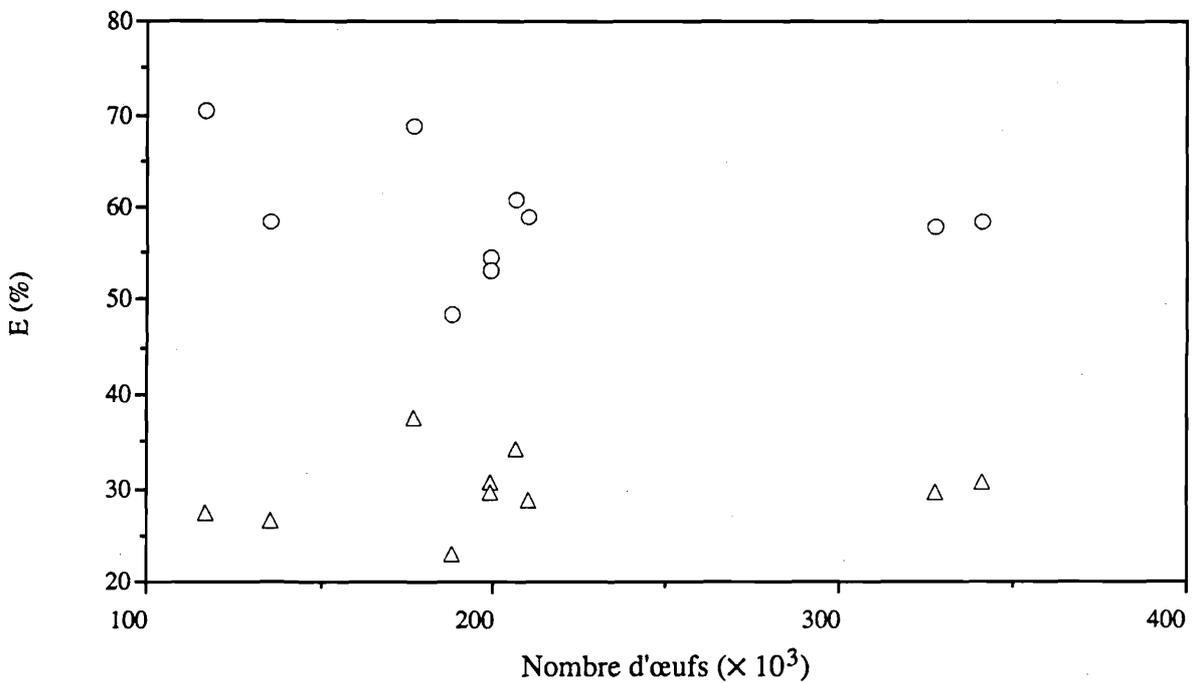


Figure 18. Écarts (E) entre le nombre d'œufs déterminé par deux méthodes d'estimation non corrigées et le dénombrement exhaustif effectué à l'aide d'un compteur électronique. (○) méthode de volumétrie non corrigée : $N = V / v_0$; (△) pesée non corrigée : $N = P / p_0$.

ch a p i t r e 2
ESTIMATION D'UNE POPULATION DE PRÉLARVES

Ce chapitre est consacré aux méthodes d'estimation des populations de larves âgées de quelques jours. En principe, au cours d'un élevage, ces méthodes seront employées deux fois : à l'éclosion, pour calculer le taux d'éclosion, et au moment de l'ensemencement des bassins, pour répartir les larves à la concentration désirée dans les cuves d'élevage.

La quantification du nombre de larves qui réussissent à éclore normalement permet d'évaluer leur capacité à survivre aux conditions d'incubation; elle représente actuellement, avec la quantification du nombre d'œufs viables, l'un des rares critères zootechniques d'appréciation de la qualité d'une ponte et, par extrapolation, de la qualité des géniteurs.

La quantité de larves introduites dans un bassin en début d'élevage représente le terme de référence du taux de survie larvaire, calculé un mois plus tard, lorsque le nombre de survivants aura été estimé. Ce deuxième critère permet d'apprécier les capacités de résistance des animaux aux techniques d'élevage larvaire.

Dans la pratique, l'incubation des œufs s'effectue dans des bassins d'une quarantaine de litres (§ I.1.3). A l'éclosion, les arrivées d'eau et d'air des incubateurs sont coupées afin de laisser les coques des œufs décanter, ce qui facilite leur élimination. Les larves flottantes sont alors récupérées à l'aide d'un béccher et concentrées dans une cuve contenant 30 à 50 litres d'eau de mer, pour y être dénombrées une première fois. Cette cuve sera ensuite transportée dans les salles d'élevage et les larves seront réparties dans les bassins selon cette première estimation. La qualité de la répartition sera contrôlée par une seconde estimation de la population larvaire dans chaque bassin.

Un certain nombre de larves présentent des malformations à l'éclosion, facilement décelables à l'œil nu en raison de leurs torsions caractéristiques (§ III.1.2). Les larves malformées ne peuvent pas être séparées des larves normales par décantation, comme dans le cas des œufs morts (§ II.1.1.1). Leur nombre pourra cependant être estimé. D'une manière générale, seules les pontes présentant un taux d'éclosion supérieur à 80% et un taux de malformations inférieur à 10% sont mises en élevage.

A l'inverse des œufs, les jeunes larves, très fragiles, ne peuvent être ni sorties de l'eau, ni manipulées à l'épuisette pour être pesées, ni concentrées dans une éprouvette. La réalisation d'un échantillonnage volumétrique - dénombrement dans un volume d'eau donné et extrapolation au volume total - représente, de ce fait, la seule méthode d'estimation d'un cheptel de larves âgées de quelques jours. Le volume total devant être échantillonné varie de quelques dizaines de litres, dans le cas des larves concentrées dans une cuve de collecte ou dans un incubateur, à quelques mètres cubes, dans le cas d'un bassin d'élevage. Dans ce chapitre, nous étudierons respectivement les limites d'utilisation et la précision des méthodes les plus couramment utilisées dans ces deux cas de figure.

1. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DANS UNE CUVE DE COLLECTE

1.1. Description

Juste après l'éclosion, les larves sont sorties des incubateurs et concentrées dans une cuve de collecte contenant plusieurs dizaines de litres d'eau de mer. Elles sont ensuite homogénéisées délicatement, soit en brassant le milieu à l'aide d'un béccher, soit en utilisant de l'air diffusant à travers une ou plusieurs pierres microporeuses. Des échantillons successifs sont alors effectués à l'aide d'une pipette de 25 ml sectionnée à sa base (diamètre d'ouverture 3,5 mm) ou à l'aide d'un pilulier d'un volume de 18,6 ml (diamètre d'ouverture 20 mm). Ce dernier volume correspond à la quantité d'eau totale que peut contenir le pilulier rempli à ras bord.

Les larves échantillonnées sont placées dans une cuvette de Dollfuss et comptées sous microscope binoculaire. L'estimation du nombre total de larves se calcule par extrapolation au volume total d'eau dans la cuve. La fiabilité de la méthode dépend donc de la qualité de l'homogénéisation, de la qualité de l'échantillonnage et de son dénombrement. Nous vérifierons, successivement, l'efficacité de l'homogénéisation effectuée à l'aide d'un béccher ou par aération et la reproductibilité des comptages réalisés par différents manipulateurs lorsque l'échantillonnage est effectué à la pipette ou au pilulier.

1.2. Étude de l'homogénéisation

L'expérience est réalisée avec une population d'environ 400 000 larves de loup, concentrées dans une cuve de collecte contenant 35 litres d'eau de mer. L'homogénéisation est effectuée soit par brassage à l'aide d'un béccher de un litre, soit par de l'air diffusé par trois pierres poreuses placées au fond de la cuve. Dans ce dernier cas, l'homogénéisation dure 20 min avant que le premier prélèvement ne soit effectué.

Les deux techniques d'homogénéisation sont employées sur la même population. Pour chacune d'elles, trente échantillons sont réalisés avec un pilulier de 18,6 ml, en divers endroits de la cuve. Les larves prélevées sont réintroduites dans la cuve après dénombrement.

Le type de répartition spatiale obtenu pour chaque type d'homogénéisation est testé par l'indice d , fondé sur le calcul du χ^2 (ELLIOT, 1977).

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2\nu - 1}$$

où ν est le nombre de degrés de liberté.

Les moyennes des comptages (et leur intervalle de confiance calculé au seuil de 95%) sont de $11,67 \pm 1,10$ larves par millilitre, pour l'homogénéisation réalisée au béccher et de $11,53 \pm 1,87$ larves par millilitre, pour l'homogénéisation réalisée par aération. Les χ^2 calculés respectifs sont de 21,78 et 59,07 et les indices d , de -0,950 (non significatif au seuil de 5%) et 3,32 (significatif au seuil de 0,1%).

L'emploi de l'aération engendre une répartition agrégée des larves, vraisemblablement en raison de turbulences irrégulières. Seule l'utilisation d'un béccher permet d'obtenir une répartition aléatoire des larves dans la cuve. Avec un tel type d'homogénéisation, la précision du comptage, calculée à partir des bornes de l'intervalle de confiance et pour 30 échantillons, est d'environ $\pm 9\%$.

1.3. Étude de l'échantillonnage et de la reproductibilité des comptages

Comme dans le cas de l'échantillonnage des œufs (§ II.1.1.5),

le problème de la validité d'un prélèvement effectué avec une pipette tronquée se pose pour l'échantillonnage des larves. Les turbulences induites par l'introduction de la pipette dans le milieu pourraient non seulement disperser les larves, mais également provoquer une réaction de fuite, liée à leur sensibilité précoce à la pression (§ III.1.2.1.1). Un tel problème ne se pose pas lorsque l'échantillonnage est réalisé à l'aide d'un pilulier, en raison de la rapidité du prélèvement et du grand diamètre d'ouverture. Il s'agit donc de comparer les résultats obtenus avec ces deux techniques de prélèvement et de vérifier la reproductibilité d'un dénombrement effectué par des manipulateurs différents.

L'expérience est réalisée avec une population d'environ 450 000 larves de loup, placée dans une cuve contenant 30 litres d'eau de mer et homogénéisée à l'aide d'un béccher. Trente échantillons successifs sont réalisés à l'aide d'une pipette de 25 ml sectionnée à sa base puis avec un pilulier de 18,6 ml. Les larves prélevées sont dénombrées successivement par deux personnes, dans la même cuvette de Dollfuss. Les prélèvements sont réintroduits dans la cuve et le milieu est homogénéisé après chaque comptage.

Les dénombrements moyens et les intervalles de confiance calculés au seuil de 95% obtenus par les deux opérateurs sont respectivement de $13,90 \pm 0,96$ et $14,10 \pm 1,00$ larves par ml, lorsque l'échantillonnage est réalisé avec une pipette et de $15,30 \pm 0,96$ et $15,93 \pm 1,18$ larves par ml, lorsque l'échantillon est réalisé avec un pilulier. Ces résultats sont comparés dans une analyse de variance à 2 facteurs croisés, où la méthode de prélèvement est considérée comme un facteur fixe et l'opérateur comme un facteur aléatoire (tableau 14).

Tableau 14. Comparaison des dénombrements moyens de larves obtenus par deux opérateurs différents (A et B), selon deux méthodes d'échantillonnage (pipette ou pilulier). Analyse de variance à 2 facteurs croisés : la méthode de prélèvement (a) est le facteur fixe et l'opérateur (b) est le facteur aléatoire. ddl, degrés de liberté; CM, variance; P, probabilité.

Source de variation	ddl	CM	F	P
Méthode d'échantillonnage	1	78,408	2,363	0,1270
Opérateur	1	5,208	0,157	0,6927
Interaction	1	1,408	0,042	0,8371
Résiduelle	116	33,186		

Quelle que soit la méthode de prélèvement employée, l'hypothèse selon laquelle deux opérateurs donnent en moyenne les mêmes résultats ne peut être rejetée. L'écart de comptage moyen entre les opérateurs est d'environ 5%. La précision des comptages réalisés avec les deux techniques, calculée à partir des bornes de l'intervalle de confiance et pour 30 échantillons, est d'environ $\pm 6-7\%$. La reproductibilité des comptages effectués par différents manipulateurs peut donc être admise et les deux techniques de prélèvement utilisées indifféremment, car elles donnent des résultats équivalents.

1.4. Conclusions

La technique d'échantillonnage qui vient d'être décrite permet d'estimer des populations de 400-450 000 larves venant d'éclore et concentrées dans une cuve à la charge d'environ 10 à 15 larves par ml. L'homogénéisation des larves doit être réalisée au bécher, afin d'obtenir une répartition aléatoire dans la cuve. L'échantillonnage peut être effectué indifféremment avec une pipette de 25 ml tronquée, dont le diamètre d'ouverture est de 3,5 mm, ou avec un pilulier de 18,6 ml, rempli à ras bord, dont le diamètre d'ouverture est de 20 mm. L'erreur de dénombrement des larves, effectué dans une cuvette de Dollfuss, est indépendant du manipulateur et d'environ 5%. Le respect de ces conditions permet d'obtenir, pour une série de 30 prélèvements, une précision relative de la méthode de ± 6 à 9%.

2. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DANS UN BASSIN D'ÉLEVAGE

Les larves à l'éclosion, venant d'être dénombrées, sont immédiatement transférées de la cuve, où elles ont été concentrées à la sortie de l'incubateur, vers les bassins d'élevage. La répartition s'effectue à l'aide d'un bécher de 0,25 à 5 litres, selon la charge devant être introduite dans le bassin et selon la concentration des larves dans la cuve. L'estimation du nombre de larves ne présentant aucune malformation sert de base au calcul de l'ensemencement, car les autres ne survivront pas (§ III.1.2).

Une seconde estimation est ensuite réalisée, par échantillonnage direct dans les bassins d'élevage, pour s'assurer que la répartition a été faite correctement. Cet

échantillonnage est réalisé de manière aléatoire, à l'aide d'un bécher ou à l'aide d'un siphon de 10 mm de diamètre. La quantité de larves présentes dans le bassin est calculée par extrapolation du dénombrement des échantillons au volume total du bassin. La précision d'une telle estimation est, une fois de plus, totalement liée au type de répartition des larves dans le milieu. Pour éviter les regroupements massifs des larves en surface (grégarisme), dont les effets sont néfastes, le milieu est homogénéisé par aération et renouvellement d'eau. La répartition des larves est donc directement dépendante de l'hydrodynamisme imposé par les débits d'eau et d'air propres à chaque technique d'élevage. Cet hydrodynamisme dépend également du type et de la taille des bassins employés.

Nous étudions ici le type de répartition spatiale adoptée par les larves de loup et de daurade soumises à la technique d'élevage intensif, dans des bassins expérimentaux d'un volume de 0,5 m³ ou dans des bassins de production de 2 m³. La précision de la méthode d'estimation est évaluée dans chacun des cas.

2.1. Bassins expérimentaux

Deux populations de loup et deux populations de daurade sont réparties, à raison d'environ 100 larves par litre, dans 4 bassins expérimentaux cylindroconiques d'un volume utile de 0,5 m³ (§ I.2.1). L'étude de la répartition spatiale des larves et de la précision de la méthode d'estimation, est réalisée pendant les 5 premiers jours de l'élevage.

Selon la technique intensive, l'hydrodynamisme du milieu est caractérisée, pendant cette période, par une arrivée d'eau et une arrivée d'air propre à chaque bassin. Pour la daurade, le renouvellement en eau, de 20% par heure, est effectué par le fond du bassin. Pour le loup, l'arrivée d'eau se fait en surface, avec un renouvellement de 5% par heure. Pour les deux espèces, une arrivée d'air de 50 ml min⁻¹, par une pierre microporeuse située dans le fond du cône du bassin, assure un mouvement ascendant de la masse d'eau. Les larves sont dans l'obscurité totale.

Trente échantillons de 250 ml sont prélevés chaque jour, au hasard, en divers points de chaque bassin, à l'aide d'un siphon de 10 mm de diamètre. Les larves sont dénombrées à l'oeil nu. La répartition aléatoire est testée à l'aide de l'indice

d , fondé sur le calcul du χ^2 (ELLIOT, 1977). La précision est exprimée par les bornes de l'intervalle de confiance relatif de la moyenne des dénombrements (tableau 15).

Dans les conditions décrites, les larves de daurade sont réparties de façon homogène dans les bassins pendant les 4 premiers jours d'élevage. Passé ce stade, leur répartition devient fortement agrégative : une majorité de larves colonise la paroi des bassins. L'apparition de ce comportement est, en fait, observée dès l'ouverture de la bouche et jusqu'à la fin de l'élevage larvaire (§ III.2.1.2). Jusqu'à l'âge de 4 jours, la précision de l'estimation du nombre de larves contenu dans les bassins est comprise entre ± 6 et 9%. Au-delà, elle est comprise entre ± 22 et 30%.

Les larves de loup ont un comportement totalement différent : leur répartition est toujours agrégative et l'estimation peu précise. Elle est comprise entre ± 11 et 14% lorsque les 30 prélèvements sont réalisés pendant les 5 jours suivant l'éclosion. En fait, les larves sont toujours réparties en essaims pendant toute la durée de l'élevage larvaire.

Plusieurs tentatives ont été réalisées pour essayer d'homogénéiser les populations de loup dans ce type de bassin. L'hydrodynamisme a été modifié en utilisant différents débits d'eau et/ou d'air ou en abaissant la salinité de l'eau. Les diverses combinaisons testées, à 25 et 35‰, sont les suivantes :

- un renouvellement d'eau par le fond du bassin de 20, 50 ou 100% par heure
- un renouvellement d'eau par le fond de 20 ou 50% par heure, complété par une aération de 100 ml min⁻¹
- un renouvellement d'eau par le fond de 50% par heure, complété par un renouvellement d'eau de surface tangentiel à la paroi du bassin de 10% par heure
- un renouvellement d'eau par la surface de 50% par heure, tangentiel à la paroi ou arrivant en cascade au centre du bassin
- un renouvellement d'eau ascendant de 50% par heure, à mi-profondeur du bassin

Aucune des conditions expérimentales ainsi créées n'a permis d'obtenir une répartition homogène des larves de loup âgées de 1 à 5 jours. D'une façon générale, l'agrégation des larves

Tableau 15. Calcul de l'indice de distribution d , concernant la répartition spatiale de larves de *Sparus auratus* et de *Dicentrarchus labrax* âgées de 1 à 5 jours, dans des bassins cylindroconiques de 0,5 m³. n° , numéro du bassin; m , nombre moyen de larves par échantillon; IC, intervalle de confiance de l'échantillon calculé au seuil de 95%, $d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$, où v est le degré de liberté. Le nombre des échantillons est égal à 30 et le seuil de non agrément à la loi de Poisson égal à 1,96. ($P > 0,05$).

n°	Age (jours)	Daurade			Loup		
		m	IC/2 (%)	d	m	IC/2 (%)	d
1		21,50	6,12	1,94	23,64	10,92	2,93
2	1	19,80	6,38	-1,95	22,50	10,95	2,71
1		21,26	6,28	-1,83	21,45	11,53	2,99
2	2	21,60	6,62	-1,49	19,76	12,23	3,18
3		21,53	8,53	0,27	23,00	12,48	4,27
4		22,26	7,61	-0,45	21,36	12,43	3,80
1		20,00	7,38	-1,01	19,80	13,29	4,13
2	3	19,96	7,13	-1,26	18,78	12,33	3,00
3		19,73	7,60	-0,88	17,59	13,05	3,26
4		18,76	7,09	-1,48	21,05	12,66	3,93
1		18,20	6,86	-1,77	18,54	12,61	3,17
2	4	17,83	7,46	-1,32	16,42	13,72	3,43
3		18,53	7,68	-1,02	18,20	12,75	3,19
4		18,50	7,19	-1,44	17,68	12,69	2,98
1		19,83	27,09	16,28	20,03	12,90	3,85
2	5	19,96	27,01	16,29	18,96	12,22	2,96
3		19,03	29,71	18,05	19,88	12,05	3,06
4		19,06	22,20	11,59	16,87	12,93	2,94

en surface est la plus fréquente. Tout mouvement tournant de la masse d'eau aggrave le phénomène et l'aération est le seul artefact qui puisse partiellement désagréger les essaims. Une amélioration de la précision de la méthode semble donc difficilement réalisable pour ce type de bassins.

2.2. Bassins de production

Une étude similaire a été menée, pendant les 3 premiers jours d'élevage, sur des populations de larves réparties dans 4 bassins cylindriques (à fond hémisphérique) d'un volume utile

de 2 m³ (§ I.2.2). Trente échantillons de 250 ml sont prélevés chaque jour, au hasard, en divers points de chaque bassin, à l'aide d'un siphon de 10 mm de diamètre. Les larves sont comptées à l'oeil nu et la répartition aléatoire est testée à l'aide de l'indice *d* basé sur le calcul du χ^2 (ELLIOT, 1977).

La précision est exprimée par les bornes de l'intervalle de confiance relatif de la moyenne des dénombrements (tableau 16). Dans les conditions hydrodynamiques testées, les larves de loup et de daurade sont toujours réparties en essais. Dans ce type de bassin, ce comportement est, en fait, observé pendant toute la durée de l'élevage larvaire. La précision de l'estimation du nombre de larves contenu dans les bassins, pendant les 3 jours qui suivent l'éclosion, est comprise entre ± 12 et 58% lorsque 30 prélèvements sont réalisés.

Tableau 16. Calcul de l'indice de distribution *d*, concernant la répartition spatiale de larves de *Sparus auratus* et de *Dicentrarchus labrax* âgées de 1 à 3 jours, dans des bassins cylindriques de 2 m³. *n*^o, numéro du bassin; *m*, nombre moyen de larves par échantillon; IC, intervalle de confiance de l'échantillon calculé au seuil de 95%, $d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$, où *v* est le degrés de liberté. Le nombre des échantillons est égal à 30 et le seuil d'agrément à la loi de Poisson égal à 1,96. (*P* > 0,05).

<i>n</i> ^o	Age (jours)	Daurade			Loup		
		<i>m</i>	IC/2 (%)	<i>d</i>	<i>m</i>	IC/2 (%)	<i>d</i>
1		15,46	48,72	30,22	30,16	34,49	29,80
2	1	29,06	12,17	5,39	25,99	23,06	15,63
3		16,75	21,50	9,80	10,26	24,13	7,69
4		12,85	21,45	7,61	17,87	15,33	5,23
1		11,23	20,13	5,75	8,52	57,51	25,55
2	2	8,96	20,21	4,38	29,64	20,68	14,65
3		24,01	16,57	8,46	11,52	36,71	17,02
4		17,45	14,59	4,47	17,44	21,42	10,09
1		23,63	16,36	8,13	19,80	41,62	9,60
2	3	11,79	27,62	3,08	26,04	32,71	25,36
3		16,32	12,78	2,63	20,15	13,00	3,96
4		9,56	26,27	9,02	11,03	30,68	12,54

2.3. Conclusions

La technique d'échantillonnage décrite permet d'estimer correctement une population de jeunes larves de daurades, âgées de moins de 4 jours, placée dans un bassin cylindroconique de 0,5 m³. La précision relative de la méthode est, dans ce cas, de $\pm 6-9\%$. Dans tous les autres cas testés, la méthode est trop imprécise pour permettre d'apprécier réellement le nombre de larves introduites dans les bassins. Dans les bassins de 0,5 m³, l'estimation d'une population de larves de daurade âgées de plus de 5 jours n'est précise qu'à $\pm 22-30\%$ près. La population de loups âgés de 1 à 5 jours n'est estimée qu'à $\pm 11-14\%$ près. Dans les bassins de 2 m³, cette estimation est encore moins bonne puisque, pour les deux espèces âgées de 1 à 3 jours, elle est comprise entre ± 12 et 58%.

La faible précision des méthodes de dénombrement des populations larvaires tient à l'impossibilité d'homogénéiser correctement les très jeunes larves. En effet, ces dernières flottent et s'agrègent systématiquement lorsqu'elles sont concentrées à une densité de 100 larves par litre ou plus. Un tel comportement s'aggrave sous l'effet d'un stress, comme l'éclairage du milieu, ou de tout type d'action modifiant l'hydrodynamisme du bassin (§ III.2.1.1 et III 2.1.2). Cette particularité physiologique a rendu vaine toutes les tentatives d'amélioration de la méthode d'estimation essayées à ce jour, car les actions entreprises pour modifier la répartition des larves dans le milieu (brassage par l'eau ou l'air) ne font qu'aggraver le stress des larves et leur agrégation.

En l'état actuel des connaissances et dans les conditions d'élevage intensif, il est impossible d'estimer correctement une population de larves âgées de quelques jours lorsqu'elle se trouve dans un bassin d'élevage. La seule exception concerne les daurades n'ayant pas encore passé le stade de l'ouverture de la bouche et ensemencées dans des bassins cylindroconiques de 0,5 m³. Pour avoir une estimation précise du taux de survie larvaire, il est donc conseillé de rapporter le nombre de survivants, en fin d'élevage, au nombre d'œufs introduit directement dans les bassins. Ce nombre d'œufs, nous l'avons vu précédemment (§ II.1), peut être estimé de façon très précise. Cette méthode présente cependant l'inconvénient majeur de ne pas permettre l'évaluation du taux d'éclosion; il n'est donc plus possible de distinguer la part de la mortalité liée à la qualité intrinsèque de la ponte de celle provoquée par les techniques d'élevage elles-mêmes.

ch a p i t r e 3
ESTIMATION D'UNE POPULATION DE POSTLARVES

En écloserie, l'estimation d'une population de postlarves s'effectue pour la première fois en fin de phase larvaire. Pour le loup et la daurade, ce stade correspond aux poids moyens respectifs de 40 et 30 mg. La connaissance du nombre d'alevins ayant survécu à la phase larvaire permet le calcul du taux de survie larvaire. Il indique non seulement les performances passées de la bande d'élevage mais peut également, d'une certaine manière, renseigner sur son avenir, car le "vécu" larvaire conditionne toujours, plus ou moins, le futur de l'alevin. A ce stade de l'élevage, le dénombrement du cheptel permet également de répartir les alevins selon des charges bien précises dans les bassins de nurserie et de calculer, au mieux, les rations alimentaires qui dépendent de la biomasse.

La deuxième estimation du cheptel précède la vente des alevins à la sortie de l'écloserie. Les alevins étant vendus à la pièce, on comprendra aisément l'importance de la précision de cette estimation, source fréquente de contestation entre acheteur et vendeur. Loups et daurades auront alors atteint le poids de 1 à 3 g. Il s'agira, cette fois, d'estimer une population de juvéniles ayant survécu à la phase de sevrage, c'est à dire au passage de la nourriture vivante à la nourriture inerte. En réalité, le sevrage ne durant que 8 jours, le taux de survie communément appelé taux de sevrage, exprime en fait le succès de la phase nurserie toute entière. A la fin de cette phase, les juvéniles sont des adultes miniatures qui, mis en grossissement, ne subiront plus de mortalité importante, sauf en cas de pathologie.

Comptage visuel total ou pesée sont les méthodes de dénombrement couramment utilisées pour les postlarves et les juvéniles. Les poissons de quelques grammes peuvent être manipulés à l'épuisette, ce qui permet d'estimer le cheptel en pesant un échantillon dénombré et la population toute entière. La précision de la méthode est cependant inconnue. Les postlarves de quelques dizaines de milligrammes, quant à elles, ne peuvent être exondées sans provoquer d'importantes mortalités; elles sont donc dénombrées une à une, manuellement, lors de leur transfert dans les bassins de prégrossissement. Cette méthode, fastidieuse et de précision inconnue, est la seule connue et utilisée à ce jour pour l'estimation d'une population de postlarves de cette taille. Le sous-échantillonnage volumétrique aurait été une solution élégante pour pallier les inconvénients de ces deux méthodes d'estimation. Il n'existe, malheureusement, aucun

moyen d'homogénéiser une population de larves (§ III.2.2), de postlarves ou de juvéniles dans un bassin d'élevage.

Nous proposons, dans ce chapitre, un substitut à la méthode de comptage total pour les postlarves de quelques dizaines de milligrammes. La précision et l'efficacité de cette nouvelle méthode sont évaluées, de même que celles du comptage total et de la technique de pesée.

1. UNE MÉTHODE PHOTOGRAPHIQUE

La méthode de dénombrement proposée, simple et fiable, est fondée sur le comptage intégral, ou l'échantillonnage aléatoire, de photographies représentant l'ensemble d'une population. La technique est inspirée des travaux effectués sur le comptage des œufs du poisson zèbre, *Brachydanio rerio* (LILLIE *et al.*, 1975). Un système de prises de vue, spécifiquement mis au point pour des loups de 30 mg à 1 g, et une stratégie d'échantillonnage minimisant l'effort de comptage pour le dénombrement des populations de grande taille sont décrits.

1.1. Description de l'appareil

Le système (fig. 19) est composé d'un appareil photographique Polaroid 670 AF (a), fixé à une potence réglable (b) et placé à l'aplomb d'une cuve translucide en polyéthylène blanc, de dimensions 850 x 850 x 150 mm (c), destinée à recevoir les animaux. Cette cuve est encastrée dans un support en contre-plaqué marine (f), dont le fond et les 4 parois sont équipés de tubes fluorescents de type cool-white (lumière industrielle, 60-65 Watts) de 1 m de longueur (g). Un couvercle (d), muni d'une embase en Plexiglas incolore (e), assure l'étanchéité entre la cuve et le socle d'éclairage. Des ouvertures (h), pratiquées dans les parois du socle, permettent l'évacuation de la chaleur dégagée par les tubes fluorescents.

1.2. Photographie des alevins

Pour obtenir des photographies permettant un dénombrement correct, il est nécessaire de respecter quelques règles de base concernant la charge et la répartition des animaux. Ces derniers sont déversés dans la cuve et concentrés dans un minimum d'eau à l'aide d'un siphon muni, à son extrémité aspirante, d'un

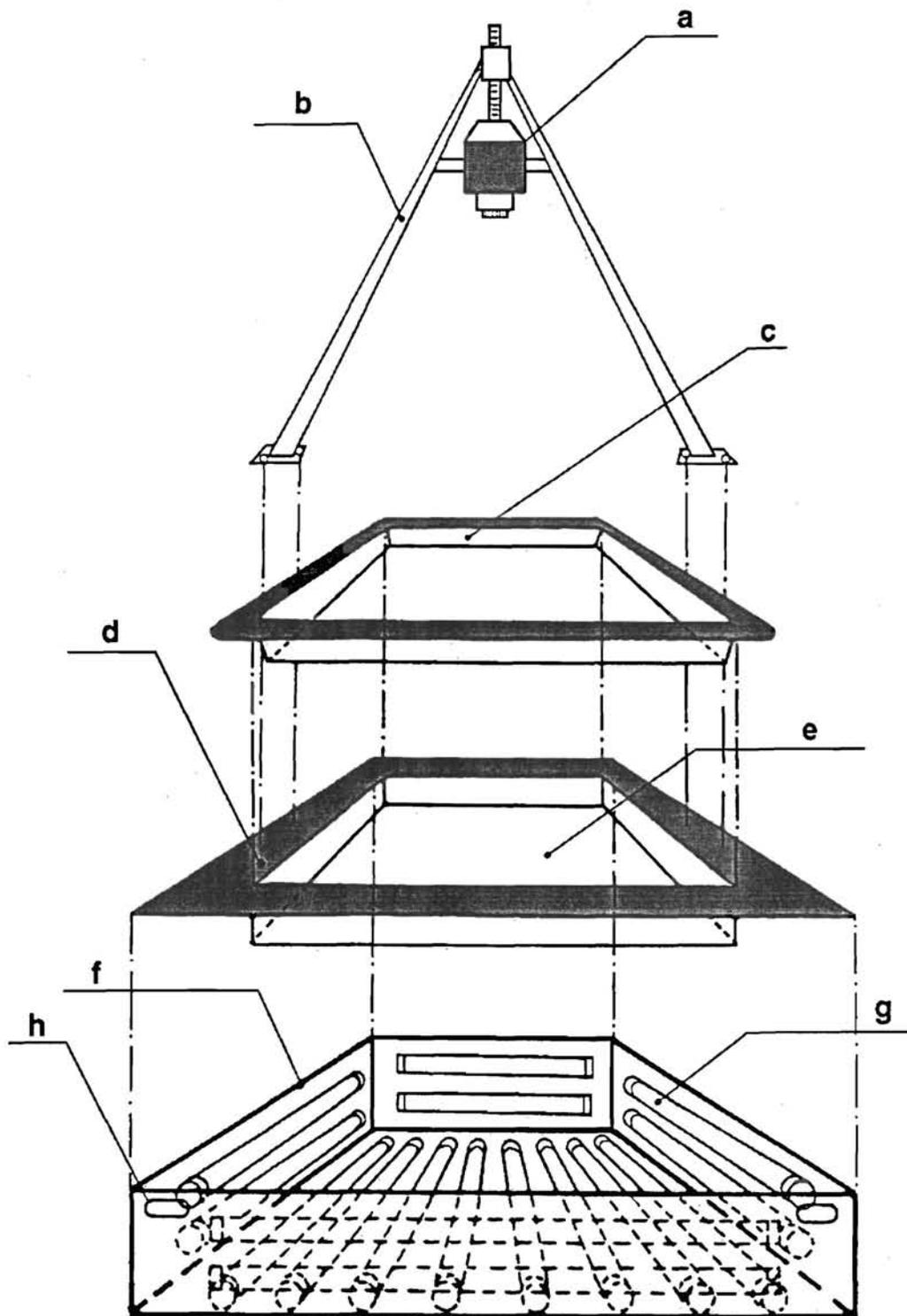


Figure 19. Appareil de comptage photographique pour poissons. a : appareil photographique de type Polaroid; b : potence réglable; c : cuve translucide en polyéthylène blanc; d : couvercle en contre-plaqué marine; e : embase en Plexiglas incolore; f : support en contre-plaqué marine; g : tubes fluorescents de type cool-white (lumière industrielle, 60-65 Watts); h : ouvertures de ventilation.

filtre de 1 mm de vide de maille. La hauteur d'eau ne doit pas dépasser 40 à 50 mm, afin de permettre une mise au point satisfaisante sur les animaux, quelle que soit leur position dans le volume d'eau disponible.

La quantité d'animaux introduits dans la cuve est déterminée de façon empirique. Pour optimiser la méthode, c'est à dire restreindre le nombre de clichés et donc diminuer la durée totale du dénombrement, il est préférable de concentrer les animaux jusqu'à la limite de charge qu'ils sont en mesure de supporter pendant la durée de l'opération. Dans l'exemple concret du dénombrement d'une population d'alevins de *Dicentrarchus labrax*, cette charge représente en moyenne 2 000 à 4 000 poissons de 30 mg par cuve, soit 55 à 110 individus par litre.

La répartition des animaux dans la cuve doit être la plus homogène possible. C'est l'étape la plus délicate, car c'est d'elle que dépend directement l'effort de comptage. La meilleure façon d'obtenir une bonne répartition des alevins consiste à les placer une dizaine de secondes à la pénombre en disposant, sur la cuve, un couvercle qui sera retiré avant la prise du cliché. Cette dernière doit s'effectuer dès l'éclairage de la cuve, car un fort éclairage excite les alevins et provoque, au bout de quelques secondes, leur agrégation dans les coins et le long des parois. La disposition des tubes fluorescents sur toute la périphérie et le fond du bassin assure un éclairage homogène qui élimine les ombres des poissons.

L'obtention de la photographie est immédiate, grâce à l'utilisation du Polaroid (fig.20a). Elle permet la vérification de la mise au point et de la bonne répartition des poissons. Les alevins, dans leur cuve, sont immédiatement transférés dans un bassin pendant qu'une seconde cuve est mise en place pour recevoir une nouvelle fraction de la population. La durée d'une opération n'excède pas quelques minutes.

1.3. Comptage

Lorsque toute la population a été photographiée, le comptage s'effectue directement sur chaque prise de vue. A cet effet, chaque photographie est divisée en un certain nombre de cases régulières, dont les dimensions sont telles qu'elles facilitent le comptage tout en évitant qu'un individu puisse

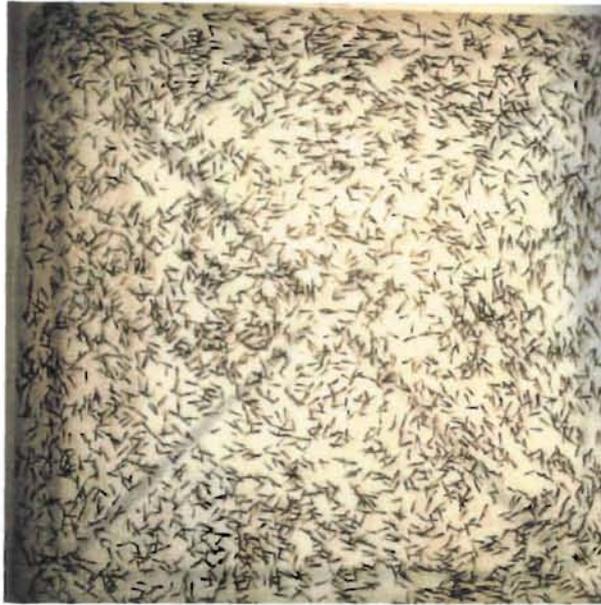
recouper deux côtés opposés du cadre ainsi délimité (fig.20b). Dans notre cas le cliché de 70 x 70 mm, obtenu avec le Polaroid 670 AF, est divisé en 196 cases de 5 x 5 mm. Ce quadrillage peut être réalisé directement sur la prise de vue ou sur un transparent. Les alevins comptés sont cochés afin de limiter les erreurs. L'utilisation d'un stylo compteur de colonies bactériennes facilite cette opération. Dans le cas des poissons situés à cheval ou à la limite de deux cases, ne sont comptés que ceux dont la tête se trouve dans la case considérée.

Pour évaluer l'importance de l'erreur humaine sur les résultats obtenus, la photographie d'une population d'environ 3 000 juvéniles de loup de 30 mg est dénombrée par 4 personnes inexpérimentées. L'écart moyen entre un opérateur et la moyenne des opérateurs diminue lorsque le nombre de poissons dénombrés augmente : il est de 7% lorsqu'environ 100 ou 200 poissons sont dénombrés, de 4% pour 400 poissons, de 2% pour 900 et de 1% pour environ 3 000 poissons (la totalité de la population photographiée). Dans ce dernier cas, les nombres moyens de poissons dénombrés par case par les 4 opérateurs et leur intervalle de confiance, calculé au seuil de 95%, sont respectivement de : $14,30 \pm 0,69$; $14,32 \pm 0,78$; $13,92 \pm 0,78$ et $14,30 \pm 0,78$. Ces valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes ($F = 0,26$; $P < 0,05$). En extrapolant ces résultats, on peut supposer que l'erreur humaine de comptage liée à la méthode pourrait être inférieure à 1%, si le nombre de poissons à dénombrer était relativement élevé ($N > 3000$) et/ou si les opérateurs étaient expérimentés.

1.4. Échantillonnage et stratégie de comptage

La population totale à dénombrer est, en général, répartie sur plusieurs photographies. Les effectifs figurant sur chacune d'elles sont évidemment différents. Pour connaître l'effectif total de cette population, la solution idéale consiste, bien entendu, à effectuer le comptage de tous les individus, dans la totalité des cases de chaque photographie. Pour diminuer le travail de comptage dans le cas des populations de grande taille, il est utile, voire nécessaire, de ne dénombrer qu'un petit nombre de cases sur chaque photographie. Seule une estimation de l'effectif total de la population est alors obtenue. Il faut donc

- a -



- b -



Figure 20. Photographies Polaroid d'une population de *Dicentrarchus labrax*. a : cliché avant traitement. b : les cases de comptage échantillonnage sont partiellement dessinées ; les postlarves dont au moins la tête se trouve dans une case surlignée sont comptées.

déterminer, pour chaque photographie, le nombre nécessaire de cases à compter pour aboutir à une précision et une sécurité suffisantes. Nous avons donc réalisé une étude préliminaire de la répartition des poissons sur les photographies, afin de déterminer la stratégie d'échantillonnage la mieux adaptée à notre problème.

1.4.1. Étude de la microrépartition

L'étude de la microrépartition est illustrée à partir de l'exemple concret du transfert d'une population d'alevins de loup d'une unité d'élevage larvaire à une unité de sevrage. Ces poissons, âgés de 50 jours, pèsent en moyenne 30 mg et mesurent 10 à 20 mm de longueur totale. Avec des charges variant de 2 000 à 4 000 individus par cuve, 37 clichés sont nécessaires pour photographier l'ensemble de la population. Les poissons sont comptés sur chacune des 196 cases de chaque photographie. L'effectif *P* de la population est de 116 383 poissons et le nombre moyen de poissons par case, calculé à partir de l'ensemble des photographies, est égal à 16,05. Pour chacune des 37 photographies, un échantillonnage aléatoire portant sur 60 cases (*n_h* = 60) est réalisé et l'ajustement à la distribution de POISSON est testé. Le test, valable pour les échantillons d'effectif supérieur à 30, est basé sur le calcul de la variable *d* (ELLIOT, 1977) distribuée normalement lorsque la distribution de *x*, le nombre de poissons comptés par case, est aléatoire.

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1} \text{ avec } \chi^2 = \frac{S_h^2(n_h - 1)}{m_h}$$

où *v* = *n_h* - 1 et *m_h* et *S_h²* représentent la moyenne et la variance de *x*, nombre de poissons dénombrés par case dans la photographie *h*.

Toute valeur de *d* supérieure à 1,96 entraîne le rejet de l'hypothèse d'une répartition aléatoire des alevins sur la photographie considérée. Les résultats conduisent à un tel rejet pour 16 photographies sur 37, ce qui dénote une tendance à l'agrégation dans 43% des cas (tableau 17). Il faut donc définir une stratégie de comptage tenant compte de cette situation et choisir le nombre de cases à dénombrer dans chaque photographie en fonction des différences de répartition des poissons selon les photographies.

Tableau 17. Calcul de l'indice de distribution *d*, pour 37 sous-populations de juvéniles de *Dicentrarchus labrax* photographiées, à partir d'un échantillon de *n_h* = 60 cases par photo. *n°* est le numéro de la photographie, *m_h* et *s_h²* la moyenne et la variance du nombre de poissons dénombrés par case dans la photographie *h*, *I_h* est l'indice de Fisher

$$I_h = \frac{s_h^2}{m_h} \cdot \chi^2 = I_h(n_h - 1) \cdot d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$$

où *v* est le degré de liberté et * indique le rejet de l'hypothèse d'une répartition aléatoire.

<i>n°</i>	<i>m_h</i>	<i>s_h²</i>	<i>I_h</i>	χ^2_x	<i>d</i>
1	16.47	23.61	1.45	85.31	2.45*
2	16.33	12.53	0.77	45.28	-1.39
3	12.82	17.06	1.33	78.50	1.62
4	14.97	24.80	1.66	97.74	3.07*
5	14.80	32.49	2.20	129.52	5.19*
6	14.00	16.32	1.17	68.78	0.82
7	13.25	16.00	1.21	71.25	1.03
8	18.17	21.90	1.21	71.12	1.02
9	14.33	21.25	1.48	87.50	2.32*
10	15.57	10.30	0.66	39.05	-2.07
11	22.85	43.82	1.92	118.16	4.14*
12	34.22	25.91	1.82	107.49	3.75*
13	14.95	16.58	1.11	65.37	0.53
14	17.40	27.14	1.56	92.04	2.66*
15	17.43	15.29	0.88	51.75	-0.74
16	18.78	46.38	2.47	145.70	6.16*
17	16.10	20.25	1.26	74.21	1.27
18	20.23	30.91	1.53	90.16	2.52*
19	16.30	31.92	1.96	115.55	4.29*
20	15.28	17.06	1.12	65.86	0.57
21	15.97	20.43	1.28	75.48	1.38
22	18.18	19.89	1.09	64.55	0.45
23	13.72	18.15	1.32	78.04	1.58
24	18.70	29.92	2.18	128.86	5.14*
25	17.23	21.53	1.25	73.72	1.23
26	18.60	23.72	1.28	75.23	1.36
27	14.92	17.72	1.19	70.09	0.93
28	15.03	27.14	1.81	106.55	3.69*
29	13.75	16.97	1.23	72.84	1.16
30	13.45	9.30	0.69	40.81	-1.87
31	19.93	20.16	1.01	59.68	0.02
32	14.37	23.52	1.64	96.58	2.99*
33	17.67	21.34	1.21	71.27	1.03
34	14.25	23.43	1.64	96.99	3.02*
35	15.75	22.18	1.41	83.10	1.98*
36	18.27	21.16	1.16	68.33	0.78
37	8.70	23.81	2.74	161.50	7.06*

1.4.2. Principe de l'échantillonnage

Un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié a été adopté : chaque cliché constitue une strate au sein de laquelle le comptage est réalisé sur un certain nombre de cases prises au hasard; ce nombre est déterminé selon le principe de l'allocation optimale (COCHRAN, 1963) tenant compte à la fois de la précision et de la sécurité que l'on se fixe et du "coût" du comptage. Cette stratégie minimise l'effort global de comptage tout en assurant une précision supérieure, ou au moins égale, à celle de la stratégie d'allocation proportionnelle, qui aurait consisté à répartir uniformément l'effort de comptage sur tous les clichés, en conservant le même nombre de cases dénombrées par photographie.

Soient :

- k le nombre de strates (= photographies)
- N_h le nombre total de cases dans la strate h
- n_h le nombre de cases constituant l'échantillon dans la strate h
- x le nombre de poissons comptés dans une case de cet échantillon
- m_h la moyenne de x dans l'échantillon de la strate h
- s_h^2 la variance de x dans l'échantillon de la strate h
- N le nombre total de cases pour l'ensemble des k strates
- n le nombre total de cases dénombrés pour l'ensemble des k strates
- m le nombre moyen de poissons par case pour des k strates
- S_m^2 la variance de la distribution d'échantillonnage de m
- \hat{P} l'estimateur de l'effectif vrai P de la population
- $S_{\hat{P}}^2$ la variance de la distribution d'échantillonnage de \hat{P}

Selon COCHRAN (1963) et SCHERRER (1983) :

$$m = \sum_{h=1}^k \frac{N_h}{N} m_h$$

$$S_m^2 = \sum_{h=1}^k \left(\frac{N_h^2}{N^2} s_h^2 \right) \left(\frac{1}{n_h} - \frac{1}{N_h} \right)$$

$$\hat{P} = N m$$

et

$$S_p^2 = N^2 S_m^2 \quad (1)$$

Si N_h est constant, ce qui est le cas ici, on a :

$$W_h = \frac{N_h}{N} = \frac{1}{k} \quad (\text{poids de la strate}) \quad (2)$$

$$m = \frac{1}{k} \sum_{h=1}^k m_h$$

$$S_m^2 = \frac{1}{k^2} \sum_{h=1}^k \left(\frac{1}{n_h} - \frac{1}{N_h} \right) s_h^2$$

$$\hat{P} = N_h \sum_{h=1}^k m_h \quad (3)$$

$$S_{\hat{P}}^2 = N_h^2 \sum_{h=1}^k \left(\frac{1}{n_h} - \frac{1}{N_h} \right) s_h^2$$

La précision de l'estimation de \hat{P} est exprimée par l'erreur prédictive E (d'autant plus petite que la précision est plus grande), qui dépend de t_α , variable t de STUDENT pour le risque α que l'on se fixe :

$$E = t_\alpha S_{\hat{P}} \quad (4)$$

d'où :

$$E = t_\alpha N_h \sqrt{\sum_{h=1}^k \left(\frac{1}{n_h} - \frac{1}{N_h} \right) s_h^2}$$

Cette précision dans l'estimation de P , inverse de E , est donc d'autant plus grande que s_h^2 est plus petit et que n_h se rapproche de N_h . Elle devient infinie ($E = 0$) lorsque les poissons sont comptés dans toutes les cases de toutes les photographies ($n_h = N_h$) ou lorsque leur répartition dans chacune des strates est strictement régulière ($\sum_{h=1}^k s_h^2 = 0$).

Il résulte de (1) et (4) que :

$$S_m^2 = \left(\frac{E}{N t_\alpha} \right)^2 \quad (5)$$

Pour une strate h donnée, le "coût" du comptage est :

$$c = \sum_1^{n_h} x = n_h m_h$$

Le "coût" moyen du comptage par case dans cette strate est donc :

$$c_h = \frac{c}{n_h} = m_h \quad (6)$$

Compte tenu de (2), (5) et (6), les formules donnant $n = \sum_{h=1}^k n_h$ et n_h deviennent dans le cadre de l'allocation optimale (COCHRAN, 1963) :

$$n = \frac{N_h \sum_{h=1}^k s_h \sqrt{m_h} \sum_{h=1}^k \frac{s_h}{\sqrt{m_h}}}{\sum s_h^2 + \frac{1}{N_h} \left(\frac{E}{t_\alpha} \right)^2} \quad (7)$$

et

$$\frac{n_h}{n} = \frac{\frac{s_h}{\sqrt{m_h}}}{\sum_{h=1}^k \frac{s_h}{\sqrt{m_h}}} \quad (8)$$

Selon SATTERTHWAIT (1946, in COCHRAN, 1963), t est une variable de STUDENT dont le nombre de degrés de liberté est approximativement égal à :

$$n_e = \frac{\left(\sum_{h=1}^k g_h s_h^2 \right)^2}{\sum_{h=1}^k \frac{g_h^2 s_h^4}{n_h - 1}}$$

avec

$$g_h = \frac{N_h (N_h - n_h)}{n_h}$$

Si N_h est constant, ce qui est le cas ici, et si n_h ne varie pas trop d'une strate à l'autre, g_h est approximativement constant et l'expression de n_e devient :

$$n_e = (n_h - 1) \frac{\left(\sum_{h=1}^k s_h^2 \right)^2}{\sum_{h=1}^k s_h^4} \quad (9)$$

Si on désigne par $\overline{s_h^2}$ et $\text{var}(s_h^2)$, la moyenne et la variance des k valeurs de s_h^2 et par $\overline{s_h^4}$, la moyenne des k valeurs de s_h^4 on a évidemment :

$$\sum_{h=1}^k s_h^2 = k \overline{s_h^2}$$

$$\sum_{h=1}^k s_h^4 = k \overline{s_h^4}$$

$$\text{var}(s_h^2) = \overline{s_h^4} - \left(\overline{s_h^2} \right)^2$$

et

$$\overline{s_h^4} = \text{var}(s_h^2) + \left(\overline{s_h^2} \right)^2$$

L'égalité (9) devient alors :

$$n_e = \frac{k(n_h - 1)}{\left(\frac{\text{var}(s_h^2)}{\overline{s_h^2}} \right)^2 + 1}$$

Le rapport $\frac{\text{var}(s_h^2)}{s_h^2}$, qui figure au dénominateur du second membre de l'égalité, n'est autre, au pourcentage près, que le coefficient de variation des k variances s_h^2 . Il suffit que ce coefficient de variation ne soit pas trop grand et que k et n_h ne soient pas très petits pour que n_e soit supérieur à 30, c'est à dire pour que la variable t soit assimilable à la variable normale réduite X . Ceci permet d'adopter comme valeurs de t_α celles de X_α correspondant au risque α choisi : 1,96 pour $\alpha = 0.05$ et 2,58 pour $\alpha = 0.01$. A titre d'exemple, cette situation est atteinte pour un coefficient de variation de s_h^2 égal à 50%, dès que k est supérieur à 10 et n_h à 5 ou 6.

Remarquons enfin que d'après (7), pour des valeurs de N_h , E et α données, n est d'autant plus petit que

$$\sum_{h=1}^k S_h \sqrt{m_h} \quad \text{et} \quad \sum_{h=1}^k \frac{S_h}{\sqrt{m_h}}$$

sont plus petits.

Or dans chaque strate,

$$S_h \sqrt{m_h} \quad \text{et} \quad \frac{S_h}{\sqrt{m_h}}$$

dépendent beaucoup du type de répartition des individus :

• répartition agrégative:

$$s_h > \sqrt{m_h} \quad \text{donc} \quad s_h \sqrt{m_h} > m_h \quad \text{et} \quad \frac{S_h}{\sqrt{m_h}} > 1$$

• répartition régulière:

$$s_h < \sqrt{m_h} \quad \text{donc} \quad s_h \sqrt{m_h} < m_h \quad \text{et} \quad \frac{S_h}{\sqrt{m_h}} < 1$$

• répartition aléatoire :

$$s_h = \sqrt{m_h} \quad \text{donc} \quad s_h \sqrt{m_h} = m_h \quad \text{et} \quad \frac{S_h}{\sqrt{m_h}} = 1$$

Dans le cas d'une répartition aléatoire dans toutes les strates, les égalités (7) et (8) deviennent :

$$n = \frac{kN_h}{1 + \left(\frac{E}{t_\alpha}\right)^2 \frac{1}{\hat{P}}} \quad (10)$$

et

$$n_h = \frac{n}{k} \quad (11)$$

La valeur de n , calculée d'après (10), représente donc une valeur en dessous de laquelle il n'est possible de descendre qu'en cas de répartition intrastrate régulière, au moins pour la plupart des strates, ce qui constitue une situation très improbable étant donné le comportement grégaire des poissons soumis à un stress (§ II.3.1.2).

1.4.3. Réalisation pratique du comptage

Soit une population d'alevins de loup (exemple déjà exposé précédemment) représentée sur 37 photographies ($k = 37$) divisées en 196 cases ($N_h = 196$). Nous nous proposons d'estimer son effectif total P , avec une erreur maximum E de 2 000 individus et un risque α de 5%. Nous procédons en deux étapes.

Dans la première étape, nous effectuons le comptage sur un nombre de cases inférieur à celui calculé par les formules (7) et (8) lors de l'étape suivante. Il faut donc admettre, provisoirement, que les répartitions intrastrates sont toutes aléatoires. En utilisant une première estimation de P par excès (par exemple 150 000 individus) et une valeur de E supérieure à celle souhaitée (par exemple $E = 3 000$), nous obtenons par application de (10) et (11) : $n = 436$ et $n_h = 11,79$. Nous effectuons donc une première série de comptages portant sur 12 cases prises au hasard dans chaque photographie. Le tableau 18 nous donne, pour chacune d'elles, les valeurs de m_h et de s_h^2 ainsi obtenues. Les valeurs de

$$\sum_1^{37} s_h \sqrt{m_h}, \quad \sum_1^{37} \frac{S_h}{\sqrt{m_h}} \quad \text{et} \quad \sum_1^{37} s_h^2$$

calculées à partir de ces valeurs de m_h et de s_h^2 , sont alors introduites, avec $E = 2 000$ et $t = 2$, dans les formules (7) et (8). Nous obtenons ainsi le nombre n_h de cases sur lesquelles le comptage doit être effectué dans chaque photographie pour que la valeur de \hat{P} , tirée de (3), soit une estimation de P à $\pm 2 000$ individus près, au risque $\alpha = 5\%$. Ces valeurs de n_h , toutes supérieures ou égales à 12, sont reportées dans le tableau 18.

La deuxième étape consiste à opérer, sur chacune des 37 photographies, un comptage complémentaire portant sur

Tableau 18. Estimation d'une population de juvéniles de *Dicentrarchus labrax* photographiée sur 37 clichés. Données utilisées pour déterminer le nombre de cases à échantillonner par photographie (n_h) selon les équations :

$$n_h = n \frac{s_h}{\sqrt{m_h}} \quad (8) \quad \text{et} \quad n = \frac{N_h \sum_{h=1}^k s_h \sqrt{m_h} \sum_{h=1}^k \frac{s_h}{\sqrt{m_h}}}{\sum_{h=1}^k s_h^2 + \frac{1}{N_h} \left(\frac{E}{t_\alpha} \right)^2} \quad (7)$$

n° est le numéro de la photographie, m_h et s_h^2 sont la moyenne et la variance du nombre de poissons dénombré par case dans la photographie h , avec $E = 2\,000$ poissons, $t = 2$ et $N_h = 196$.

n°	Étape 1			Étape 2	
	n_h	m_h	s_h^2	n_h	m_h
1	12	15,83	17,61	23	17,00
2	12	18,67	43,52	31	16,97
3	12	17,08	35,72	35	13,47
4	12	10,67	28,61	25	9,73
5	12	15,58	14,81	15	15,25
6	12	14,33	38,79	35	15,10
7	12	15,75	37,30	21	14,13
8	12	13,25	14,57	19	12,73
9	12	18,08	45,90	24	17,58
10	12	14,17	22,88	52	13,59
11	12	15,92	20,99	17	15,72
12	12	23,33	54,06	23	22,82
13	12	16,42	42,63	31	14,68
14	12	16,75	21,11	21	16,07
15	12	13,75	23,84	29	13,33
16	12	17,50	45,73	23	14,95
17	12	16,50	32,46	25	16,43
18	12	15,75	29,11	23	16,09
19	12	17,17	91,24	25	18,35
20	12	16,08	50,81	27	15,71
21	12	14,50	29,00	15	17,00
22	12	11,42	28,99	30	11,20
23	12	19,92	30,45	19	20,26
24	12	14,58	14,81	22	16,12
25	12	16,67	24,97	40	14,58
26	12	15,92	22,45	24	16,93
27	12	19,50	25,73	31	17,03
28	12	19,83	56,88	31	18,86
29	12	18,67	30,79	38	18,39
30	12	20,25	21,11	27	20,04
31	12	15,33	38,97	26	16,25
32	12	13,25	33,84	16	13,55
33	12	14,42	12,45	27	13,39
34	12	18,17	23,61	29	18,36
35	12	16,50	34,46	28	16,28
36	12	19,50	20,64	25	19,54
37	12	14,08	16,62	14	16,22
Somme	444	605,08	1177,44	1261	593,69

($n_h - 12$) cases prises au hasard, en dehors des 12 cases déjà dénombrées. Les nouvelles valeurs de m_h calculées à partir de ces n_h cases figurent sur le tableau 18. Leur somme, introduite dans (3), donne l'estimation \hat{P} recherchée : $\hat{P} = 116363 \pm 2000$ (estimation à 1,7% près) pour un risque α de 5%.

Dans cet exemple particulier, nous pouvons vérifier la validité de cette estimation puisque la vraie valeur de P est connue, la totalité des $k N_h = 7252$ cases des 37 photographies ayant fait l'objet d'un comptage par ailleurs : $P = 116\,383$. Cette valeur de P se trouve effectivement incluse dans notre estimation qui a nécessité un "coût" de comptage égal à :

$$c = \sum_{h=1}^{37} n_h m_h$$

soit 17,35% de P

1.4.4. Conclusions

La méthode de comptage décrite ici est simple et, *a priori*, utilisable pour estimer tout type de population composée de poissons présentant un comportement et des caractéristiques morphologiques (taille et pigmentation) similaires à celles du loup. L'ensemble des manipulations induit moins de 1% de mortalité. A partir d'un échantillon représentant environ 17% de la population réelle, trois personnes peuvent estimer une population de 120 000 animaux de 30 mg en trois heures, avec une précision de $\pm 3\%$ en incluant une erreur humaine de 1%. La stratégie d'échantillonnage proposée tient compte de la variabilité de l'effectif de poissons introduits d'une cuve à l'autre et du type de répartition qu'ils adoptent dans chaque cuve. L'effort relatif de comptage sera d'autant plus faible que l'effectif total de la population sera grand et que la répartition des animaux sera homogène.

Les quelques essais que nous avons réalisés avec des alevins de 1 et 5 g se sont révélés d'une précision équivalente à celle obtenue avec des animaux plus petits et la manipulation des poissons n'a provoqué aucune mortalité. Pour optimiser la méthode avec des alevins de ce poids, il

serait cependant nécessaire de disposer d'une cuve de comptage de plus grande taille.

2. COMPARAISON DES MÉTHODES PHOTOGRAPHIQUE, DE PESÉE ET DE COMPTAGE VISUEL TOTAL

Les trois méthodes de comptage sont appliquées, successivement, à une même population de juvéniles de loup, âgés de 3 mois, dans l'ordre suivant : pesée, photographie et comptage visuel total. Le poids individuel de 260 poissons, prélevés de façon aléatoire dans cette population, est déterminé, après anesthésie et séchage rapide sur papier filtre. Vingt épuisettes remplies de poissons sont pesées, après égouttage, afin d'obtenir le poids total de la population. Les alevins sont ensuite introduits dans la cuve du système photographique. La totalité de la population est photographiée en 12 clichés, sur lesquels les poissons sont tous cochés un à un, selon le protocole défini § II.3.1.3. Les alevins sont ensuite comptés à l'oeil nu, en totalité, au cours du transfert dans un bassin de nurserie.

Les temps de manipulation pour chacune de ces opérations sont les suivants : le poids de la population ainsi que les photographies nécessitent un effort de travail sensiblement identique, 1 heure pour 2 personnes. Le dénombrement sur photo, réalisé le lendemain, entraîne cependant un temps de travail supplémentaire de 3 heures pour une personne. Le comptage visuel total, effectué au moment du transvasement des poissons, est le plus long, puisqu'il mobilise 3 personnes pendant 4 heures.

Le poids moyen des juvéniles est de $1,88 \pm 0,10$ g (intervalle de confiance calculé au seuil de 95%) et le poids total de la population de 38 423 g. Le nombre de poissons estimé par la méthode de pesée est donc compris entre 19 406 et 21 586 (selon les bornes de l'intervalle de confiance). Le comptage sur photos donne 17 896 poissons et le comptage visuel total 20 580.

2.1. Précision

Avec la méthode photographique, chaque poisson est coché

au moment du comptage. La seule erreur possible est une erreur de lecture, qui a été quantifiée à environ 1% dans le § II.3.1.3. Nous pouvons donc estimer que le nombre réel de poissons constituant la population est donné par cette méthode à 1% près. Les résultats de la pesée et du comptage visuel total surestiment ainsi la population étudiée, de 8 à 21% et de 15% respectivement.

Dans ce cas, la méthode de pesée s'avère 4 à 10 fois moins précise que la méthode photographique. La surestimation de la population s'explique aisément par la présence d'eau interstitielle, qui n'a pu être éliminée totalement lors de la pesée. Un meilleur égouttage devrait permettre d'améliorer l'estimation. Cependant, l'intervalle de précision I (déterminé par les bornes de l'intervalle de confiance du poids moyen de l'échantillon) restera toujours directement proportionnel à la dispersion des poids individuels des poissons composant la population car :

$$I = \pm \frac{t \frac{s}{\sqrt{n}}}{m}$$

ou encore

$$I = C_v \frac{t}{\sqrt{n}}$$

où t est le t de STUDENT et $C_v = \frac{s}{m}$ le coefficient de variation de l'échantillon de moyenne m et d'écart type s .

Dans notre expérience, le coefficient de variation du poids individuel des alevins est de 42,5% et l'intervalle de confiance de la moyenne de $\pm 5\%$. Une réduction de l'intervalle de précision à $\pm 1\%$, pour la même taille d'échantillonnage (260 poissons), ne s'obtiendrait que pour un coefficient de variation de 8,1%. De telles dispersions de poids n'existent, chez des loups âgés de trois mois, que dans des populations triées.

La surestimation du comptage visuel total est, dans cette expérience, similaire à celle de la méthode de pesée (15% contre 8 à 21%). Cependant, rien ne permet d'affirmer qu'un autre comptage effectué par les mêmes personnes ou bien,

le même comptage réalisé par des personnes différentes, donnerait des résultats équivalents. Les poissons étant comptés lors de leur transvasement dans un bassin, la précision de la méthode dépend à la fois de la dilution des poissons et de leur comportement dans le récipient, de la vitesse d'écoulement et de l'attention du manipulateur; toutes choses relativement imprévisibles. La précision de la méthode de comptage visuel total restera de ce fait, toujours hautement variable.

2.2. Efficacité

La méthode de pesée est la méthode la plus rapide (2 heures-homme). La manipulation des poissons n'excède pas une heure, mais le stress est maximal à cause de l'émersion et de l'égouttage.

Le comptage individuel est la technique la plus fastidieuse (12 heures-homme). Le stress des poissons est certainement équivalent à celui qu'ils subissent pendant la pesée, parce que la manipulation dure 4 heures.

La méthode photographique est intermédiaire, tant pour le temps de travail qu'elle exige (5 heures-homme) que pour le stress des poissons : la manipulation dure 1 heure, mais les poissons ne sont pas sortis de l'eau. Son efficacité aurait pu être améliorée par un sous-échantillonnage (§ II.3.1.4) lors du comptage des photographies.

2.3. Conclusions

Finalement, nous pouvons conclure que, pour estimer une population de juvéniles de quelques grammes :

- la méthode de pesée est la technique la plus rapide. Elle est cependant traumatisante pour les poissons et sa précision est totalement dépendante de la dispersion en poids de la population.
- le comptage visuel total est la méthode la plus pénible, tant pour le manipulateur que pour les poissons. Sa précision est impossible à calculer ou à prédire, puisque totalement dépendante de l'adresse du manipulateur.

- la méthode photographique est, de loin, la plus précise et la plus reproductible. Elle a surtout l'avantage de permettre la séparation des opérations de transfert des poissons et de comptage. Bien qu'elle ne soit pas aussi rapide que la pesée, la technique est cependant moins traumatisante pour le poisson, puisqu'elle ne nécessite pas son émergence. Cette méthode est la seule utilisable pour l'estimation quantitative des populations de larves de quelques milligrammes qui ne supportent pas d'être manipulées hors d'eau.

Cette méthode photographique est actuellement en cours d'optimisation, par la mise au point d'un traitement automatique des photographies par analyseur d'images. Les résultats actuels aboutissent à une précision de l'ordre de 5% (Le Bihan *et al.*, 1994). Le facteur limitant de cette amélioration réside dans l'emploi d'un équipement onéreux qui décuple le coût de la méthode.

partie III

EVALUATION QUALITATIVE DES POPULATIONS LARVAIRES

“Un statisticien est une personne qui vous met les pieds dans le four, la tête dans le congélateur et qui vous dit qu’en moyenne vous êtes bien”.

*Kihn-Luân LÊ,
“Délires d’un enseignant de Nouâdibou-du-Monde”*

Quantité et qualité sont deux facettes indissociables de toute production zootechnique. Ainsi, comme nous venons de le faire pour l'aspect quantitatif du problème, nous proposons d'aborder dans cette partie de notre travail, les méthodes visant à évaluer correctement la qualité des élevages larvaires de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*.

A l'inverse de l'évaluation des stocks, ce ne sont pas les méthodes de mesure qui font défaut, mais plutôt les critères d'estimation eux-mêmes. La notion de qualité est, par essence, difficile à appréhender. Elle est toujours perçue de façon différente par le "fabricant" et par le "client". Pour le premier, en effet, la notion de qualité se rapporte à l'adéquation entre caractéristiques instantanées du produit fabriqué et spécifications du projet. Le "client", quant à lui, souhaite en outre pouvoir utiliser le produit pour le but dans lequel il l'a acquis, de sorte que non seulement la qualité de fabrication lui importe mais aussi l'adéquation à son propre projet (SCHAAFSMA et WILLEMZE, 1957).

Dans le cas de l'aquaculture, cette différence d'appréciation peut se résumer à l'opposition de vue entre l'écluseur, préoccupé surtout par la production en quantité - les alevins sont vendus à la pièce - et celle du grossisseur, qui cherche à produire de la "belle biomasse", son poisson étant vendu au poids et à l'aspect. La présence de poissons "défectueux" dans les lots vendus représente une source fréquente de controverse entre les deux parties. Pour l'éviter, écluseur et grossisseur tolèrent, en général, un certain pourcentage d'animaux malformés. Ils doivent pouvoir disposer, cependant, d'une méthode de contrôle et s'accorder sur les critères du contrôle.

L'un des buts essentiels de cette partie du travail concerne donc la définition de critères de qualité, qui satisfassent à la fois les exigences des écluseurs et celles des grossisseurs. Ces critères peuvent servir de base aux contrôles eux-mêmes. La notion de défektivité étant toujours rapportée à une norme, la première étape dans le processus d'établissement d'un contrôle de qualité consiste en la description de la "normalité" des différents stades de développement des espèces considérées. Il est ensuite nécessaire d'évaluer la valeur réelle des critères dégagés en tant qu'estimateurs de qualité. Cette étape s'effectue principalement en étudiant les conséquences des anomalies observées - c'est à dire des écarts à la norme - sur le devenir des poissons. Enfin, partant du principe général qui suppose

1. CHRONOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

L'observation de la chronologie du développement morphoanatomique des jeunes alevins constitue la première approche qualitative du bon déroulement d'un élevage larvaire. Pour les deux espèces qui nous intéressent, les grandes étapes de ce développement ont été décrites à plusieurs reprises dans la littérature, mais généralement de façon partielle. Elles sont, de plus, souvent inutilisables, parce que strictement inféodées aux conditions d'élevage utilisées par l'expérimentateur et, surtout, référencées par rapport à l'âge. Ce dernier est, en effet, un repère journalier immédiatement accessible lorsque l'on parle de développement. Chez les poïkilothermes, l'âge physiologique est cependant sans rapport avec l'âge historique et c'est la taille de l'animal qui le situe le mieux sur l'échelle du développement.

La chronologie décrite ici pour les larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* reprend les observations antérieures de BARNABÉ (1976b), CALLECA-BARAHONA-FERNANDES (1978) DIVANACH (1985), KENTOURI (1985), CHATAIN (1986). Cependant, étant référencée à la fois par l'âge et par la taille, il s'agit d'une chronologie spécifique aux cheptels soumis aux conditions d'élevage intensif telles qu'elles sont décrites § 1.5.1. Elle reste globalement valable pour d'autres techniques d'élevage, si l'on utilise la taille de la larve comme unique échelle de référence. Pour les étapes du développement que nous décrivons, seuls les aspects de la larve qui peuvent s'apprécier directement au microscope ou à l'oeil nu ont été retenus (tableau 19).

Éclosion

Elle s'effectue en moyenne 72 heures après la ponte pour le loup et 48 heures pour la daurade. A l'éclosion, les larves de loup et de daurade ont, en moyenne, une longueur totale de 4 et 3 mm respectivement. Elles possèdent une vésicule vitelline de grande taille, dont la longueur fait environ la moitié de celle de la larve, et un globule lipidique unique, accolé en position ventrale dans la partie postérieure de la vésicule vitelline. Les yeux ne sont pas pigmentés, la bouche n'est pas ouverte. Le tube digestif et l'anus sont fonctionnels, mais difficilement visibles en microscopie.

De l'éclosion à l'ouverture de la bouche

Chez les deux espèces, entre l'éclosion (jour 1) et le moment où l'ouverture de la bouche s'effectue, la larve résorbe environ 60%

de sa vésicule vitelline et 40% de son globule lipidique : c'est la période endotrophique. Les yeux se pigmentent progressivement. Le tube digestif et l'anus sont parfaitement visibles.

Ouverture de la bouche

L'ouverture de la bouche s'effectue au jour 4 pour la daurade (3,8 mm) et au jour 5 pour le loup (5 mm). Les yeux sont totalement pigmentés. Les larves entrent dans la phase exotrophique. Le tube digestif est de type larvaire, sans différenciation d'estomac ou d'intestin. Seul le sphincter anal est parfaitement visible. Les nageoires se résument à la présence de la primordiale et des pectorales.

Début de l'inflation de la vessie natatoire

L'inflation de la vessie natatoire débute vers le jour 7 chez le loup (5,5 mm) et le jour 5 chez la daurade (4,0 mm). La totalité de la vésicule vitelline est résorbée pour les deux espèces; le globule lipidique est résorbé à 60% de sa taille initiale chez le loup et à 70% chez la daurade.

Achèvement de la résorption du globule lipidique et fin de l'inflation de la vessie natatoire

Ces deux phénomènes sont contemporains. Ils s'effectuent au jour 16 (6,5 mm) chez le loup et au jour 15 (5,0 mm) chez la daurade. Le canal pneumatique, qui relie la vessie natatoire au tube digestif, est désormais obturé; le pourcentage de vessies natatoires fonctionnelles est fixé à ce stade.

Apparition des nageoires

Les nageoires apparaissent successivement, dans l'ordre suivant : pectorales, caudale, anale, deuxième dorsale, première dorsale et ventrale. Ces étapes se réalisent respectivement aux jours 2, 20, 25, 40, 45 chez le loup, soit à la taille de 4,5, 8, 12, 15 et 20 mm. Elles correspondent aux jours 3, 15, 17, 45, et 50 chez la daurade, soit à la taille de 3,5, 5, 7, 11 et 15 mm. La régression de la nageoire primordiale s'effectue parallèlement au développement des nageoires caudale et anale.

Apparition des dents

Les dents apparaissent vers le jour 35 chez le loup (14 mm). Cette date est inconnue pour la daurade. Pour le loup c'est également la période où apparaît la première ébauche de l'estomac, alors qu'elle s'est effectuée pour la daurade vers le

Tableau 19. Principales étapes de la chronologie du développement larvaire chez *Dicentrarchus labrax* et chez *Sparus auratus*. L_t : longueur totale en mm

<i>Loup</i>			<i>Daurade</i>	
Age (jours)	L_t (mm)	Observations	L_t (mm)	Observations
1	4	Éclosion	3	Éclosion
2	4,5	Apparition des 3 nageoires pectorales	3,5	Apparition des nageoires pectorales
3			3,8	Début de l'exotrophie
4				Yeux pigmentés 60% vésicule vitelline résorbée 40% globule lipidique résorbé
5	5	Début de l'exotrophie Yeux pigmentés 60% vésicule vitelline résorbée	4	Inflation primaire de la vessie natatoire 100% vésicule vitelline résorbée 70% globule lipidique résorbé
		40% globule lipidique résorbé 7	5,5	Inflation primaire de la vessie natatoire
15			5	Fin inflation primaire vessie natatoire 100% globule lipidique résorbé Nageoire caudale
16	6,5	Fin inflation primaire vessie natatoire 100% globule lipidique résorbé		
17			7	Nageoire anale
20	8	Nageoire caudale	7,5	Ébauche de l'estomac
25	12	Nageoire anale		
35	14	Dents Ébauche de l'estomac		
40	15	2ème nageoire dorsale		
45	20	1ère nageoire dorsale et ventrale	11	2ème nageoire dorsale
50			15	1ère nageoire dorsale et ventrale
60-70			20	Écailles
70-80	30	Écailles Morphologie définitive		
90			30	Morphologie définitive

jour 20 (7,5 mm).

Apparition des écailles

Les écailles apparaissent entre le jour 70 et le jour 80 chez le loup (30 mm) et entre le jour 60 et 70 chez la daurade (20 mm).

La morphologie définitive est approximativement atteinte vers 30 mm pour les deux espèces, ce qui correspond à un âge de 70 jours environ pour le loup et de 90 jours pour la daurade.

Lorsque la chronologie du développement est respectée, l'éleveur possède une première assurance que le déroulement de l'élevage s'effectue normalement. L'évaluation de la qualité du cheptel devra cependant être confortée par l'appréciation de la qualité intrinsèque de la larve. Les critères morphoanatomiques, qui permettront d'évaluer cette qualité, font référence à la conformité du développement de quelques organes. Leur estimation s'effectue par une indexation - présence/absence de l'anomalie - réalisée sur une centaine d'individus prélevés au hasard, à certaines périodes de l'élevage. Pour qu'une telle estimation soit réalisée correctement, il faut donc être en mesure de reconnaître l'anomalie et savoir à quel moment du développement elle peut être repérée.

Les paragraphes suivants fournissent une description des anomalies majeures de développement observées chez les larves et juvéniles de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* : malformations à l'éclosion, calculs urinaires, non fonctionnalité de la vessie natatoire et malformations du squelette. Leur chronologie et leur fréquence d'apparition sont précisées à partir de données collectées sur une période de 10 ans dans des élevages réalisés à Palavas et dans une vingtaine d'écloseries espagnoles, françaises, grecques, italiennes et yougoslaves. L'impact de ces malformations sur les performances de l'élevage est évalué. Des solutions permettant d'éviter l'apparition de certaines de ces anomalies sont également proposées, le cas échéant.

2. MALFORMATIONS À L'ÉCLOSION

2.1. Torsions du corps

Chez tous les poissons d'élevage, de nombreuses anomalies

de développement sont observées dès l'éclosion. Chez les lours et les daurades élevés en conditions intensives, ce sont le plus souvent des torsions du corps, qui ne se redressent que dans de très rares cas (fig. 21). Les larves atteintes ne survivent en général que quelques heures, quelques jours dans le meilleur des cas. "Les parties du corps postérieures à la torsion se nécrosent car la circulation des globules sanguins y est faible, partielle ou nulle" (KENTOURI, 1985). La fréquence d'apparition de ces anomalies varie de quelques % à 100%, selon la qualité des pontes et/ou des conditions d'incubation. Dans les conditions d'élevage des géniteurs et d'incubation décrites § 1.1.1 et 1.1.2, ce taux de malformations est généralement inférieur à 10%.

L'origine génétique de telles anomalies n'a jamais été prouvée. Chez la truite, ces malformations peuvent néanmoins être provoquées par la consanguinité (AULSTAD et KITTELSEN, 1971; KINCAID, 1976). La plupart des travaux suggèrent, cependant, qu'elles seraient le résultat de conditions d'élevage inadéquates. Les causes les plus fréquemment évoquées sont soit des carences nutritionnelles subies par les géniteurs (LOVELL, 1975; KITAJIMA *et al.*, 1977), soit des conditions d'incubation inadéquates telles que l'éclairage (GABRIEL, 1944; NASH, 1977), les concentrations élevées en œufs entraînant un manque d'oxygène (HEMPEL, 1971; DEVAUCHELLE, 1976), les chocs dus aux manipulations (POMMERANTZ, 1974; BLAXTER, 1975; KENTOURI, 1985), les chocs de salinité (DOROSHEV et ARONOVICH, 1974), les chocs thermiques (HOUDE, 1973; MOORE et POSEY, 1974; BROOKE, 1975; Mc CORMICK, 1978; COOMBS et HIBY, 1979; OOSEKI et HIRANO, 1985; WIEGAND *et al.*, 1989) et certains niveaux de polluants, de toxines et de pesticides (NORTON *et al.*, 1969; Mc CANN et JASPER, 1972; HICKEY, 1973; HIROSE et KITSUKAWA, 1976; SHERWOOD et MEARN, 1977).

2.2. Décrochement du globule lipidique

Le "décrochement" du globule lipidique, une anomalie létale plus difficilement détectable que les torsions, peut également affecter la larve à l'éclosion. Dans sa position normale, le globule lipidique est accolé à la partie ventrale postérieure de la vésicule vitelline; dans le cas anormal, il se retrouve en position centrale dans le vitellus (fig. 21) et ne pourra pas être résorbé

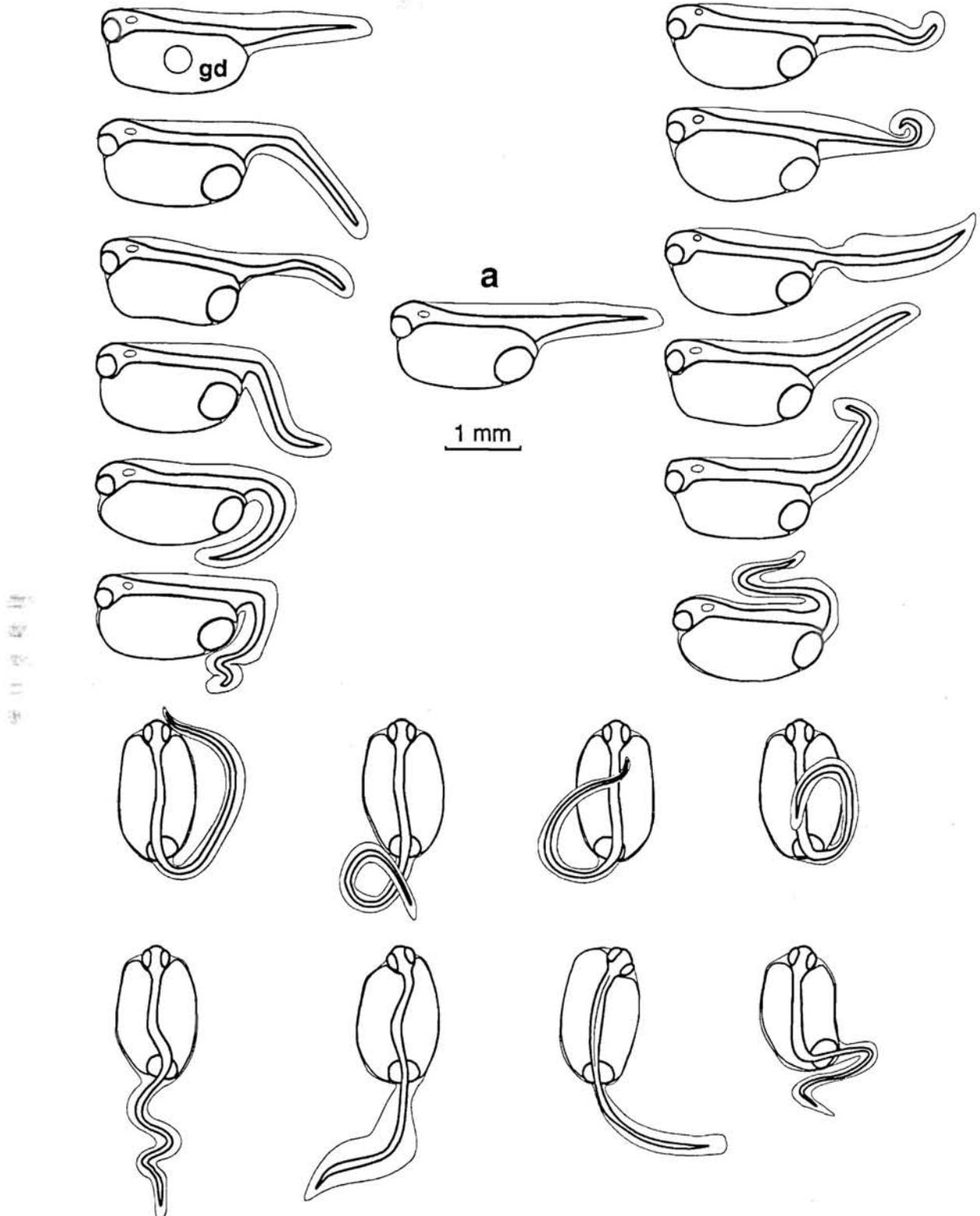


Figure 21. Principales malformations de la larve à l'éclosion. gd : globule lipidique "décroché". a : larve normale (modifié d'après CALLECA-BARAHONA-FERNANDES, 1978 ; CHATAIN et ESTEBAN, 1979).

par la larve, qui mourra dans la première semaine suivant l'éclosion. Ce phénomène s'accompagne d'un comportement nataire aberrant, qui constitue le premier diagnostic de cette anomalie : la prélarve adopte une posture particulière - la tête orientée vers la surface - inverse de celle de la larve normale. Entre deux phases de nage, elle coule donc "la queue en premier". La fréquence d'apparition de cette malformation varie de façon aléatoire, de quelques % à 30-40%.

L'origine du phénomène est mal connue. Elle pourrait être de nature génétique, provoquée par la manipulation des œufs ou liée à des conditions d'incubation défavorables. KENTOURI (1985) a pu induire jusqu'à 40% de "décrochement" du globule lipidique chez des prélarves de daurade immergées dans un milieu fortement agité par un débit d'air supérieur à 14 ml sec⁻¹. Cet auteur signale que "l'adhérence" du globule lipidique à la paroi du sac vitellin s'effectue avant que le processus de dissolution de la coque de l'œuf ne soit entamé. Cette "adhérence" devient momentanément labile après l'éclosion. Pendant cette période, on peut observer, chez des larves stressées, un déplacement du globule lipidique, qui devient irréversible en cas de stress prolongé ou de grande intensité.

3. CALCULS URINAIRES

Chez *Dicentrarchus labrax* comme chez *Sparus auratus*, la vessie urinaire est observable par transparence, dès le 3ème jour qui suit l'éclosion. Elle se présente sous la forme d'une ampoule transparente, située dans la partie terminale du tube digestif, un peu au dessus de l'anus. Chez les deux espèces, la présence de calculs est signalée dès le 3ème jour qui suit l'éclosion, avant même que la larve ne passe à l'exotrophie. Ils sont localisés soit directement dans la vessie urinaire, soit dans l'uretère. Observés au projecteur de profil ou au microscope, ces calculs se présentent sous deux aspects : en forme de bâtonnet ou de caillou de couleur rougeâtre pendant la phase endotrophique, ou en forme de caillou de couleur grise ou jaunâtre pendant les autres phases (fig. 22). Leur taille, variable, peut atteindre celle de la vessie urinaire elle-même.

La fréquence d'apparition des calculs urinaires est

extrêmement variable. Elle varie couramment, pour les deux espèces, de 5 à 30% en conditions d'élevage intensives, atteignant parfois jusqu'à 60% du cheptel. La présence de l'anomalie n'est pas forcément létale, car d'importants calculs sont encore observés chez les juvéniles de plus d'un gramme (fig. 22). On remarque cependant que la proportion de larves présentant des calculs diminue toujours fortement lorsque la taille moyenne du cheptel dépasse 10 mm. Cette raréfaction de l'anomalie ne peut s'expliquer que par la mort des larves atteintes ou par la résorption ou l'excrétion des calculs.

Il semblerait que la première hypothèse soit la plus vraisemblable. Elle est en effet supportée par les travaux de MODICA *et al.* (1993) qui examinent, au cours d'un élevage de daurade, les individus morts entre le 35ème et le 65ème jour et remarquent que la majorité des morts âgés de 50 jours sont atteints de calculs urinaires. Ils observent aussi que la taille du calcul augmente avec l'âge de la larve et signalent une corrélation entre la présence des calculs et la mortalité larvaire dès que la taille du calcul est supérieure à 0,25 mm². BERG *et al.* (1983) précisent que, chez le loup et chez la daurade, la proportion de calculs est toujours plus importante chez les larves à jeun. Nous avons également constaté ce phénomène chez les deux espèces, mais uniquement au moment du passage à l'exotrophie : la majorité des larves qui ne réussissent pas ce passage présentent des calculs urinaires.

Les calculs sont principalement constitués de calcium et de phosphore, sous forme de cristaux d'apatite, Ca₅(PO₄) (MODICA *et al.*, 1993). La présence de chlore, de magnésium, de potassium et de soufre est également signalée, en quantités moindres (BERG *et al.*, 1983; MODICA *et al.*, 1993). Les techniques d'analyse utilisées ne permettent pas de mettre en évidence le carbone. Tous ces éléments sont des produits classiques de l'excrétion chez les poissons. L'excrétion des ions monovalents étant assurée par les branchies, le phosphore, le magnésium et le calcium représentent les ions principaux de l'urine des Téléostéens marins, dont la composition minérale reflète la concentration élevée en ions bivalents de l'eau de mer (HICKMAN et TRUMP, 1969). Le magnésium et le soufre sont absorbés, à partir de l'eau de mer, par la membrane intestinale, puis

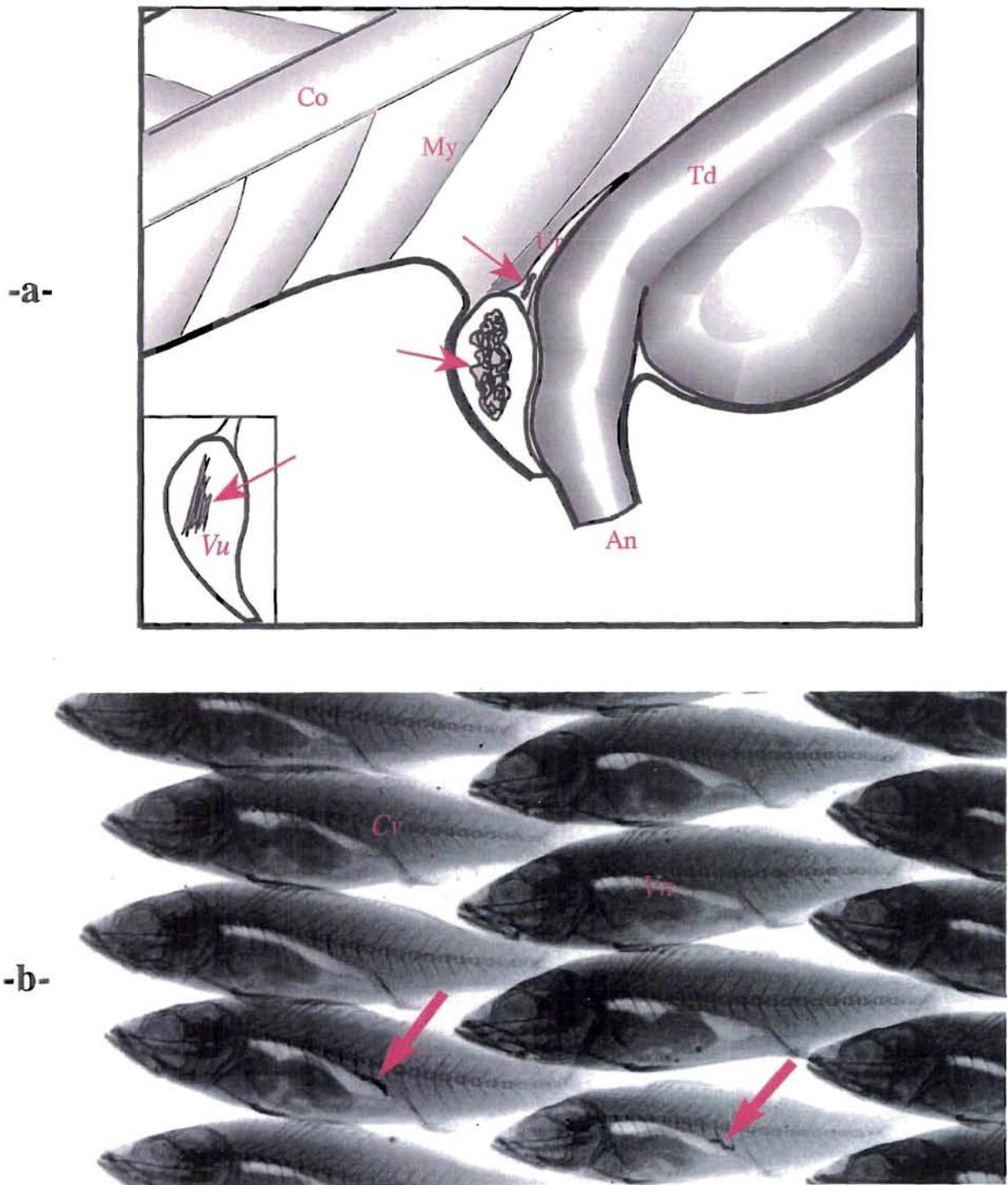


Figure 22. Calculs urinaires (désignés par les flèches) observés en microscopie (a) chez les larves et en radiographie (b) chez les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*. Co : corde; My : myotome; Td : tube digestif; An : anus; Vu : vessie urinaire; Ur : uretère; Cv : colonne vertébrale; Vn : vessie natatoire.

éliminés exclusivement par le rein (HICKMAN, 1968).

Chez la truite, *Salmo gairdneri*, la présence de calculs est signalée en cas d'alimentation carencée en tryptophane (KNOPPEL et POST, 1975) ou en magnésium (COWEY *et al.*, 1977; KNOX *et al.*, 1981). D'une manière plus générale, chez les poissons adultes, la présence de calculs urinaires est associée aux granulomatoses (PAPERNA, 1978), aux néphrocalcinoses (HARISSON et RICHARDS, 1979; HILTON et HODSON, 1983; HICKS *et al.*, 1984) ou aux néphrites prolifératives (FERGUSON et NEEDHAM, 1978). Aucune pathologie de ce type n'a encore été signalée chez la larve et l'origine du calcul urinaire reste inconnue. L'hypothèse d'un dysfonctionnement du métabolisme du phosphore et du calcium, les deux composants majeurs du calcul, peut cependant être avancée. Un tel dysfonctionnement est en effet signalé chez la truite, en cas d'hypervitaminose D (POSTON, 1969); celle-ci provoque une mobilisation excessive du calcium et du phosphore à partir des tissus et des os. La vitamine D étant présente, en très grandes quantités, dans les huiles de poissons utilisées pour l'enrichissement des proies vivantes (rotifères et artémies) nourrissant les premiers stades larvaires du loup et de la daurade, il est possible que les larves atteintes de calculs souffrent d'hypervitaminose D. En attendant d'examiner cette hypothèse, aucune solution n'a été trouvée pour résoudre le problème de l'apparition des calculs urinaires chez la larve.

4. MALFORMATIONS DE LA VESSIE NATATOIRE

La présence d'une vessie natatoire normalement conformée est un critère majeur dans l'appréciation de la qualité des poissons d'élevage. Cet organe, qui a pour origine un diverticule dorsal du tube digestif, joue, en effet, un rôle essentiel, puisqu'il est le siège de plusieurs fonctions importantes telles que la régulation hydrostatique, la perception et la production de sons et la respiration (revue détaillée dans HARDEN-JONES, 1957; STEEN, 1970; LOVE, 1981)

La morphologie et la physiologie de la vessie natatoire, étudiées en général chez des animaux adultes, sont bien connues. On ne possède cependant que peu de

renseignements sur son développement post-embryonnaire, en particulier chez les Serranidés et les Sparidés en élevage. Nous allons donc décrire les étapes morphologiques essentielles de ce développement, accompagnées de leurs limites biométriques, puis aborder les anomalies, telles qu'elles apparaissent sur des loups et des daurades observés *in vivo*.

4.1. Description

L'inflation et le développement de la vessie natatoire sont étudiées chez des animaux produits par différentes éclosures pratiquant l'élevage intensif, semi-intensif ou extensif. Les prélèvements, effectués à plusieurs reprises au cours des années 1982 à 1984, portent sur des échantillons de 30 individus au minimum. Au total quelques 10 000 poissons de 4 à 120 mm ont été examinés.

Les animaux d'une taille comprise entre 3 et 20 mm (âgés de 1 à 60 jours) sont anesthésiés au MS 222, puis observés par transparence au projecteur de profil Nikon V12. L'état de la vessie natatoire est ainsi rapidement déterminé et les caractéristiques dimensionnelles des larves mesurées: longueur totale des larves, longueur de la vessie natatoire, longueur et largeur de la vésicule vitelline et diamètre du globule lipidique. Chez les postlarves d'une taille supérieure à 20 mm, l'apparition de la pigmentation ne permet plus l'observation par transparence. L'état de la vessie natatoire est alors déterminé par radiographie aux rayons X de faible énergie. Cette technique permet également l'observation des jeunes stades, car la pénétration de ce type de rayons est moins importante que celle de la radiographie classique. Les caractéristiques de l'appareil et de l'exposition qui sont utilisés pour les animaux de quelques centimètres, sont les suivantes : General Electrics 500T; Voltage : 30 kV; Automatic exposition cell : 2-3 mAs (60 mA, 0,03-0,05 s); Monolayer film Microvision for mammography, Kronex-Dupont.

Chez le loup et la daurade, la vessie natatoire primordiale est observable dès le 3^{ème} jour qui suit l'éclosion. Elle se présente sous l'aspect d'une vésicule de petite taille, peu translucide, située entre la colonne vertébrale et la masse digestive et souvent masquée par des chromatophores (fig. 23a). Chez les deux espèces, le développement normal de la vessie natatoire,

à partir de ce stade s'effectue en deux étapes.

Au cours de la première étape, un processus d'inflation primaire provoque, à l'intérieur de la vessie, l'apparition d'une bulle de gaz, qui va conférer à cet organe un aspect typique, qualifié d'état "expansé" (fig. 23b). La vessie se présente alors sous la forme bien visible d'une vésicule ovoïde, réfringente, dont le grand axe est parallèle à l'axe du corps de la larve. La figure 24 représente l'évolution concomitante des dimensions de la vésicule vitelline, du globule lipidique et de la longueur totale de la larve. L'inflation primaire s'effectue chez des larves mesurant au minimum 5,5 mm chez le loup (environ 7 jours) et 4,0 mm chez la daurade (environ 5 jours). La limite supérieure de taille, pour laquelle l'inflation primaire est encore possible, se situe à 6,5 mm pour le loup et 5,0 mm pour la daurade. On peut observer également que la période durant laquelle s'effectuent les premières inflations primaires correspond à l'achèvement de la résorption de la vésicule vitelline et du globule lipidique qu'elle contient.

Deux autres états de la vessie natatoire peuvent être définis à la fin de cette première étape. Le premier concerne les larves pour lesquelles l'inflation primaire n'a pas eu lieu. La vessie conserve l'aspect primitif du stade primordial (fig. 23a). Sa taille est toujours très inférieure à celle du type expansé. Le second type de vessie représente un état intermédiaire entre les deux stades décrits précédemment (fig. 23c). Il se caractérise avant tout par l'absence de la bulle de gaz. C'est une vésicule ovoïde translucide mais non réfringente, aux contours parfaitement délimités. Sa taille est identique à celle d'une vessie expansée.

La deuxième étape du développement correspond à un phénomène d'expansion. Lorsque les larves atteignent une taille de 11 mm, on distingue nettement la présence d'une seconde bulle de gaz dans la vessie, plus petite que la première et située en arrière de celle-ci (fig. 25). Les deux bulles vont ensuite fusionner très rapidement. Chez les larves mesurant 12 mm et plus, la vessie présente alors une forme ellipsoïdale, allongée dans le sens antéro-postérieur. Sa taille et son importance, par rapport à la longueur totale de la larve, augmentent à mesure de la croissance de cette dernière (fig. 26). Chez le loup, la vessie natatoire occupe

pratiquement 10% de la longueur totale du poisson lorsque celui-ci mesure 14 mm environ. Cette valeur est atteinte pour une taille de 10 mm chez la daurade. Le rapport de la longueur de la vessie natatoire à la longueur totale du poisson se stabilise autour de 20-30% pour des poissons ayant une taille égale ou supérieure à 40-50 mm chez les deux espèces. Lorsque l'inflation primaire de la vessie natatoire n'a pas eu lieu, cette dernière conserve son aspect de vésicule sombre dont la taille ne représente, chez tous les alevins étudiés, que 3 à 5% de la longueur totale (fig. 26). Elle ne disparaît pas cependant, puisqu'elle a pu être isolée, par microdissection, chez des daurades âgées de 160 jours.

Le processus normal de l'inflation primaire de la vessie natatoire se traduit donc par l'apparition d'une bulle de gaz à l'intérieur de la vésicule primordiale. Dans le cas de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*, ce phénomène est observé chez de très jeunes animaux, d'une taille comprise entre 4 et 7 mm. Cette taille correspond également à la fin de la résorption des réserves vitellines et au passage à une nourriture externe. Ces résultats confirment et généralisent ainsi les travaux antérieurs effectués sur le bar rayé *Morone saxatilis* (DOROSHEV et CORNACCHIA, 1979; BULAK et HEIDINGER, 1980; DOROSHEV *et al.*, 1981) et sur la daurade japonaise *Pagrus major* (YAMASHITA, 1966, 1982; KITAJIMA, 1978; TAKASHIMA *et al.*, 1980; KITAJIMA *et al.*, 1981; CHATAIN, 1982). Les études histologiques du développement de la vessie natatoire chez ces deux espèces, réalisées par ces auteurs, ainsi que celles de GIAVENNI et DOIMI (1983) chez *Dicentrarchus labrax* et WEPPE et BONAMI (1983) chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*, ont montré que l'état expansé de la vessie natatoire correspond à l'existence d'une importante lumière centrale contenant probablement du gaz.

La croissance d'une vessie natatoire normale est caractérisée, chez le loup et la daurade, par une phase de mise en place rapide jusqu'à ce que l'animal ait atteint 40-50 mm. Cette taille représente, pour les deux espèces, la fin de la métamorphose et de toutes les périodes critiques de l'élevage. Passée cette taille, la longueur de la vessie représente toujours 20-30% de la longueur de l'animal. Un développement similaire s'observe chez *Pagrus major* (CHATAIN, 1982).

manque A u B
 u & c u c
 3 points de la tête

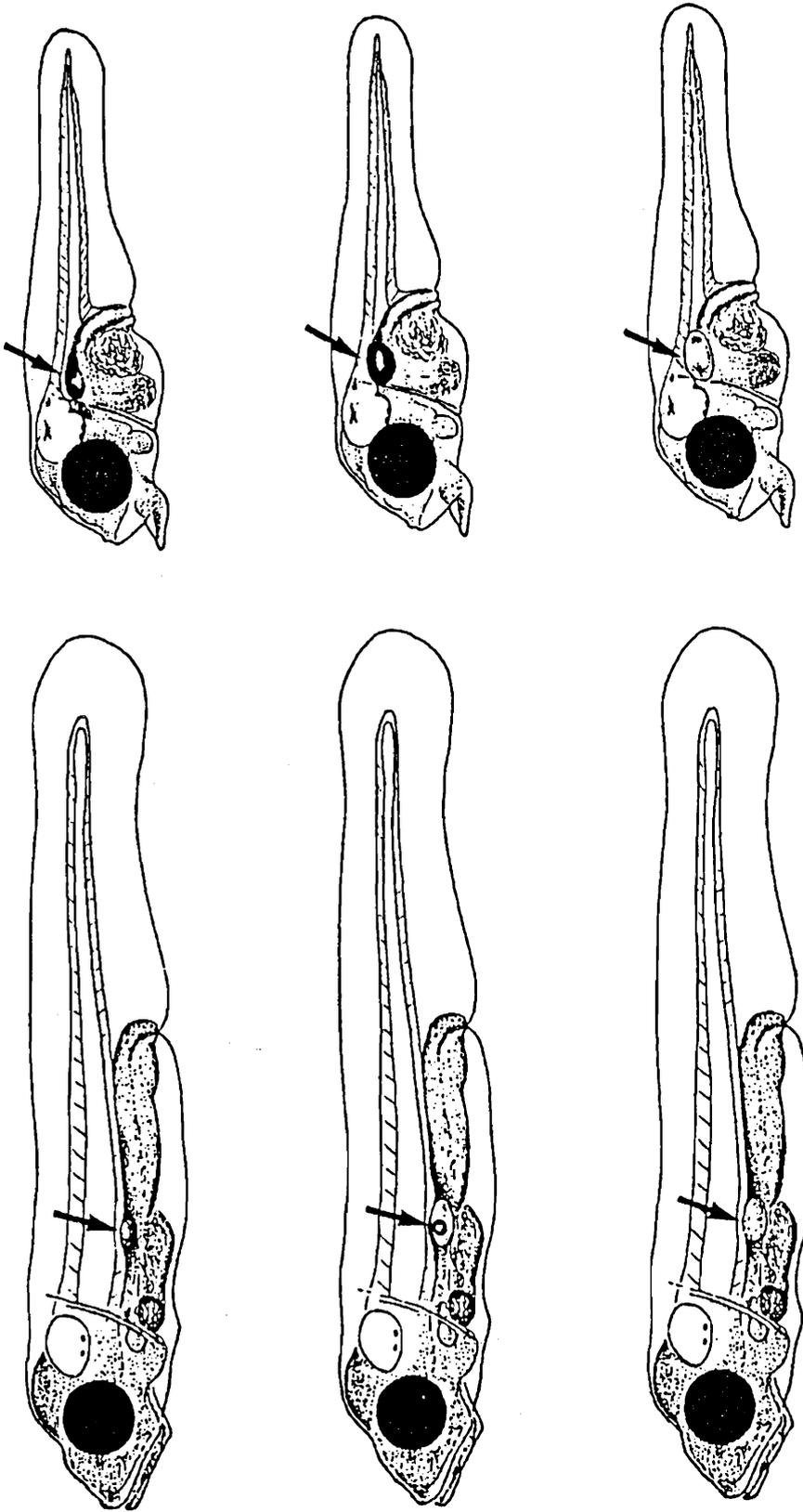


Figure 23. Les trois états de la vessie natatoire (désignée par la flèche) chez les larves de *Dicentrarchus labrax* (A) et *Sparus auratus* (B).

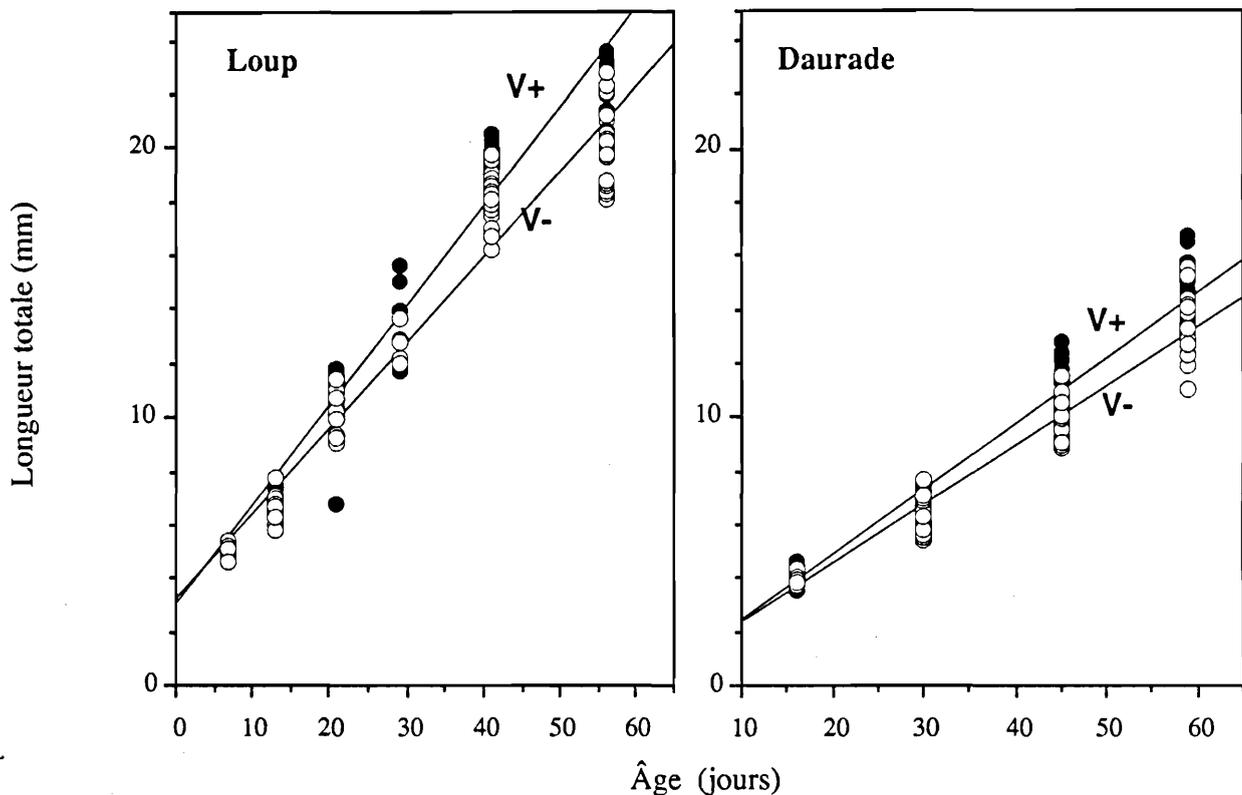


Figure 27. Croissance en longueur des larves de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* possédant (●, V+) ou non (○, V-) une vessie natatoire fonctionnelle.

Figure 27. Croissance en longueur des larves de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* possédant (●, V+) ou non (○, V-) une vessie natatoire fonctionnelle.

Tableau 20. Relations taille-âge chez les larves de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* possédant ou non une vessie natatoire fonctionnelle [L_t : longueur totale de la larve (mm); âge en jours] et comparaison des coefficients de régression. *, $P < 0,05$; ***, $P < 0,001$.

	Loup	Daurade
Vessie natatoire fonctionnelle	$L_t = 3,084 + 0,369 \text{ âge}$	$L_t = 0,011 + 0,242 \text{ âge}$
Vessie natatoire non fonctionnelle	$L_t = 3,190 + 0,317 \text{ âge}$	$L_t = 0,119 + 0,221 \text{ âge}$
Comparaison des coeff. de régression	$X = 3,317^{***}$	$X = 2,119^*$

anormaux montre que, globalement, la croissance des larves possédant une vessie natatoire fonctionnelle est supérieure à celle des individus dont la vessie n'est pas fonctionnelle.

Afin de déterminer la période à partir de laquelle se manifestent les premiers ralentissements de croissance, une série de tests t ponctuels a été réalisée sur les longueurs moyennes des animaux (tableau 21). Chez le loup, la différence de longueur entre les larves normales et anormales se manifestent entre le 30ème et le 40ème jour. Chez la daurade, elle est décelable dès le 16ème jour suivant l'éclosion. Après 60 jours d'élevage, cette différence est de l'ordre de 2 mm chez le loup et d'environ 1 mm chez la daurade. En données relatives, ces valeurs traduisent, respectivement, une croissance inférieure de 9,5 et 6,5% à celle des animaux normaux. En utilisant les équations poids (mg) - longueur (mm) établies par KENTOURI (1985) pour la daurade ($P = 6,12 \cdot 10^{-4} L^{3,963}$) et par RONZANI-CERQUEIRA (1986) pour le loup ($P = 2,70 \cdot 10^{-4} L^{4,080}$), ces différences de longueur peuvent être converties en différences pondérales.

Ainsi, en fin d'élevage, le poids moyen des larves de loup ne possédant pas de vessie fonctionnelle est de 53,6 mg contre

Tableau 21. Comparaison (test t) de la longueur totale (L_t en mm) des larves possédant (V+) ou non (V-) une vessie natatoire fonctionnelle chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* (ns, non significatif; *, P < 0,05; **, P < 0,01; ***, P < 0,001).

Age (j)	Loup			Daurade		
	L _t moyenne ± IC (95%)		t	L _t moyenne ± IC (95%)		t
	V+	V-		V+	V-	
7		4,98 ± 0,08		3,73 ± 0,18		
13	6,74 ± 0,36	7,02 ± 0,38	1,070 ns			
16				4,20 ± 0,32	3,97 ± 0,07	2,410 *
21	10,44 ± 0,62	10,21 ± 0,51	0,565 ns			
29	13,80 ± 1,83	12,62 ± 0,99	1,359 ns			
30				7,00 ± 0,35	6,42 ± 0,20	3,61 ***
41	9,43 ± 0,29	18,08 ± 0,41	5,615 ***			
45				10,89 ± 0,46	9,91 ± 0,42	3,005 ***
56	21,97 ± 0,87	19,88 ± 0,54	5,604 ***			
59				14,36 ± 0,49	13,43 ± 0,57	2,595 **

80,5 mg pour les animaux normaux, soit un retard de croissance pondérale de 33%. Chez les larves de daurade, ces valeurs sont respectivement de 18,1 et 23,6 mg, soit une différence de 23%.

Quelles pourraient être les causes entraînant de telles différences de croissance ? La compétition pour la nourriture semble difficile à invoquer, les proies étant, en conditions d'élevage intensif, toujours en excès dans le milieu. Plus vraisemblablement, la cause pourrait résider dans l'augmentation des dépenses énergétiques des larves anormales. Plusieurs observations étayaient cette hypothèse. Le processus normal de l'inflation primaire de la vessie natatoire s'effectue, dans l'une et l'autre espèce, chez des animaux d'une taille comprise entre 4 et 7 mm. Cette taille correspond également à l'achèvement de la résorption des réserves vitellines et au passage à une nourriture externe (CHATAIN, 1986). C'est à ce stade que la vessie prendrait le relais du globule lipidique pour assurer la flottabilité. En effet, à la salinité de 35‰, les larves dont la vessie natatoire n'est pas fonctionnelle coulent lorsqu'elles sont anesthésiées, alors que les larves normales flottent (B. CHATAIN, observations personnelles, 1985), traduisant ainsi une différence de densité. Ce phénomène n'est pas toujours évident selon l'état de réplétion du tube digestif, mais il s'accroît à mesure que

l'animal grandit. Une telle différence avait déjà été signalée pour les larves de daurade japonaise, *Pagrus major* (KITAJIMA, 1978). La densité est de 1,03 pour des individus normaux et de 1,07 chez des individus dont la vessie n'est pas gonflée.

Des problèmes de flottabilité apparaissent donc très tôt dans la vie de la larve et se répercutent sur le comportement natatoire. Un poisson sans vessie natatoire fonctionnelle éprouve des difficultés à rester en surface ou en pleine eau. Il adopte une nage rapide et saccadée, presque verticale, qui entraîne une augmentation des besoins énergétiques à une période critique de sa vie. FARRIS (1959) signale que la période de développement qui suit la résorption du sac vitellin est caractérisée, chez la plupart des larves pélagiques, par un arrêt de croissance. Ce phénomène se retrouve également chez le loup et la daurade (CHATAIN, 1986). La larve ne disposerait, pendant cette période, que d'une énergie de maintenance (WARREN et DAVIS, 1967). De plus, privée de la possibilité de moduler sa flottabilité grâce aux variations de volume de sa vessie, elle verrait également diminuer sa capacité de prédation (HUNTER, 1972; DOROSHEV *et al.*, 1981). Ainsi, tout délai dans l'inflation de la vessie natatoire provoquerait un ralentissement de croissance, par une perte de flottabilité entraînant une augmentation de la dépense

énergétique. Dans les situations extrêmes, cette dépense énergétique supplémentaire pourrait même entraîner la mort de la larve et expliquer, pour le moins partiellement, les mortalités parfois massives survenant toujours dans les élevages au moment de la première prise de nourriture.

Les anomalies de développement de la vessie nataoire chez les larves de loup et de daurade, élevées en conditions intensives, aboutissent ainsi à la production de postlarves de taille et de poids inférieurs à ceux des larves normales. Ces différences considérables se maintiennent bien au delà de la vie larvaire puisqu'elles atteignent, chez des animaux de 12 mois et pesant entre 30 et 50 g, 25 à 50% selon les lots (B. CHATAIN, résultats non publiés, 1985). Les postlarves sans vessie nataoire fonctionnelle sont viables mais peu performantes. Leurs capacités de résistance sont fortement diminuées par des besoins énergétiques trop élevés, comme nous allons le constater dans le paragraphe suivant.

4.2.2. Mortalité

Les résultats présentés ici concernent la mortalité intervenue dans six lots d'alevins de loup, désignés par les lettres A à F, soumis aux mêmes conditions de sevrage, mais présentant,

au départ, des proportions variables d'individus possédant une vessie nataoire fonctionnelle.

Les alevins, âgés de 70 jours au début de la phase de sevrage, sont issus d'élevages larvaires réalisés à la station IFREMER de Palavas selon les modalités de la technique semi-intensive (§ 1.5.2). En début d'expérience, les proportions d'alevins possédant une vessie nataoire fonctionnelle sont de 1% pour les lots A et B et de 51, 61, 80 et 82% respectivement pour les lots C à F. Le poids moyen initial est de 50 mg pour les lots A et B et de 95 mg pour les lots C à F. Cette différence de poids correspond au retard de croissance qui caractérise les animaux dépourvus de vessie fonctionnelle.

Le sevrage débute 3 jours après l'introduction des alevins dans les bassins. La densité larvaire de départ est approximativement d'un alevin au litre. La température de l'eau est de 21°C et le renouvellement du milieu de 25% par heure. Dans la période qui précède le sevrage, les alevins sont nourris exclusivement d'artémies vivantes âgées de 2 jours.

Au cours du sevrage, qui dure 30 jours, le poids total des différents aliments distribués par jour représente 100% de la biomasse humide (fig. 28). La séquence alimentaire est

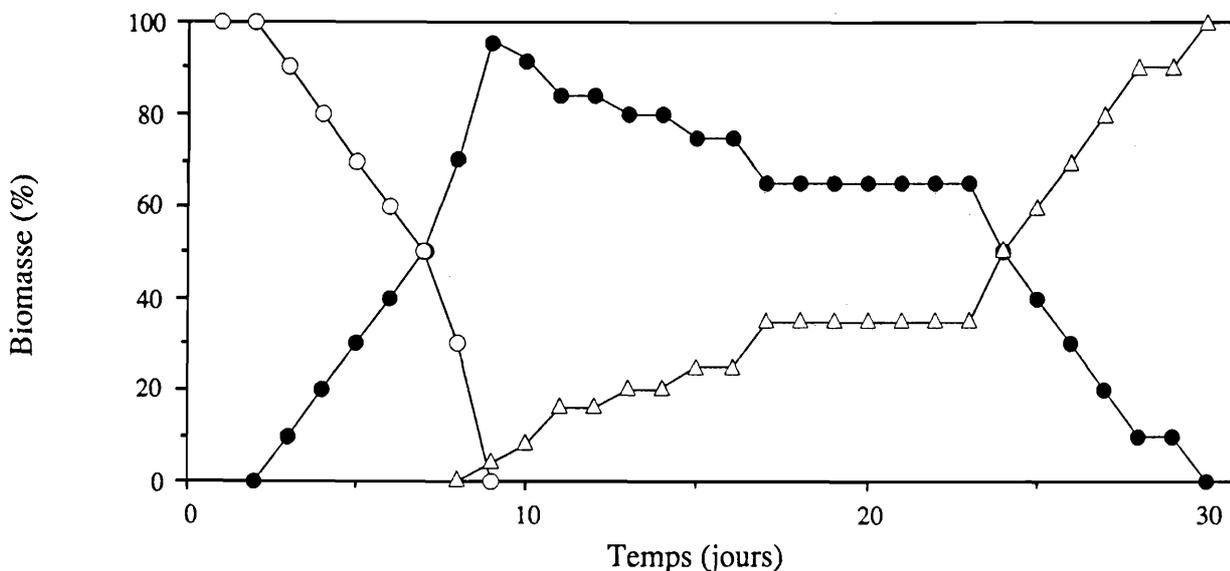


Figure 28. Séquence alimentaire du sevrage. Les quantités d'aliment distribuées sont exprimées en pourcentage de la biomasse humide. o, *Artemia franciscana* vivantes; ●, copépodes congelés; △, granulé.

caractérisée par un remplacement progressif, sur une période de 7 jours, de l'artémie vivante par du copépode congelé (mélange plurispécifique Midisel; taille de 250 à 1500 µm), puis par le remplacement progressif, sur une période de 22 jours, du copépode par un granulé réhydratable industriel (G.S.O; taille de 250 à 900 µm). La distribution du granulé est assurée, par un tapis roulant, de façon continue pendant 12 h.

La mortalité est évaluée par comptage journalier des morts récupérés après nettoyage des bassins. La détection de la vessie natatoire s'effectue, pour tous les poissons morts, par radiographie au rayons X (§ III.1.4.1.2). Pendant les 50 jours que dure l'expérience, la mortalité totale qui affecte les différents lots est respectivement de 69% (lot A), 66% (lot B), 28% (lot C), 18% (lot D), 15% (lot E) et 14% (lot F) (fig. 29). Plus la proportion d'individus normaux d'un groupe est importante, meilleure est la survie au sevrage.

Les lots totalement composés de poissons dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle (lots A et B) subissent une mortalité régulière et continue pendant les 30 jours du sevrage. L'arrêt de la mortalité s'observe environ une semaine après la suppression totale du copépode congelé. Les lots composés de 50 à 80% d'animaux normalement conformés (lots C à F) subissent moins de 10% de mortalité au cours du passage des artémies vivantes aux copépodes congelés (du 1er au 8ème jour). La quasi totalité de la mortalité s'observe du 9ème au 20ème jour, au cours du remplacement du copépode par le granulé. La mortalité cesse avant que le sevrage ne s'achève, alors que l'aliment distribué est encore composé de plus de 50% de nourriture congelée (fig. 29).

Tous les alevins morts sont radiographiés et classés en deux catégories selon qu'ils possèdent (V+) ou non (V-) une vessie natatoire fonctionnelle. Une troisième catégorie regroupe les animaux qui ont été partiellement dévorés et dont l'état ne permet plus l'observation de la vessie natatoire. La figure 30 représente les mortalités relatives cumulées des trois catégories précitées. Les pourcentages sont calculés par rapport à la mortalité totale qui affecte chaque lot sur l'ensemble de l'expérience. Si l'on considère l'ensemble des lots, on constate que la mortalité au cours du sevrage affecte

sélectivement les animaux dont la vessie natatoire n'est pas fonctionnelle (60 à 70% des morts) et très faiblement les animaux normaux (2 à 10%). Les 30% restants ne peuvent être classés. Il n'y a cependant aucune raison pour que ces animaux appartiennent préférentiellement à l'une ou à l'autre des deux catégories, car ce type de cannibalisme s'exerce au détriment des animaux morts. La stabilité de la proportion des animaux indéterminés dans les différents lots, à partir de la troisième semaine d'expérience, montre que ce comportement nécrophage cesse vers la fin du sevrage. La répartition des alevins indéterminés dans les catégories V+ ou V- peut donc s'effectuer, *a posteriori*, selon les proportions évaluées après identification des morts intacts. Dans ces conditions, 86 à 100% des alevins morts au cours du sevrage sont des animaux dépourvus de vessie fonctionnelle. Compte tenu des quantités initiales de larves V+ et V- dans les différents lots, on voit que 40 à 70% des V- disparaissent au cours du sevrage contre seulement 0 à 3% pour les V+ (tableau 23).

Tableau 23. Mortalités relatives (M) pendant le sevrage, selon l'état de la vessie natatoire. N_i , nombre initial estimé à partir d'échantillon de 100 alevins radiographiés. N_f , nombre final déterminé par radiographie des survivants.

Lots	État de la vessie natatoire					
	Fonctionnelle			Non fonctionnelle		
	N_i	N_f	M (%)	N_i	N_f	M (%)
A	8	8	0	822	249	70
B	8	8	0	836	279	67
C	552	540	2	530	239	55
D	478	464	3	305	178	42
E	880	870	1	220	65	70
F	855	834	2	188	63	66

Les anomalies de développement de la vessie natatoire chez les larves de loup, élevées en conditions intensives, aboutissent à la production de larves viables mais dont les capacités de survie semblent fortement diminuées. Placées dans des conditions stressantes tel le sevrage ou encore l'hypoxie ou la manipulation (B. CHATAIN, résultats non

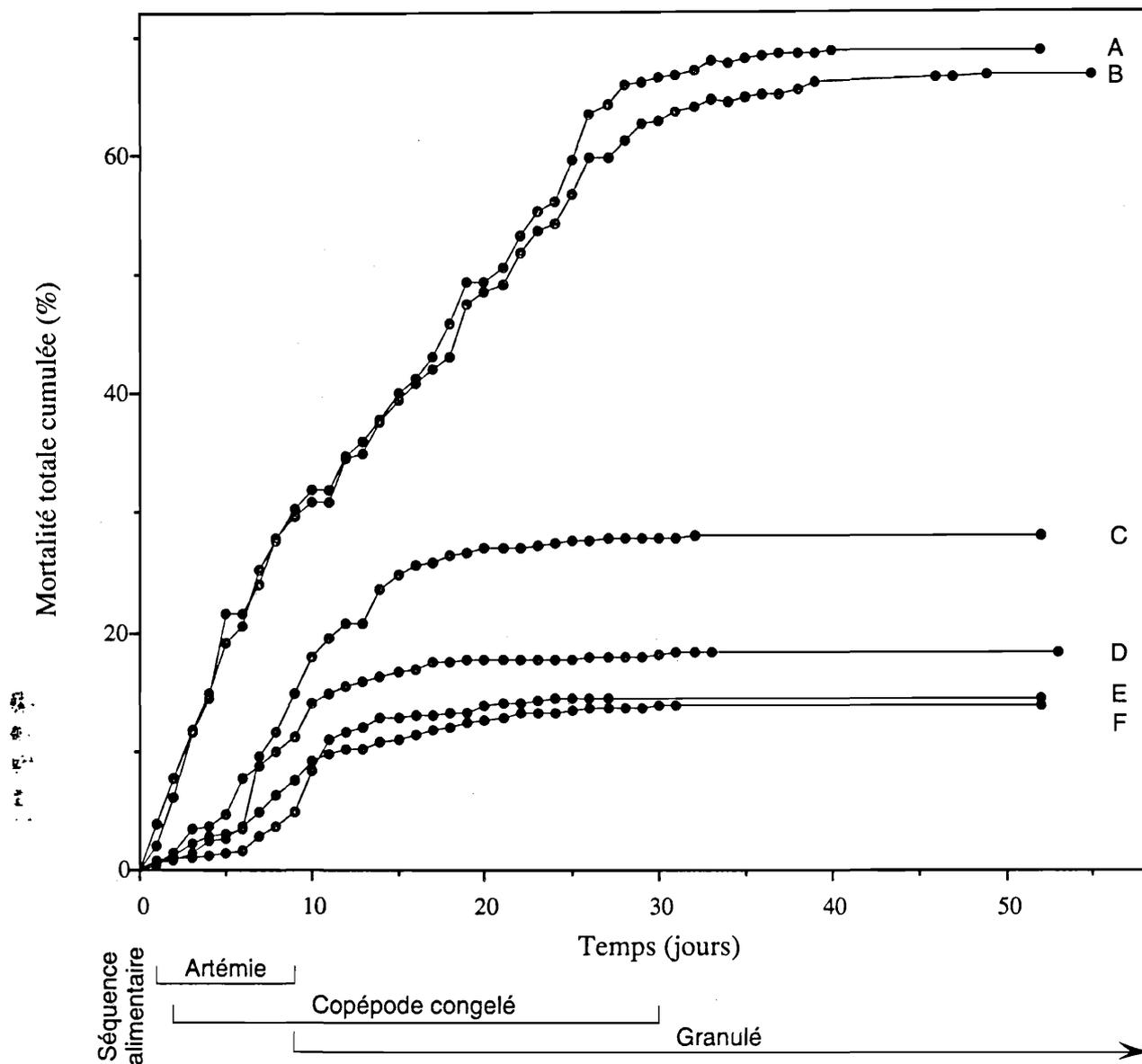


Figure 29. Mortalité, au cours du sevrage, de 6 lots d'alevins de *Dicentrarchus labrax* présentant en début d'expérience, diverses proportions de vessies natatoires fonctionnelles. Lot A, 1%; lot B, 1%; lot C, 51%; lot D, 61%; lot E, 80%; lot F, 82%.

publiés, 1987), ces animaux subissent une mortalité importante. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. Le sevrage est une période d'apprentissage au cours de laquelle les alevins, habitués à chasser une proie vivante en excès dans le milieu, doivent s'adapter à une nourriture artificielle inerte qu'ils ne rencontrent que de façon ponctuelle dans le temps et dans

l'espace. Il en résulte probablement une compétition pour la nourriture entre les animaux les plus rapides, qui possèdent une vessie natatoire fonctionnelle, et ceux, moins performants, qui n'ont pas la possibilité de moduler leur flottabilité. De plus, ces derniers sont globalement handicapés par une diminution de leurs capacités de prédation (HUNTER, 1972; DOROSHEV *et al.*, 1981).

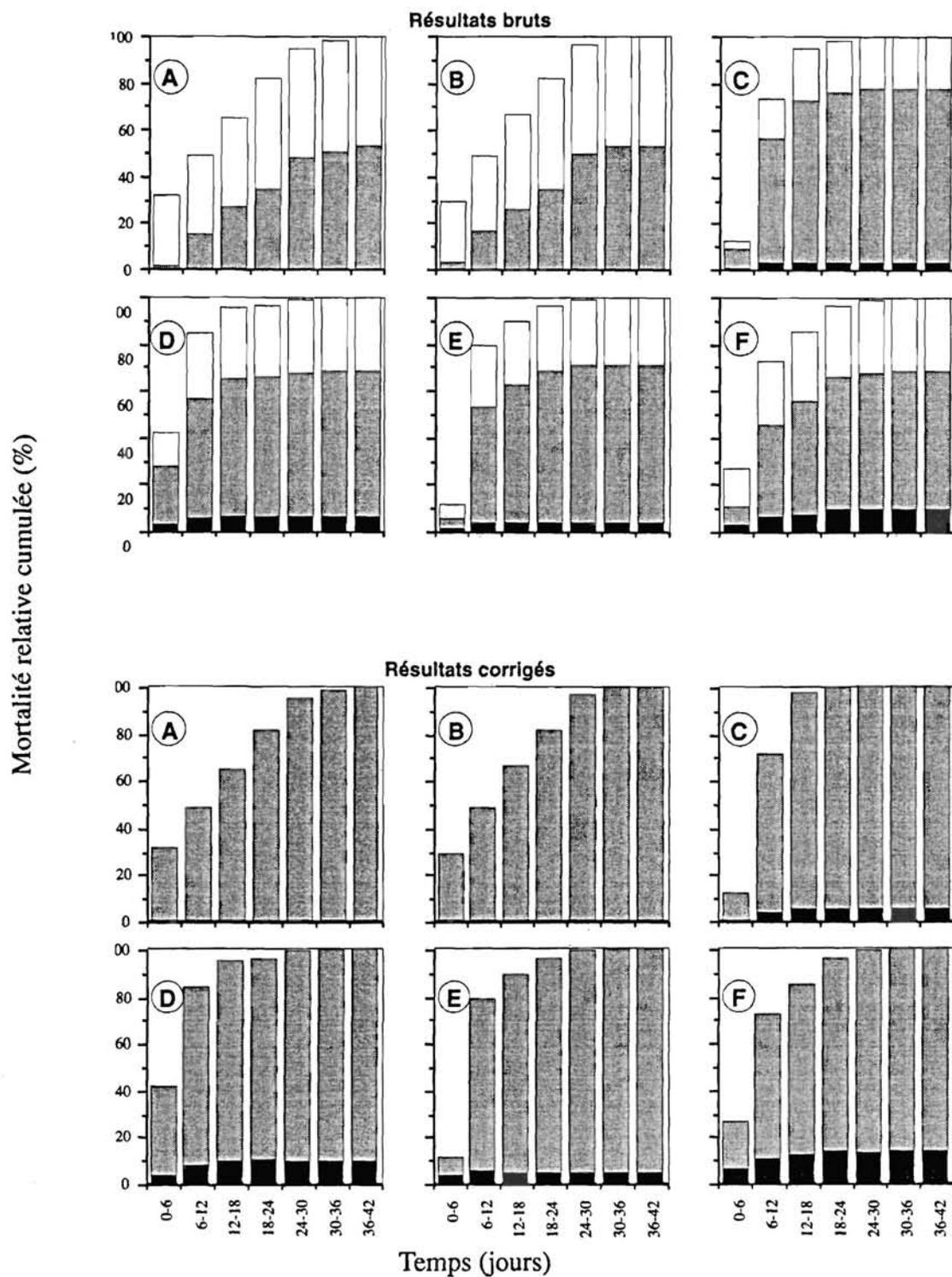


Figure 30. Mortalité relative cumulée au cours du sevrage d'alevins de *Dicentrarchus labrax* possédant (■) ou non (▨) une vessie natatoire fonctionnelle. (□), Alevins dont l'état empêche le classement dans l'une ou l'autre catégorie. Résultats bruts et résultats corrigés en intégrant les animaux indéterminés dans les deux autres catégories.

phénomène (0 et 13%). L'asperseur d'eau, quant à lui, donne des résultats équivalents (36 et 44%) à ceux du témoin.

La croissance en longueur des larves, en fonction de leur âge, est représentée figure 33. Au moment où apparaissent les premières vessies expansées, la taille moyenne des individus, tous bassins confondus, est de 4,0 mm (10 jours). Un examen global des différentes courbes montre que les larves provenant des bassins équipés de rampe à eau présentent, tout au long de l'expérience, la croissance la plus lente; les larves provenant des bassins équipés de rampe à air présentent la croissance la plus rapide. En fin d'expérience (20ème jour), on note des différences de taille significatives selon les lots. La taille moyenne des larves placées sous rampe à air ou asperseur d'eau est au moins équivalente à celle des larves témoins et nettement supérieure à la taille des larves placées sous paraffine (tableau 25). A l'inverse, les animaux placés sous rampe à eau ont une taille très inférieure à celle des larves témoins et au mieux équivalente à la taille des larves élevées sous paraffine.

De par sa viscosité élevée, le film de paraffine couvrant l'un

Tableau 25. Comparaison de la longueur moyenne (L_t) de larves, âgées de 20 jours, issues d'élevages dont la surface est nettoyée et de la longueur de larves issues, soit d'un élevage témoin, soit d'un élevage réalisé sous paraffine (Test t, SOKAL et ROHLF, 1981). ns, non significatif; *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$. Les intervalles de confiance ($\pm IC$) sont calculés au seuil de 95%.

Système de nettoyage	Rampe à eau		Asperseur d'eau		Rampe à air		Témoin	
	1	2	1	2	1	2	1	1
Répétition								
L_t	4,64	4,93	5,25	5,50	5,49	5,24	5,32	5,03
\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
IC	0,06	0,01	0,09	0,12	0,09	0,09	0,06	0,10
(mm)								
Test t (témoin)	5,772	4,651	1,396	3,005	3,174	1,239	-	-
	**	**	ns	**	**	ns		
Test t (paraffine)	7,051	0,970	3,142	6,294	6,998	3,193	-	-
	**	ns	**	**	**	**		

des bassins témoins représente, pour des larves de quelques millimètres, une barrière mécanique suffisante pour interdire l'accès à la surface. L'absence totale d'inflation dans ce bassin démontre que le mécanisme de prise d'air en surface s'applique également à *Sparus auratus*. De plus, la présence occasionnelle de gouttelettes de paraffine dans le tube digestif et la vessie natatoire des larves confirme qu'elles ont tenté de gober de l'air en surface. Chez *Pagrus major*, une espèce de daurade proche de *Sparus auratus*, KITAJIMA *et al.* (1981) ont montré que cet accès s'effectue lorsque les larves mesurent entre 3,5 et 4,0 mm. Cette taille correspond à la courte période où le canal pneumatique s'avère fonctionnel, ainsi que l'ont démontré les travaux histologiques de YAMASHITA (1966, 1982). Chez *Sparus auratus*, l'inflation primaire ne peut s'effectuer que chez des larves mesurant entre 4,0 et 5,0 mm de longueur totale (CHATAIN, 1986). Par analogie avec *Pagrus major*, on peut émettre l'hypothèse que le canal pneumatique dégénère au-delà de cette taille.

La présence du film gras se développant dans les bassins dès les premiers jours d'élevage constitue, pour les larves, un obstacle naturel à la prise d'air en surface. Ce film est sans doute responsable des taux d'inflation faibles habituellement observés. Son origine et son importance sont variables. Chez *Pagrus major*, par exemple, il est lié à la pratique d'élevages en eaux vertes, à un renouvellement tardif de l'eau ou encore à des densités de proies élevées (CHATAIN, 1982). Chez *Sparus auratus*, il provient essentiellement des huiles destinées à améliorer la qualité nutritive des proies servant aux larves. Les systèmes que nous avons développés dans le but de supprimer ce film, sont d'une efficacité technique équivalente. Cependant, seule la rampe à air associée au piège permet d'améliorer sensiblement les taux de vessie expansées (80%) par rapport aux élevages sans traitement de surface (28%). Cette différence laisse supposer que les deux autres systèmes, bien que capables de supprimer correctement le film de surface, ont des effets secondaires inhibant fortement (asperseur) voire totalement (rampe à eau) l'inflation. Ces deux systèmes fonctionnent par projection d'eau en surface et induisent, de ce fait, des turbulences de la couche superficielle. Il est vraisemblable qu'une fraction des larves, incapable de lutter contre une agitation continue particulièrement importante dans le cas de la rampe à eau,

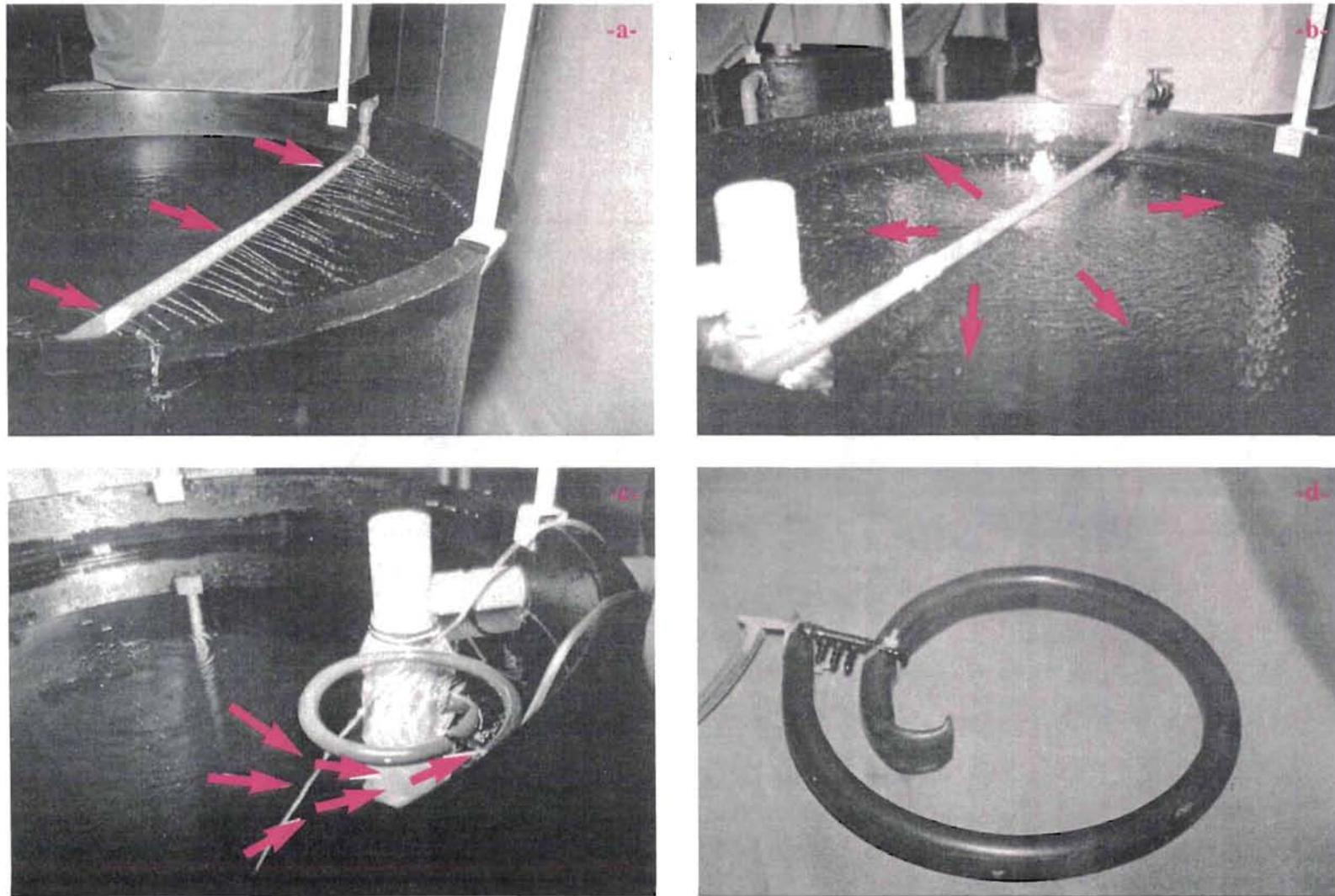


Figure 31. Trois systèmes de nettoyage destinés à éliminer le film gras qui se développe à la surface des bassins d'élevage. a : rampe à eau; b : asperseur d'eau; c et d : rampe à air; les flèches indiquent le mouvement du film superficiel (CHATAIN et OUNAÏS- GUSCHEMANN, 1990).

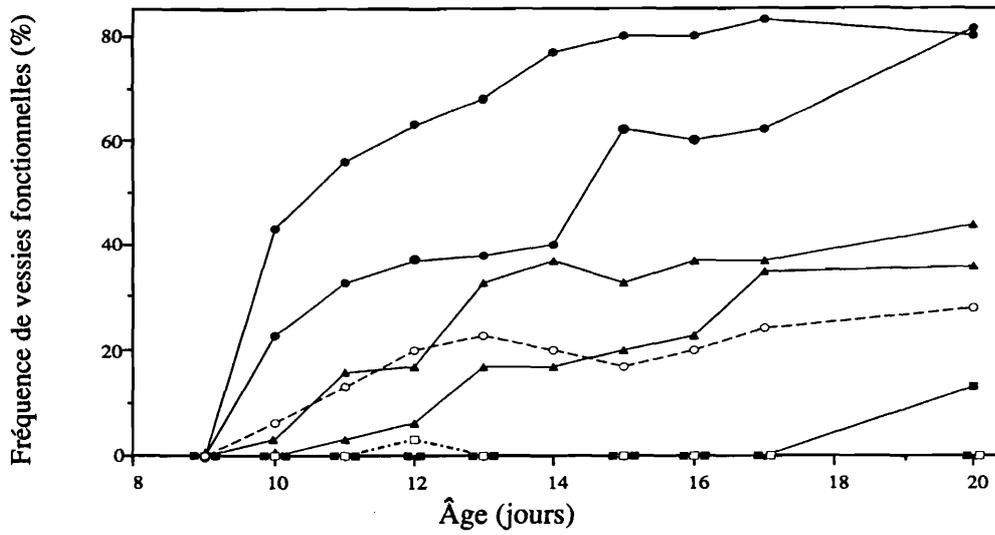


Figure 32. Évolution temporelle du taux de vessies natatoires fonctionnelles chez les larves de *Sparus auratus* selon le type de traitement appliqué à la surface de l'eau. Surface nettoyée par : (■), rampe à eau; (▲), asperseur d'eau; (●), rampe à air. (□), surface couverte d'un film de paraffine liquide; (○), témoin non nettoyé.

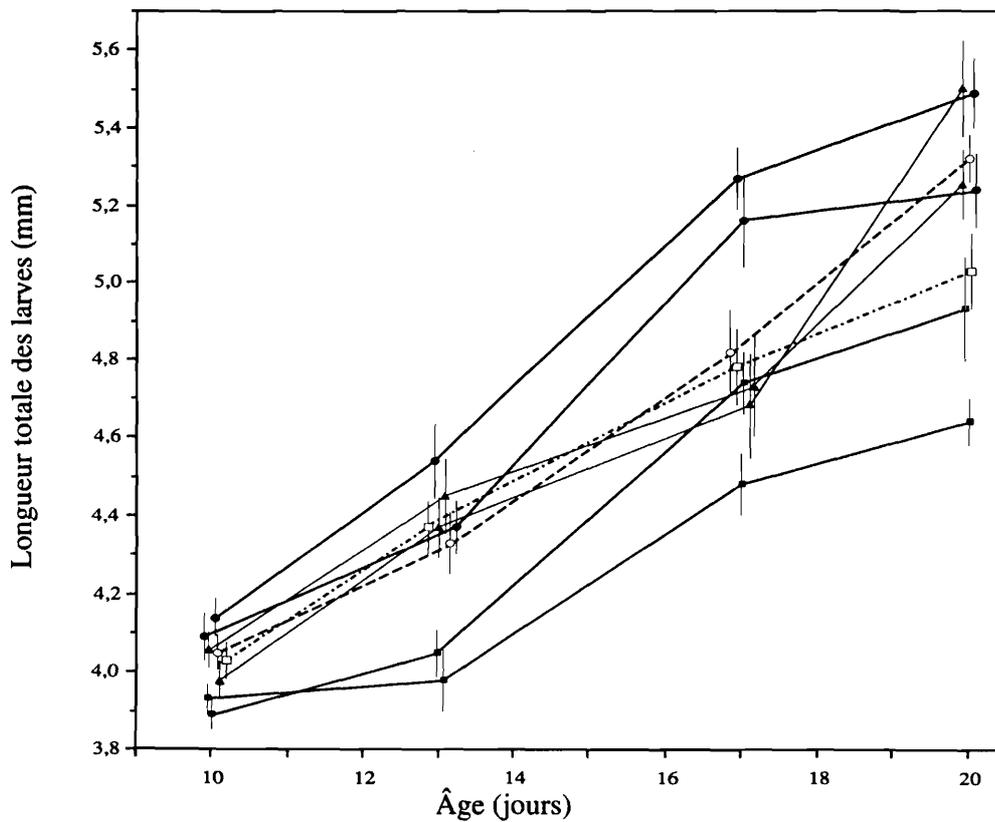


Figure 33. Croissance en longueur des larves de *Sparus auratus* selon le type de traitement appliqué à la surface de l'eau. Surface nettoyée par : (■), rampe à eau; (▲), asperseur d'eau; (●), rampe à air; (□), surface couverte d'un film de paraffine liquide; (○), témoin non nettoyé.

ne puisse accéder correctement à la surface et/ou gober l'air en temps voulu. Des résultats analogues ont déjà été signalés en cas d'aération trop importante, chez *Pagrus major* (ISEDA *et al.*, 1979; CHATAIN, 1982), chez *Acanthopagrus cuvieri* (AL-ABDUL-ELAH *et al.*, 1983; CHAPMAN *et al.*, 1988) et chez *Macquaria novemaculeata* (BATTAGLENE et TALBOT, 1990) ou lorsqu'un puissant courant de surface est créé à l'aide d'un ventilateur (KITAJIMA *et al.*, 1981). Une vérification complémentaire des effets néfastes de la turbulence a été obtenue, en supprimant le film gras à l'aide d'un émulsifiant alimentaire hydrophile, le TWEEN 80 (polysorbate 80; dilution 1/10^{ème}). Ce produit désagrège le film gras sans induire de modification hydrodynamique et, tout comme la rampe à air, favorise l'inflation de manière significative (70%). Cette méthode ne peut cependant être retenue car l'émulsifiant utilisé s'avère, à terme, toxique pour les larves.

Les divers systèmes testés induisent également de fortes différences de croissance, les animaux placés sous rampe à air présentant les croissances les plus rapides. Pendant les deux premières semaines d'élevage, les larves soumises aux effets de la rampe à eau et de l'aspersion doivent sans doute leur faible croissance à la diminution de leur capacités de prédation, du fait des turbulences. Par la suite, les différences de croissance sont à relier, comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, au fait que cette dernière est, en général, nettement ralentie chez les animaux dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle.

Les performances des techniques d'élevage de cette espèce peuvent, en conséquence, être fortement accrues en supprimant le film gras de surface introduit par la nourriture. Le système de rampe à air proposé, simple et peu coûteux, élimine ce film en le concentrant dans un piège et permet ainsi d'obtenir des taux d'inflation de l'ordre de 80%. Son emploi ne diminue pas la qualité des larves produites, les taux de croissance observés étant au moins égaux à ceux obtenus par les méthodes classiques. Des tests similaires effectués sur la larve de *Dicentrarchus labrax* ont prouvé que l'inflation primaire, chez cette espèce, était régie par des phénomènes identiques à ceux qui viennent d'être décrits chez *Sparus auratus* (B. CHATAIN, résultats non publiés, 1987). Cette technique a été unanimement adoptée par les producteurs, dès 1985.

4.3.2. Tri des poissons dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle

Dans certains élevages, en général à la suite d'incidents techniques, il arrive parfois que les taux d'inflation de la vessie natatoire demeurent trop faibles. Ceci se produit, par exemple, lorsque les nettoyeurs de surface ne sont pas assez efficaces (défauts de fabrication, pouvoir nettoyant insuffisant par rapport à l'importance du film gras, etc.) ou pas assez fréquemment nettoyés. Nous avons donc mis au point une technique de tri permettant d'éliminer les poissons ne possédant pas de vessie natatoire fonctionnelle.

La méthode de tri est fondée sur l'utilisation des différences de densité existant entre les animaux possédant ou non une vessie natatoire fonctionnelle. En pratique, la population entière est anesthésiée puis séparée en deux groupes : les poissons possédant une vessie natatoire fonctionnelle flottent et ceux qui n'en possèdent pas coulent. Comme nous l'avons vu précédemment (§ III.1.4.1), l'entrée en fonction de la vessie natatoire, chez *Dicentrarchus labrax* comme chez *Sparus auratus*, débute par l'inflation primaire, respectivement à 5 et à 4 mm. Il ne faut alors que quelques jours, pour que le phénomène concerne l'ensemble du cheptel, car les limites de cette inflation se situent respectivement vers 6,5 et 5,0 mm chez ces deux espèces. Une taille légèrement supérieure à ces valeurs a donc été retenue comme taille minimale de tri.

Plusieurs lots de 20 larves, d'une taille moyenne comprise entre 7 et 31 mm pour le loup et 6 et 34 mm pour la daurade, sont placés dans des béciers d'un litre contenant de l'eau de mer à 20°C et 35‰ à laquelle a été ajouté un anesthésique, le MS 222 (Sandoz). Ce produit est efficace à faible dose et possède des effets immédiats et réversibles. Il est soluble dans l'eau de mer et sans danger pour le poisson ou pour l'homme. La molécule n'est pas rémanente chez le poisson (HUNN *et al.*, 1968). Neuf doses, obtenues par dilution successive d'une solution mère et comprises entre 0,02 et 0,1 g l⁻¹, sont testées. Le temps nécessaire à l'anesthésie de la totalité de chaque lot est déterminé. Les larves qui flottent et celles qui coulent sont alors recueillies, comptées et placées séparément dans des béciers contenant de l'eau de

proportion de $V+$ qui caractérise le groupe trié (fig. 36). La négativité de la corrélation pour les deux coefficients indique que l'efficacité à récupérer les $V+$ ou les $V-$, diminue lorsque la proportion de $V+$ de la population triée augmente. Cette conclusion doit être considérée avec précaution, les pourcentages de $V+$ testés dans cette expérience étant très bas (0 à 30%) et ne concernant que des larves d'une seule taille (environ 9 mm). D'autres expériences seraient nécessaires pour cerner les limites réelles de la méthode pour la daurade.

Il est donc recommandé, pour un usage optimal de cette méthode de tri, des doses de MS 222 de 0,07 à 0,1 g l⁻¹, pour les deux espèces et une taille de larve d'au moins 15 mm pour le loup en attendant que la taille optimale soit déterminée pour la daurade.

La méthode de tri a été testée, en conditions réelles, au cours du transfert de 90 000 alevins de loup d'une unité d'élevage larvaire à une unité de nurserie. Ces poissons, âgés de 35 jours, pesaient environ 30 mg et mesuraient 15 mm. Les larves ont d'abord été placées à l'obscurité totale et mises à jeun 12 h avant l'intervention. Ces deux conditions accentuent les différences de densité entre les animaux $V+$ et $V-$. La vessie natatoire atteint, en effet, sa dilatation maximale lorsque le poisson est placé à l'obscurité (CHATAIN, 1982) et, par élimination du contenu digestif, le jeûne permet chez les $V+$ une meilleure compensation du poids de la larve par la vessie. Les poissons ont été répartis dans des seaux de 10 litres à une densité de 500 à 700 individus par litre. Dans ces seaux, une aération ponctuelle était assurée par des pierres poreuses jusqu'à ce que l'anesthésique soit versé (0,07 g l⁻¹), puis arrêtée afin d'obtenir une séparation efficace. Le temps nécessaire à l'anesthésie a varié de 1 à 4 min. Une fois endormies, les larves se sont réparties en trois groupes : celles dont la vessie était totalement expansée flottaient en surface, celles dont la vessie n'était que partiellement dilatée se situaient entre deux eaux et celles dépourvues de vessie fonctionnelle, ou présentant une vessie normale faiblement dilatée, avaient coulé au fond du seau. Les animaux flottant en surface ou entre deux eaux, ont été déversés délicatement du seau dans leur nouveau bassin d'élevage, en veillant à ne pas entraîner de larves

accumulées au fond. Les $V+$ se sont réveillées en moins d'une minute et ont recouvré un comportement natatoire normal en 4 à 6 min. La récupération des $V-$, quant à elle, a nécessité plus de 10 min.

Une fois la population triée, les deux groupes ont été dénombrés et sous-échantillonnés (une centaine d'individus) de façon à déterminer les coefficients $E+$ et $E-$. Trois personnes inexpérimentées ont ainsi été capables de trier 91 230 larves en trois heures : 18 246 larves flottantes ont été récupérées pour un $E+$ de 80%, et 72 984 individus ont coulé, pour un $E-$ de 98%. La mortalité enregistrée pendant les trois jours qui suivirent le tri, n'a affecté que 1% du cheptel $V+$ mais s'est élevée à 90% dans le lot $V-$, confirmant leur faible résistance au stress induit par la manipulation et/ou le somnifère.

La méthode a également été adaptée à des poissons de 1 à 5 g. Dans ce cas, les animaux sont pêchés à l'épuisette et introduits dans une cuve contenant l'anesthésique (0,1 g l⁻¹) et de l'eau de mer sursalée à 60‰. Dans ces conditions, l'efficacité du tri est maximale (100%) et n'engendre aucune mortalité. Depuis 1984, cette technique, transférée au secteur professionnel, est employée dans la plupart des écloséries et indifféremment pour le loup ou pour la daurade avec des taux d'efficacité comparables à ceux de notre expérience.

5. MALFORMATIONS SQUELETTIQUES

Les malformations squelettiques les plus fréquemment observées chez les adultes de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* affectent la mandibule, les opercules, la colonne vertébrale et les nageoires (DAOULAS *et al.*, 1991). Les trois premières, lorsqu'elles sont sévères, sont préjudiciables à la vente du poisson de taille commerciale. Apparaissant dès le stade larvaire, elles affectent également la croissance et la survie du cheptel. Elles constituent, de ce fait, des critères de première importance dans l'évaluation des performances qualitatives d'un élevage larvaire.

Chez les larves, ce sont les malformations operculaires et mandibulaires qui sont observées en premier. Les autres anomalies ne seront visibles qu'après la métamorphose, vers

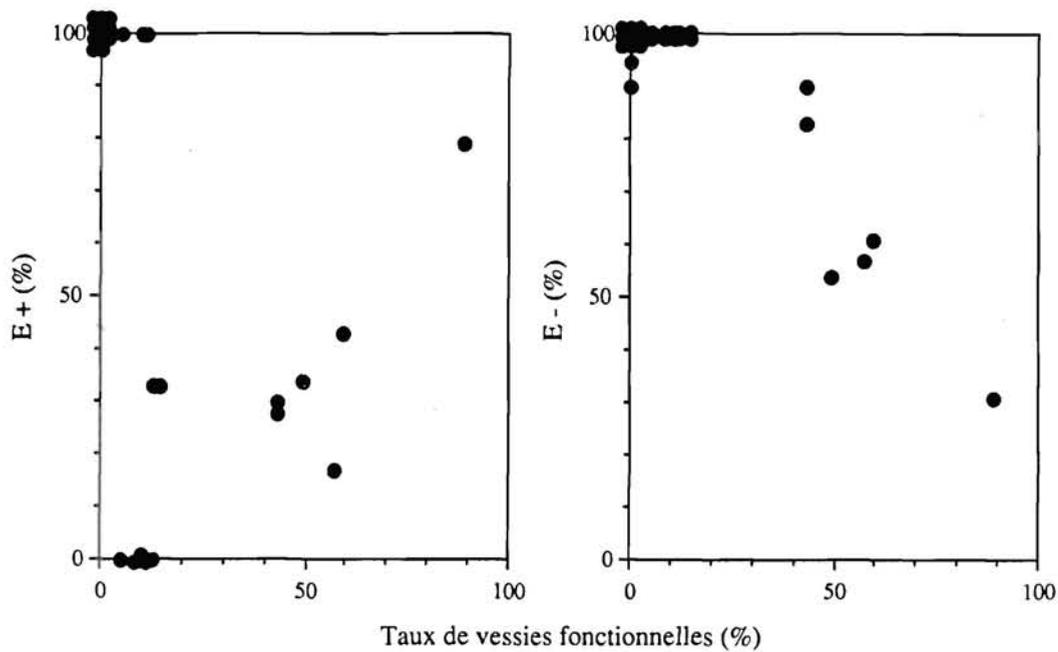


Figure 35. Variations du coefficient d'efficacité (E) d'une méthode destinée à séparer les poissons possédant (V+) ou non (V-) une vessie natatoire fonctionnelle, en fonction de la longueur moyenne des larves chez *Dicentrarchus labrax*. E+, pourcentage de V+ récupérés dans les poissons qui flottent; E-, pourcentage de V- récupérés dans les poissons qui coulent.

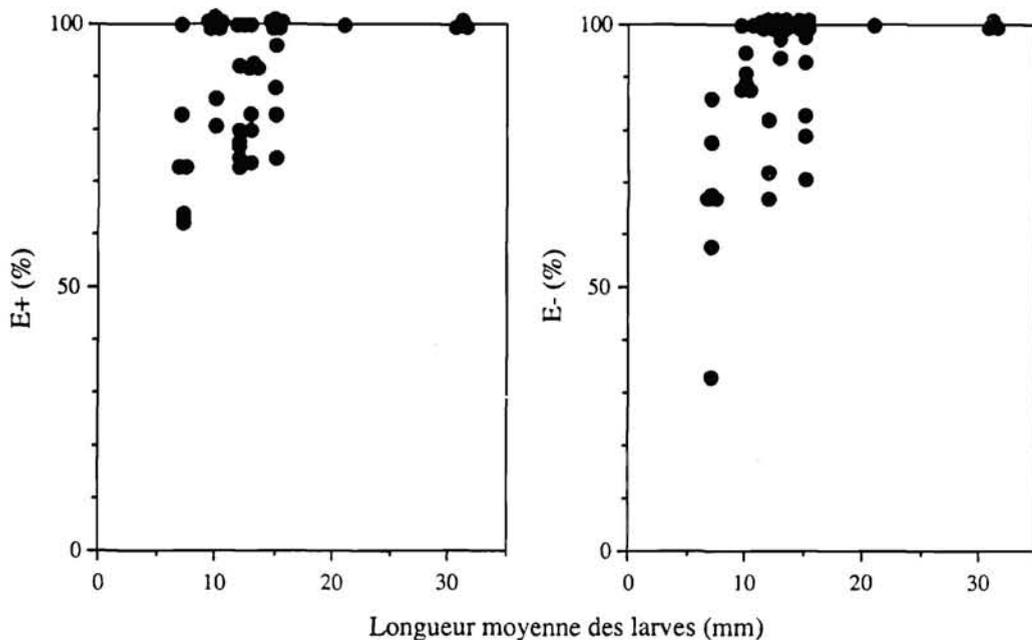


Figure 36. Variations du coefficient d'efficacité (E) d'une méthode destinée à séparer les poissons possédant (V+) ou non (V-) une vessie natatoire fonctionnelle, en fonction du pourcentage de V+ du lot trié chez *Sparus auratus*. E+, pourcentage de V+ récupérés dans les poissons qui flottent; E-, pourcentage de V- récupérés dans les poissons qui coulent.

15-20 mm, lorsque les processus de calcification seront suffisamment avancés (fig. 37); c'est à cette période que les éléments cartilagineux, composant le squelette de la larve, disparaissent progressivement pour être remplacés par des éléments osseux (MEUNIER et FRANCOIS, 1992).

5.1. Malformations des mâchoires et des opercules

5.1.1. Description

Malformations des mâchoires

L'absence ou la déformation, à des degrés divers, de la mâchoire inférieure et/ou supérieure peut être observée, en microscopie, dès la première semaine suivant l'éclosion. CALLECA-BARAHONA-FERNANDEZ (1978) décrit avec précision ces différents types d'anomalies chez le loup jusqu'à l'âge de 30 jours (fig. 38). Globalement, les mêmes déformations sont observées chez la daurade.

Chez la prélarve, la fréquence d'apparition de ces déformations peut atteindre 80% selon les élevages. La disparition progressive, par la suite, de la plupart de ces malformations démontre que ces pathologies sont, dans l'ensemble, létales pour les larves. Certaines anomalies se retrouvent néanmoins chez l'adulte, mais concerne généralement moins de 20% de la population; c'est le cas, par exemple, de la prognathie et du déplacement latéral de la mâchoire inférieure.

Malformations des opercules

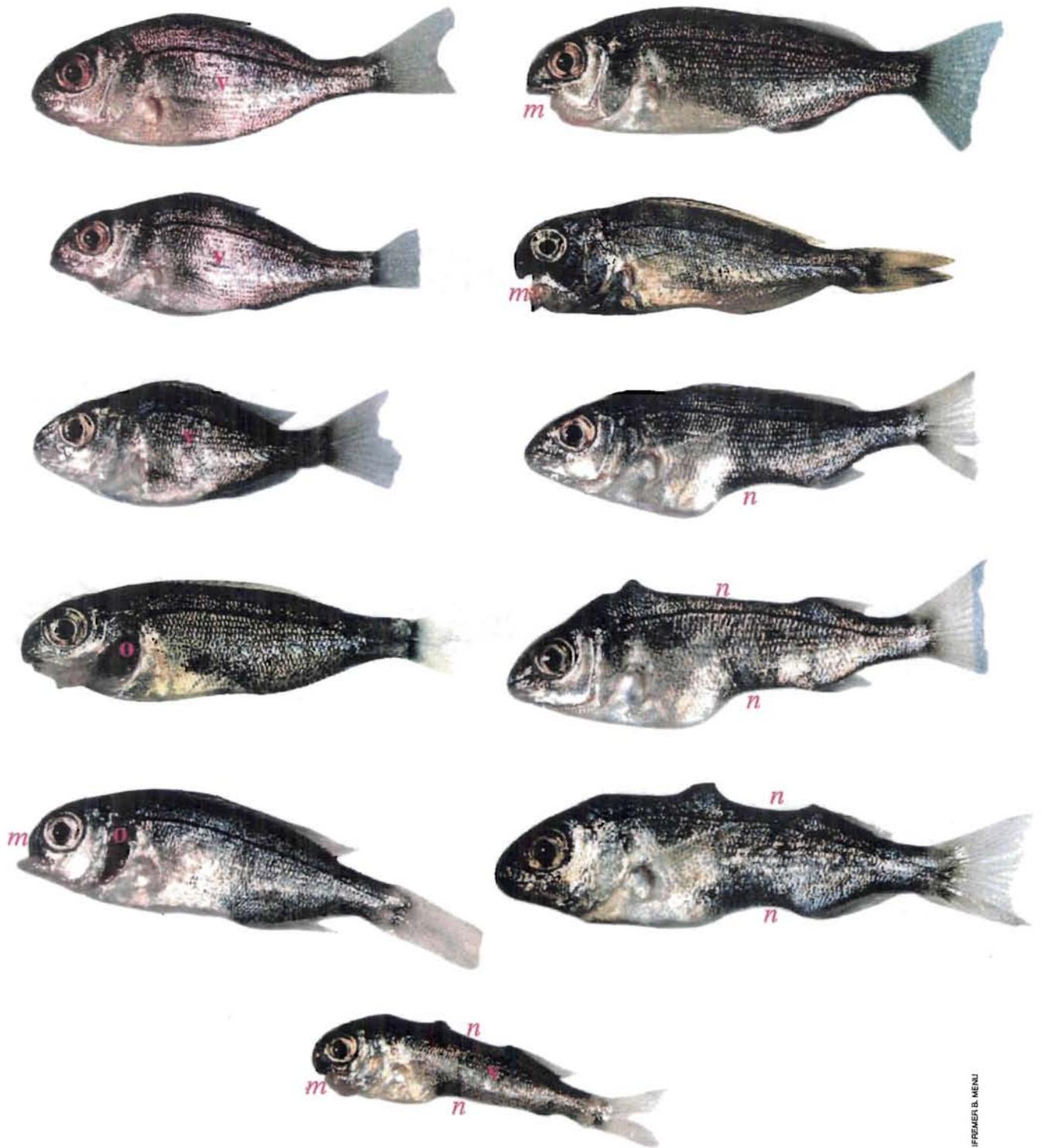
Les anomalies operculaires ne peuvent être observées, en microscopie, qu'à partir du 30ème-40ème jour (12-15 mm) (fig. 39). Elles affectent un opercule ou les deux, qui peuvent être totalement ou partiellement "retournés", soulevés ou non développés. Le soulèvement des opercules entraîne fréquemment le déplacement des arcs branchiaux et parfois même celui de la mâchoire inférieure (VALENTINE, 1973, 1975). Le développement de telles anomalies rend les animaux particulièrement sensibles au manque d'oxygène (CHATAIN, résultats non publiés, 1985). La fréquence d'apparition de l'anomalie operculaire est extrêmement variable, de 0 à 80% selon les élevages.

5.1.2. Conséquences

Les conséquences des anomalies des mâchoires et des opercules sur la croissance et la survie des juvéniles de loup ont été quantifiées pendant la phase de nurserie. Une population de loups âgés de 142 jours, d'un poids moyen de 1,5 g, est triée sous anesthésie pour constituer 5 lots caractérisés par la présence ou l'absence de malformations maxillaires ou operculaires. Le lot témoin S est constitué d'animaux ne présentant aucune malformation, le lot P est constitué d'animaux présentant uniquement des anomalies de la mâchoire (essentiellement prognathie), les lots O₁ et O₂ sont composés d'individus respectivement affectés de déformations au niveau d'un ou des deux opercules et le lot G regroupe, en proportions égales, des animaux normaux (GS), unidésoperculés (GO₁) et bidésoperculés (GO₂). La faible quantité d'animaux présentant une malformation de la mâchoire n'a pas permis leur intégration dans le lot G. Le lot initial de poissons ayant servi à composer les différents groupes présentait un taux exceptionnel de 78% d'anomalies operculaires et de 12% d'anomalies mandibulaires. Les individus affectés de plus d'une anomalie sont écartés au cours du tri et n'ont pas été utilisés dans l'expérience.

Les 5 lots, placés dans des bassins subcarrés (type Ewos) d'un volume utile de 1 m³, sont élevés pendant 70 jours selon la technique intensive (§ I.1.5). Ils sont nourris de granulés industriels (Aqualim), distribués manuellement 4 fois par jour. La ration journalière est de 5 à 6% de la biomasse. Le renouvellement de l'eau est de 1 m³ h⁻¹, en circuit ouvert. L'éclairage est naturel, la photophase de 15 à 16 heures (cycle de 24 h). L'éclairage, atténué par une toile ombrage, est au maximum de 3000 lux. La charge initiale en poissons est de 1 kg par m³, à l'exception du bassin P, chargé à 0,6 kg par m³, en raison du faible nombre de poissons présentant une déformation de la mâchoire.

La croissance est évaluée par une pesée réalisée tous les 15-20 jours, sous anesthésie. Pour les lots S, O₁, O₂ et P, elle est effectuée sur un échantillon de 30 poissons pris au hasard dans chaque bassin. Pour le lot G, tous les poissons sont examinés de façon à peser 30 individus pour chaque type d'anomalie; 90 poissons au total sont donc pesés pour ce lot.



IFREMER B. MENJ

Figure 37. Quelques anomalies squelettiques typiques observées chez les juvéniles de *Sparus auratus* âgés de 3 mois, au niveau de la colonne vertébrale (v), des opercules (o), de la mâchoire (m) et des nageoires (n).

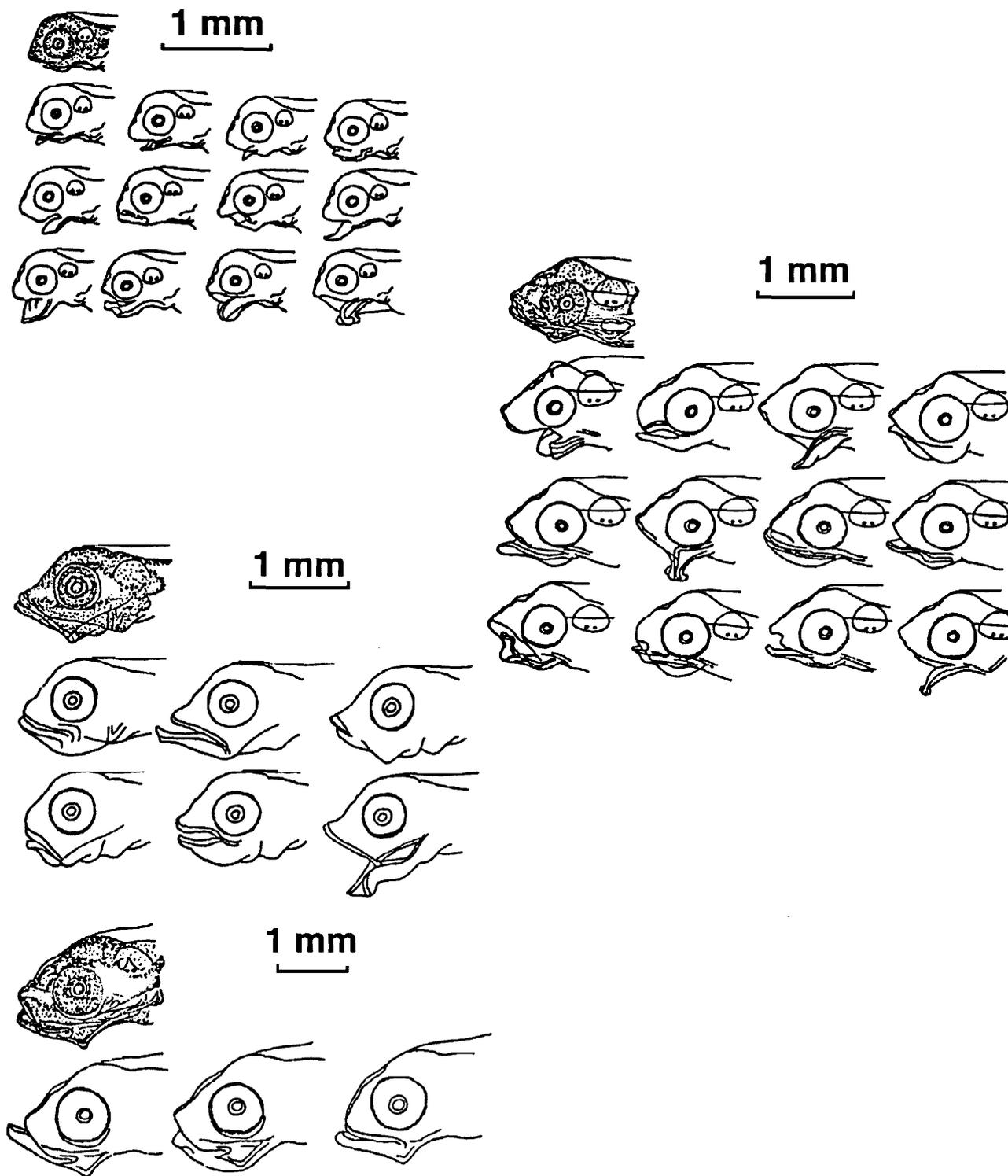
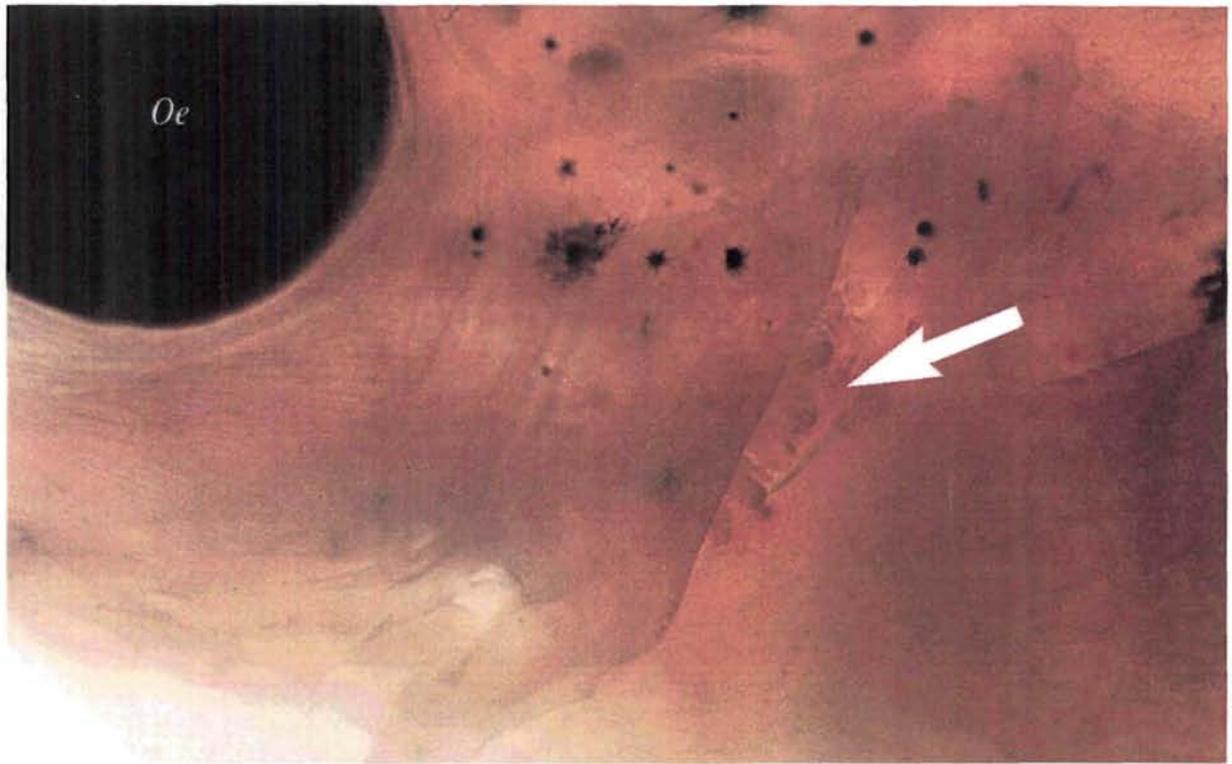
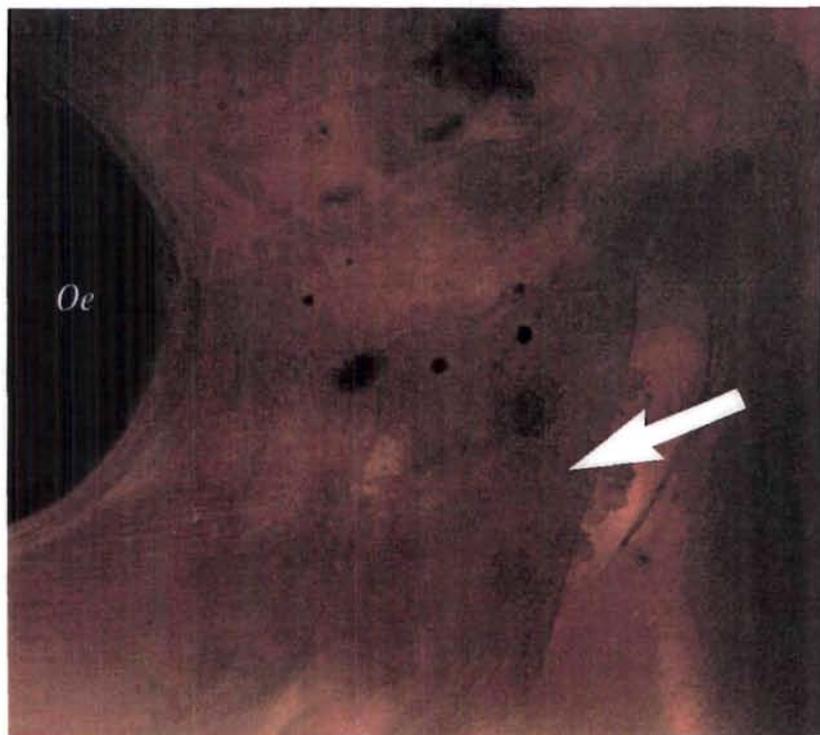


Figure 38. Principales anomalies du développement des mâchoires chez la larve et les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* (d'après BARAHONA-FERNANDES, 1982).



IFREMER B. MENU



IFREMER B. MENU

Figure 39. Anomalie du développement des opercules chez la larve de *Sparus auratus* âgée de 40 jours . Oe : œil.

La mortalité est évaluée par un dénombrement journalier des morts et un dénombrement des survivants en fin d'expérience. Dans le lot G, elle est calculée individuellement pour chacun des trois groupes qui le composent (GS, GO₁, GO₂). Les poissons morts à la suite du tri initial sont remplacés avant le début de l'expérience.

Mortalité consécutive au tri

Le tri initial des poissons, selon leur type de malformation, dure 15 jours. Il entraîne une mortalité importante, significativement différente pour chacun des lots : 22, 27, 35 et 35% respectivement pour les animaux sains, prognathes, uni- et bidésoperculés ($\chi^2_c = 64,00$; $P = 0,0001$; $ddl = 3$). Les animaux malformés sont globalement moins résistants que les animaux sains, les mortalités respectives étant de 34% contre 22% ($\chi^2_c = 52,54$; $P = 0,0001$; $ddl = 1$). Au sein des malformés, les prognathes sont plus résistants que les désoperculés ($\chi^2_c = 10,89$; $P = 0,001$; $ddl = 1$). La déformation d'un ou de deux opercules n'induit pas de mortalité différentielle ($\chi^2_c = 0,09$; $P = 0,7686$; $ddl = 1$).

Mortalité au cours de l'élevage

Les taux de mortalité observés en fin d'expérience (fig. 40) sont de 6, 4, 2 et 3% respectivement pour les lots S, P, O₁ et O₂. Ils sont de 9, 10 et 25% respectivement pour les sous-ensembles GS, GO₁ et GO₂ du lot G. L'analyse détaillée de ces 7 taux de mortalités confirme et affine les conclusions précédentes :

- les 7 taux de mortalité sont globalement différents ($\chi^2_c = 208,53$; $P = 0,0001$; $ddl = 6$). Ces différences sont uniquement dues au fait d'avoir regroupé des poissons affectés de déformations de type différents (S+P+O₁+O₂ versus GS+GO₁+GO₂ : $\chi^2_c = 10,68$; $P = 0,0011$; $ddl = 1$) plutôt qu'à la présence de ces déformations (S+GS versus P+O₁+O₂+GO₁+GO₂ : $\chi^2_c = 1,06$; $P = 0,3026$; $ddl = 1$)
- si l'on considère les lots S, P, O₁ et O₂, les mortalités sont globalement différentes ($\chi^2_c = 18,13$; $P = 0,0004$; $ddl = 3$). Cette différence ne provient pas de la caractéristique de la déformation (P versus O₁ versus O₂ : $\chi^2_c = 3,68$; $P = 0,1587$; $ddl = 2$) mais, cas particulier inexplicable de notre expérience, d'un taux de mortalité plus élevé chez les poissons sains que

chez les poissons tarés (S versus P+O₁+O₂ : $\chi^2_c = 15,22$; $P = 0,0001$; $ddl = 1$)

- à l'inverse, dans le lot G, les taux de mortalité des sous-ensembles GS, GO₁ et GO₂ sont globalement différents (GS versus GO₁ versus GO₂ : $\chi^2_c = 28,37$; $P = 0,0001$; $ddl = 2$) à cause de l'existence des malformations (GS versus GO₁+GO₂ : $\chi^2_c = 9,29$; $P = 0,0023$; $ddl = 1$) et les animaux bidésoperculés sont plus affectés que les animaux unidésoperculés (GO₁ versus GO₂ : $\chi^2_c = 16,83$; $P = 0,0001$; $ddl = 1$)

Il semblerait donc que les malformations qui affectent les opercules et la mâchoire du juvénile de loup, le rende moins résistant au stress des manipulations et aux conditions d'élevage en général. La mortalité peut cependant être limitée si les poissons sont séparés selon leur type de déformation. Dans ce cas, les trois types de tare induisent seulement 2 à 3% de mortalité. Dans le cas où ils sont groupés, ce sont les animaux dont les deux opercules sont déformés qui sont les plus fragiles et qui subissent une mortalité deux fois et demi plus élevée (25%) que celle des poissons sains ou unidésoperculés ($\approx 10\%$).

Croissance

En 70 jours d'élevage, le poids moyen des poissons augmente d'une valeur initiale de 1,5 g à des valeurs comprises entre 5 et 15 g selon les lots (fig. 41). Les vitesses de croissance diffèrent chez des poissons affectés de malformation différentes. Les différences de croissance, aux diverses périodes de l'expérience, sont testées dans une série d'analyses de variance à un facteur fixe, la malformation (tableau 27).

En début d'expérience, alors que les poissons sont âgés de 142 jours, les différents lots séparés présentent tous un poids moyen identique. Au cours des deux premières semaines (âge 161 jours), les lots de poissons sains et de poissons bidésoperculés s'individualisent, le premier grossissant plus vite et le second moins vite. Après 50 jours d'expérience (âge 193 jours), les vitesses de croissance de tous les lots diffèrent. En fin d'expérience (âge 212 jours), ces différences se confirment et s'accroissent : les poissons bidésoperculés (5 g) ont un retard de croissance de 63% par rapport aux

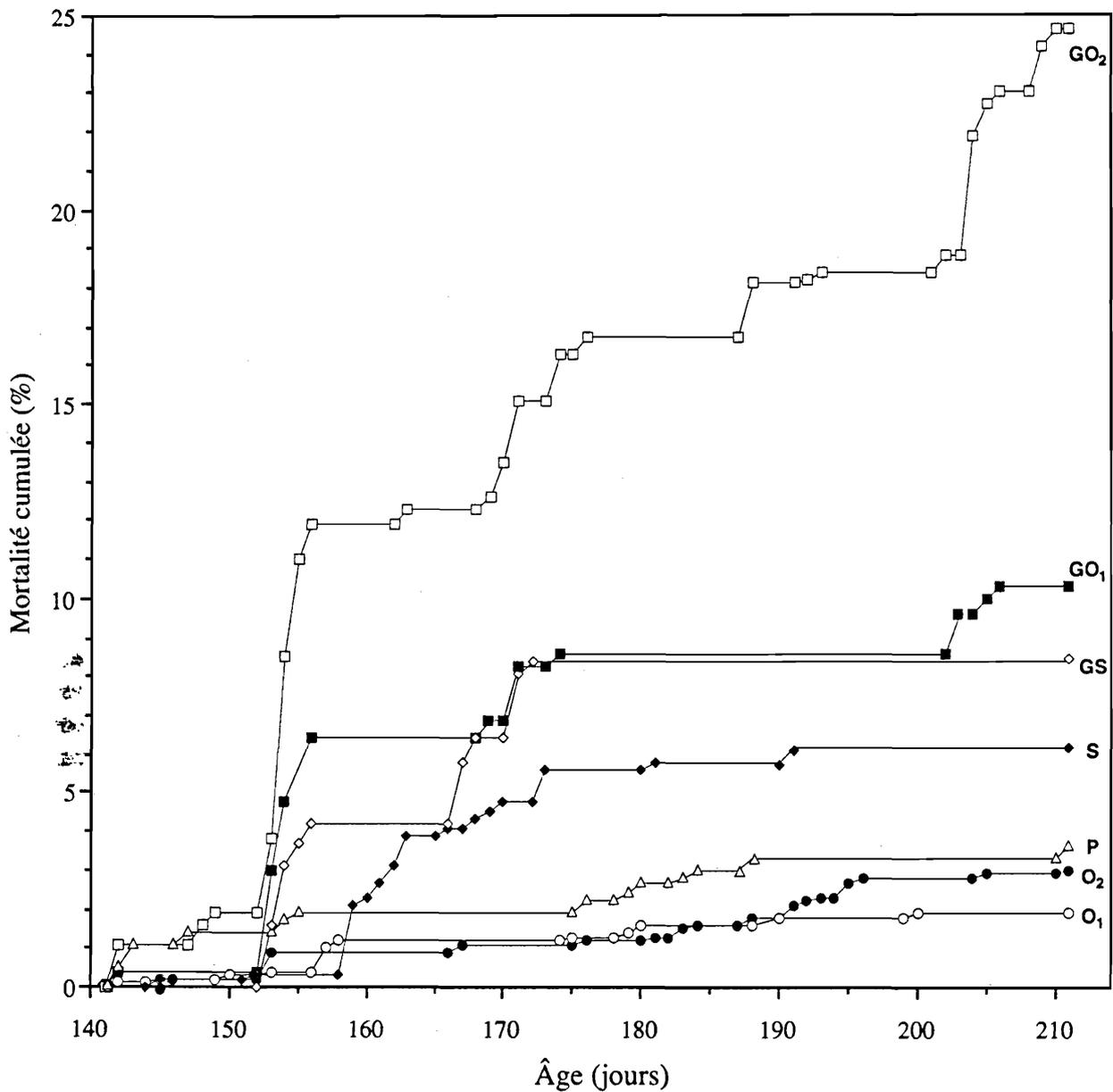


Figure 40. Mortalité journalière cumulée de juvéniles normaux de *Dicentrarchus labrax* et de juvéniles affectés de déformations des mâchoires et des opercules. Les poissons sont élevés soit séparément selon leur type de malformation, soit regroupés (G) dans un même bassin. Déformations mandibulaires (P, Δ), déformation d'un (O_1 , \circ) ou de deux opercules (O_2 , \bullet), juvéniles sains (S, \blacklozenge), juvéniles groupés sains (GS, \diamond), juvéniles groupés operculés 1 (GO_1 , \blacksquare), juvéniles groupés operculés 2 (GO_2 , \square).

poissons sains (15 g). Ce retard est de 41% pour les unidésoperculés (9 g) et de 21% pour les prognathes (12 g).

Dans le lot G, regroupant tous les types de malformations, les poids moyens des différents groupes sont également

identiques en début d'expérience. Comme pour les lots élevés séparément, il faudra deux semaines pour que des différences apparaissent : les poissons sains sont plus gros que les poissons uni ou bidésoperculés, d'un poids moyen identique. Ce n'est qu'après 50 jours d'expérience que les désoperculés

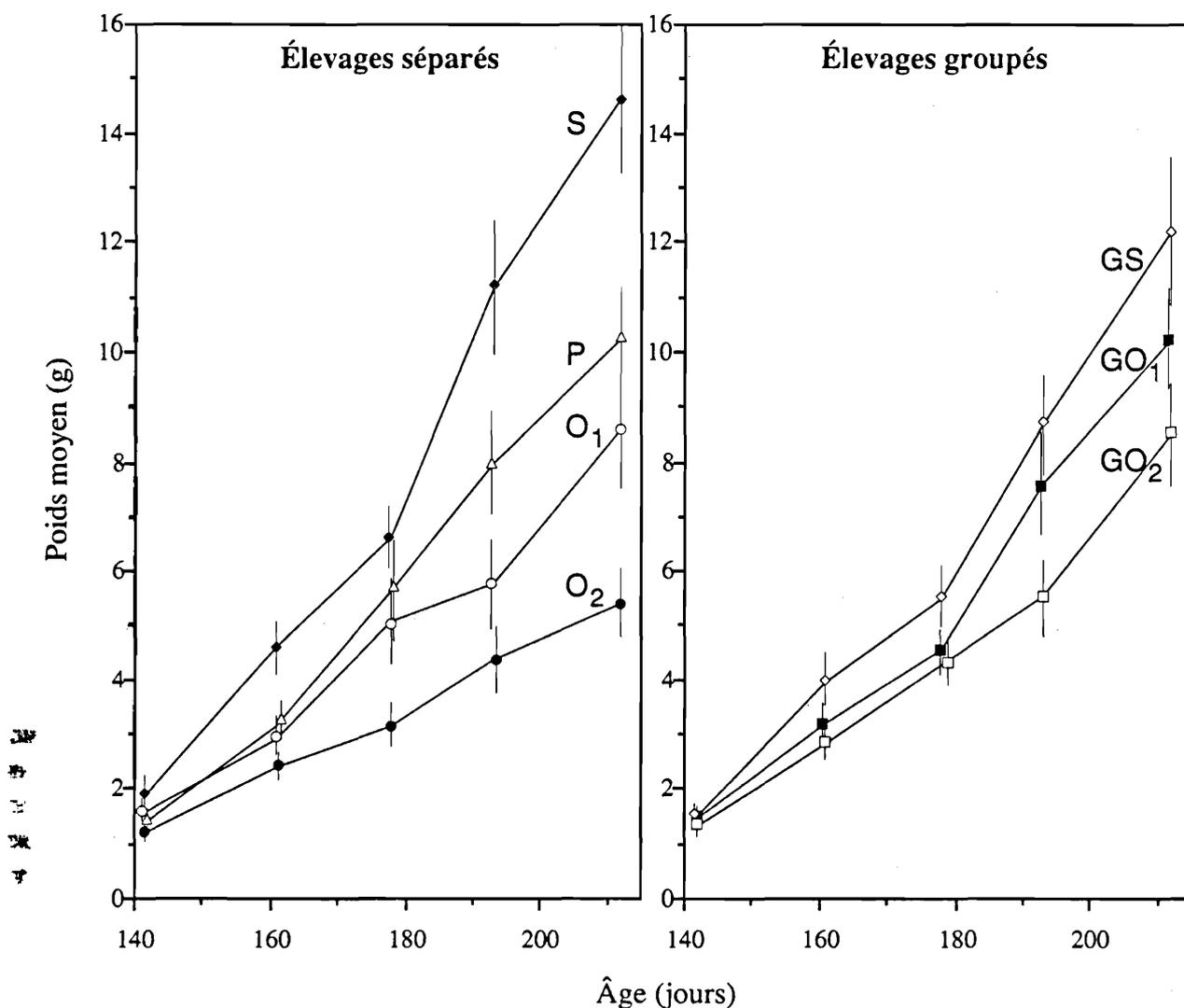


Figure 41. Croissance pondérale de juvéniles normaux de *Dicentrarchus labrax* et de juvéniles affectés de déformations mandibulaires et operculaires. Les poissons sont élevés soit séparément selon leur type de malformation, soit regroupés (G) dans un même bassin. Déformations mandibulaires (P, Δ), déformation d'un (O_1 , \circ) ou de deux opercules (O_2 , \bullet), juvéniles sains (S, \diamond), juvéniles groupés sains (GS, \diamond), juvéniles groupés operculés 1 (GO_1 , \blacksquare), juvéniles groupés operculés 2 (GO_2 , \square).

se diviseront également en deux groupes, les bidésoperculés étant les plus défavorisés. En fin d'expérience, ces différences se sont encore accentuées : les bidésoperculés (9 g) ont un retard de croissance de 30% par rapport aux animaux sains (12 g) et les unidésoperculés (10 g) un retard de 16%.

Les taux de conversion (poids de nourriture consommée/biomasse humide produite), calculés sur l'ensemble de l'expérience, démontrent que les grandes

différences de croissance observés entre les poissons sains et désoperculés peuvent s'expliquer par un rendement différent : ils sont respectivement de 1,8 pour les poissons sains et compris entre 2,5 et 3 pour les poissons désoperculés. Les prognathes, quant à eux, qui ont une croissance proche de celle des poissons non déformés, ont un rendement équivalent avec un taux de conversion de 1,6. Cette baisse de rendement chez les poissons désoperculés provient sans doute de difficultés d'oxygénation dues soit à la

Tableau 27. Analyses de variance effectuées sur le poids moyen de juvéniles de *Dicentrarchus labrax*, affectés de déformations de la mâchoire (P), de déformation d'un (O_1) ou de deux opercules (O_2) et de juvéniles sains (S). Modèle à un facteur fixe : la malformation. Les moyennes, classées par ordre décroissant, sont comparées à l'aide du test de NEWMANN-KEULS. ddl : degrés de liberté; P : probabilité; — : groupes homogènes. Les poissons sont élevés soit séparément selon leur type de malformation, soit regroupés dans un même bassin.

Age (jours)	Élevages séparés				Élevages groupés			
	ddl k_1 k_2	F	P	Groupes homogènes	ddl k_1 k_2	F	P	Groupes homogènes
142	3 116	9,11	0,0001	<u>S O1 P O2</u>	2 87	1,44	0,1929	-
161	3 116	22,57	0,0001	<u>S P O1 O2</u>	2 87	8,24	0,0005	<u>S O1 O2</u>
178	3 116	24,28	0,0001	<u>S P O1 O2</u>	2 87	6,86	0,0026	<u>S O1 O2</u>
193	3 116	39,35	0,0001	<u>S P O1 O2</u>	2 87	16,70	0,0001	<u>S O1 O2</u>
212	3 116	54,96	0,0001	<u>S P O1 O2</u>	2 87	13,77	0,0001	<u>S O1 O2</u>

fragilisation d'une branchie non protégée, soit à la non fonctionnalité partielle de cette branchie provoquée par l'écrasement ou le retournement de l'opercule.

L'ensemble de ces résultats montrent donc que les malformations operculaires sont plus graves que les malformations de la mâchoire, en ce sens qu'elles affectent davantage la croissance et la survie des poissons. Ils démontrent également que les différences de croissance ne sont pas dues à la compétition entre animaux sains et malformés mais sont bien liées au type de déformation. A l'inverse, les différences de mortalité proviennent d'une compétition entre poissons sains et poissons tarés. Les juvéniles présentant une malformation des deux opercules font preuve d'une résistance particulièrement affaiblie.

5.1.3. Origine

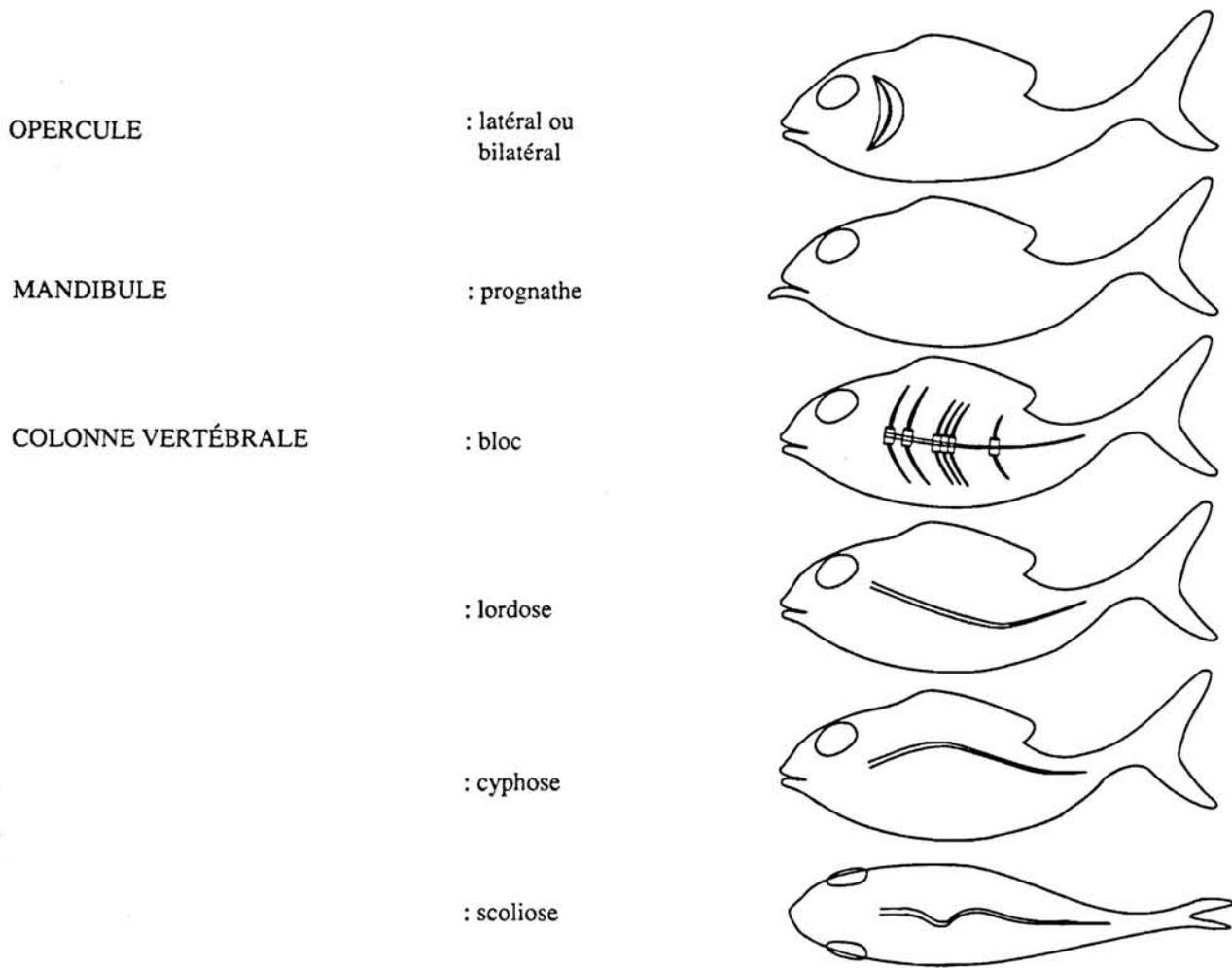
L'origine de ces déformations demeure incertaine et aucune solution n'a encore été apportée à ce problème chez le loup et chez la daurade. CALLECA-BARAHONA-FERNANDEZ (1978) suggère, pour *Dicentrarchus labrax*, une origine nutritionnelle : l'apparition des déformations operculaires impliquerait la teneur en acides gras essentiels et en vitamines de l'aliment larvaire. Cette hypothèse, notamment en ce qui concerne le rôle éventuel des vitamines, semble assez vraisemblable lorsque l'on sait, par exemple, que la vitamine C intervient dans les processus de l'ostéogénèse. Une carence

en vitamine C peut provoquer, chez le tilapia, une réduction de la taille des opercules (SOLIMAN *et al.*, 1986). Une discussion plus large de ce problème, intégrant l'ensemble des anomalies squelettiques, sera abordée à la fin de ce chapitre.

5.2. Malformations de la colonne vertébrale

Les malformations de la colonne vertébrale, observées dans les élevages de loup et de daurade, sont de 4 types (fig. 42) : scoliose (déformation transversale), cyphose (déviation à convexité dorsale), blocs (fusion de plusieurs corps vertébraux) et lordose (déviation à concavité dorsale). La fréquence d'apparition des blocs, des scolioses ou des cyphoses est occasionnelle (quelques %) et ces déformations ne seront pas abordées ici. La lordose, par contre, représente sans conteste l'un des problèmes les plus graves rencontrés dans la pratique des élevages larvaires de poissons. Son apparition quasi systématique a justifié un effort de recherche particulièrement prononcé au cours de ces dernières années.

Jusqu'à l'âge de 80 jours environ (0,5 g), l'observation du squelette peut s'effectuer directement au microscope, par transparence. Passé ce stade, la radiographie aux rayons X devient obligatoire, car la pigmentation empêche l'observation par transparence. Chez les loups et les daurades de 0,3 g (environ 20 mm), la calcification n'est cependant pas suffisamment avancée pour être visible en



L'ÉVALUATION QUALITATIVE

Figure 42. Principales déformations de la colonne vertébrale affectant les juvéniles de *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*.

radiographie RX classique et seul l'otolithe peut être repéré. De ce fait il est nécessaire d'avoir recours à la radiographie aux rayons X de faible énergie pour les jeunes stades larvaires, car la pénétration de ce type de rayons est moins importante (§ III.1.4.1.2).

La lordose est une malformation vertébrale caractérisée par une courbure de la colonne dans le plan sagittal, qui lui confère l'aspect d'un V plus ou moins ouvert (déformation à concavité dorsale). Deux types de lordoses peuvent être distinguées, selon que la malformation est associée ou non à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle. Le degré de déformation peut être exprimé par l'angle supplémentaire β compris entre la droite joignant la première vertèbre au point

de courbure et celle allant du point de courbure à la dernière vertèbre (fig. 43). Dans les paragraphes qui vont suivre, les vertèbres impliquées dans la courbure de la lordose sont numérotées à partir de la queue du poisson car les vertèbres au niveau de la tête sont difficiles à repérer précisément sur une radiographie.



Figure 43. Mesure de l'angle β de déformation lordotique.

5.2.1. Lordose associée à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle

La quasi totalité des larves de loup et de daurade d'élevage ne possédant pas de vessie natatoire fonctionnelle développent une lordose au stade juvénile. Une telle corrélation a déjà été décrite chez la daurade japonaise, *Chrysophrys major* (KITAJIMA *et al.*, 1977, 1981; KITAJIMA, 1978; ISEDA *et al.*, 1979; CHATAIN, 1982). L'hypothèse avancée par ces auteurs pour expliquer le phénomène est la suivante : le juvénile dont la vessie natatoire ne s'est pas expansée présente une flottabilité négative et éprouve, de ce fait, des difficultés à rester en surface ou en pleine eau. Il en résulte un comportement natatoire aberrant : l'animal adopte une nage oblique, nerveuse et saccadée, qui déformerait progressivement le squelette axial. Ces auteurs constatent également que la lordose ainsi induite peut être, dans certains cas, corrigée partiellement ou totalement, à la suite d'une inflation tardive de la vessie (KITAJIMA *et al.*, 1977; CHATAIN, 1982).

L'hypothèse d'une origine mécanique de la lordose, induite par un comportement natatoire anormal, est testée chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*. De même, les possibilités d'inflation tardive de la vessie natatoire et son effet correcteur sur les lordoses ont été étudiés.

Les alevins utilisés dans cette étude proviennent d'élevages réalisés selon les modalités de la technique intensive pour le loup (§ I.5.1) et semi-intensive pour la daurade (§ I.5.2). En début d'expérience, 20 000 alevins de chaque espèce, d'un poids moyen de 0,07 g, sont triés sous anesthésie selon la technique décrite précédemment (§ III.3.4.3.2). Pour chaque espèce, ce tri permet de séparer les individus en deux groupes, selon qu'ils possèdent ou non une vessie fonctionnelle. Chacun de ces groupes est ensuite divisé en deux lots, qui sont soumis à des conditions hydrodynamiques différentes. Le premier lot est placé dans un milieu calme où les mouvements de l'eau, limités (vitesse < 0,5 cm s⁻¹) grâce à une arrivée d'eau par le fond du bassin, permettent aux animaux d'avoir une activité natatoire très réduite. Le second lot est placé en condition de nage forcée, par l'existence d'un important courant circulaire (vitesse > 20 cm s⁻¹) créé par une arrivée d'eau en surface, tangentielle à la paroi du bassin.

Les 8 lots ainsi constitués (2 espèces x 2 états de la vessie natatoire x 2 conditions hydrodynamiques) sont nourris d'un granulé industriel complet (Aqualim). Ils sont maintenus dans une eau à 20°C et 36-38‰, pendant deux mois, jusqu'à ce que les alevins atteignent un poids moyen de 4 g environ. Le débit d'eau est ajusté régulièrement de façon à maintenir le niveau d'oxygène dissous à un minimum de 5 ppm. Des échantillons de 30 à 50 individus sont prélevés régulièrement dans chaque lot, pesés et radiographiés aux rayons X de faible énergie. L'examen de la radiographie permet de vérifier la présence ou l'absence de vessie fonctionnelle, de détecter les lordoses et de mesurer leur degré de déformation.

Quelles que soient les conditions hydrodynamiques, les individus des deux espèces, issus des lots présentant initialement une vessie natatoire fonctionnelle, n'ont jamais développé de lordose pendant les deux mois d'expérience, c'est à dire dans la gamme de poids allant de 0,07 à 4 g. A l'inverse, les lots formés de poissons ne possédant pas de vessie fonctionnelle au départ présentent toujours des lordoses. Les premières déformations apparaissent, pour les deux espèces, chez des animaux pesant approximativement 0,08 g. La fréquence d'apparition de ces déformations varie cependant suivant les conditions hydrodynamiques dans lesquelles sont placés les animaux (fig. 44). En condition de nage forcée, 90% des loups et des daurades sont atteints de lordose dès le poids de 2 g. Ce taux n'atteint que 20 à 30%, en fin d'expérience, pour les animaux élevés en milieu calme.

La courbure des lordoses dépend également des conditions hydrodynamiques (fig. 44). En milieu calme, la valeur maximale des angles de lordoses, pour des animaux pesant entre 3 et 4 g, atteint 20° chez le loup et 30° chez la daurade. Il atteint respectivement 60 et 70° en conditions de nage forcée. On remarque également que la courbure s'amplifie au fur et à mesure que l'animal grandit. L'affaissement de la colonne est cependant plus rapide chez la daurade : des angles de plus de 30° s'observent avant le poids moyen de 1 g, alors que ces valeurs élevées ne s'observent qu'au-delà de 2 g chez le loup.

L'examen de la colonne ne révèle aucune anomalie pathologique apparente autre que la courbure. Cette dernière affecte généralement de 2 à 6 corps vertébraux, qui se

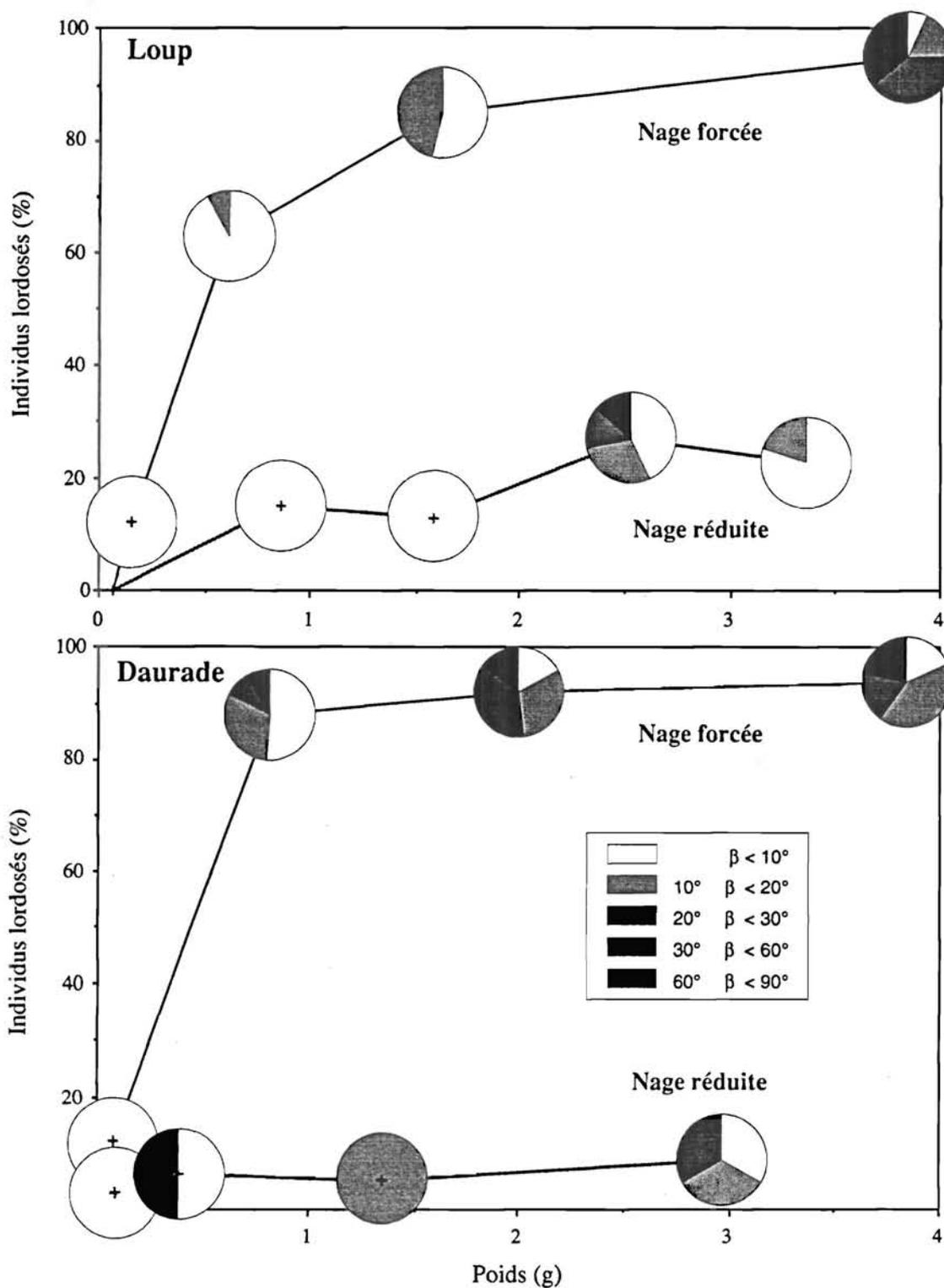


Figure 44. Évolution du pourcentage d'individus lordosés et de la distribution des angles de lordose en fonction du poids chez des juvéniles de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* placés en conditions de nage réduite et forcée.

distinguent souvent des autres par une calcification plus importante (fig. 45). La distribution de fréquence des vertèbres impliquées dans la courbure est approximativement normale, avec un mode situé à la vertèbre 15 pour les deux espèces (fig. 46). Chez le loup, comme chez la daurade, plus de 50% des lordoses sont localisées sur les vertèbres 13 à 16 et moins de 5% juste derrière la tête ou en avant de la queue.

L'hypothèse d'une origine essentiellement mécanique de la lordose semble confortée par les résultats qui viennent d'être présentés. La colonne vertébrale s'affaisse dans la zone la plus sollicitée par la pression musculaire, en particulier au cours de la nage active. Les fréquences de déformation les plus élevées coïncident en effet avec la région de la première épine hémale (vertèbres 14-15) où se situe la bifurcation de la vessie rénale et où les côtes sont réduites. Cette région pourrait ainsi représenter une zone de plus grande fragilité (A. ABOUSSOUAN, comm. pers., 1982). Un argument supplémentaire réside dans le fait qu'à poids équivalent, les lordoses sont plus marquées chez la daurade, dont la masse musculaire est plus ramassée que celle du loup et dont la nage est plus nerveuse. De plus, en milieu calme, les loups se posent fréquemment sur le fond des bassins, à l'inverse des daurades.

Parmi les 4 lots composés d'individus dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle, seul celui des daurades placées en condition de nage forcée a pu être conservé 15 mois supplémentaires pour étudier la possibilité d'une inflation tardive, dite secondaire (CHATAIN, 1982). Les premières inflations secondaires, concernant 3% des animaux, sont observées chez des animaux pesant 7 g environ (fig. 47). Le phénomène se poursuit régulièrement et atteint 13% à 23 g, 47% à 45 g et finalement 100% à 54 g. Malheureusement, à l'inverse de ce qui avait été signalé chez la daurade japonaise, *Chrysophrys major*, l'inflation tardive ne permet pas de corriger les lordoses (fig. 45c). En effet, le taux de malformation reste égal à 100% tout au long de l'expérience et les angles continuent de s'accroître avec la croissance de l'animal, atteignant jusqu'à 120° au poids de 150 g (fig. 47). Cette impossibilité est peut-être liée au fait que l'inflation secondaire se produit très tardivement, chez des daurades d'un poids compris entre 7 et 54 g, contrairement à la

daurade japonaise où le phénomène s'observe chez des animaux d'un poids compris entre 1 et 8 g (CHATAIN, 1982). La calcification du squelette pourrait être trop avancée pour autoriser des corrections de lordoses bien installées.

Les mécanismes impliqués dans l'inflation tardive demeurent obscurs et diffèrent sans doute de ceux responsables de l'inflation primaire. Chez *Sparus auratus*, cette première inflation, limitée dans le temps, ne peut s'effectuer que pour des animaux d'une taille comprise entre 4 et 5 mm (§ III.1.4.1) et nécessite l'ingestion d'air en surface (§ III.1.4.3.1). Passé ce stade, la vessie non expansée conserve son aspect primitif et cesse d'évoluer, sa longueur n'excédant guère plus de 3 à 5% de la longueur totale de l'alevin. Les études histologiques réalisées chez *Sparus auratus* et *Dicentrarchus labrax* (WEPPE et BONAMI, 1983; GIAVENNI et DOIMI, 1983) ou chez l'espèce proche *Chrysophrys major* (YAMASHITA, 1966; TAKASHIMA *et al.*, 1980) soulignent l'état dégénératif des vessies non expansées et notamment la disparition, dès la fin de la période d'inflation primaire, du canal pneumatique reliant la vessie natatoire au tube digestif. Les mécanismes qui gouvernent l'inflation secondaire, ne pouvant faire appel à une simple prise d'air en surface, sont donc nécessairement plus complexes et doivent faire intervenir une sécrétion de gaz.

5.2.2. Lordose non associée à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle

A l'inverse des lordoses provoquées par l'absence de vessie natatoire fonctionnelle, qui affectent indifféremment loup et daurade, les autres lordoses ont la particularité de n'être observées que chez le loup. Elles présentent également des caractéristiques et une évolution différentes, qui sont décrites ici. Quelques tentatives sont effectuées pour en déceler l'origine. L'étude est réalisée sur les radiographies de 101 lots provenant de 13 écloséries différentes (françaises et grecques) et composés chacun d'une cinquantaine de loups dont le poids moyen est fourni par l'éleveur.

Les premières anomalies sont repérées vers l'âge de 70 jours, chez des animaux d'un poids moyen de 0,3 g. Dans la gamme de taille des lots examinés (0,3 à 5 g), les taux de lordose varient de 1 à 100%. Aucune tendance nette ne se

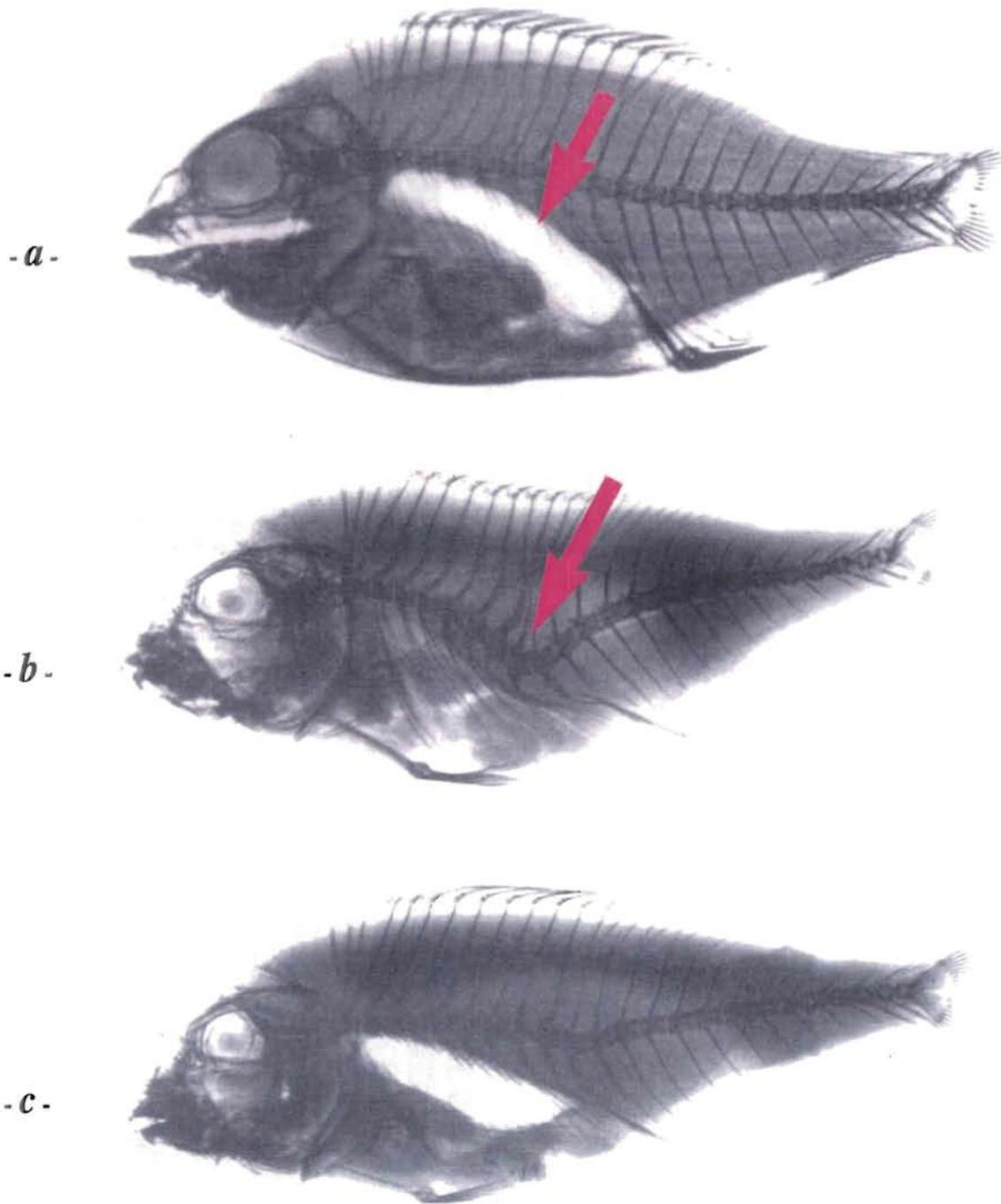


Figure 45. Radiographies aux rayons X de faible énergie de juvéniles de *Sparus auratus*. (a) Poisson non lordosé; la flèche indique la vessie natatoire fonctionnelle. (b) Poisson sans vessie fonctionnelle présentant une lordose; la flèche indique des vertèbres hypercalcifiées. (c) Poisson lordosé avec vessie fonctionnelle résultant d'une inflation secondaire.

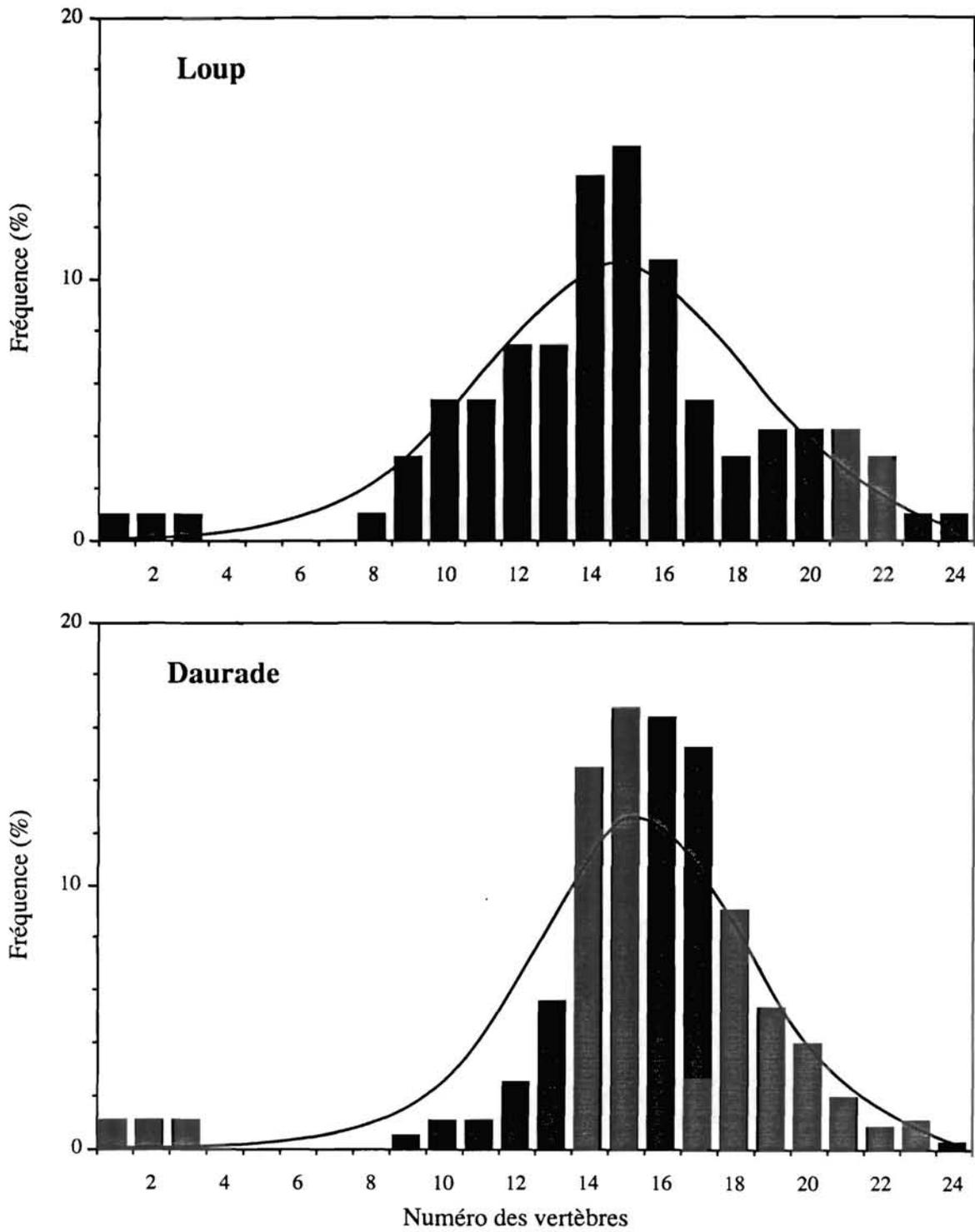


Figure 46. Distribution de fréquence des vertèbres affectées par la lordose chez des juvéniles de loup, *Dicentrarchus labrax* et de daurade, *Sparus auratus*, dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle. Les courbes représentent les distributions normales théoriques. Les vertèbres sont numérotées à partir de la queue du poisson.

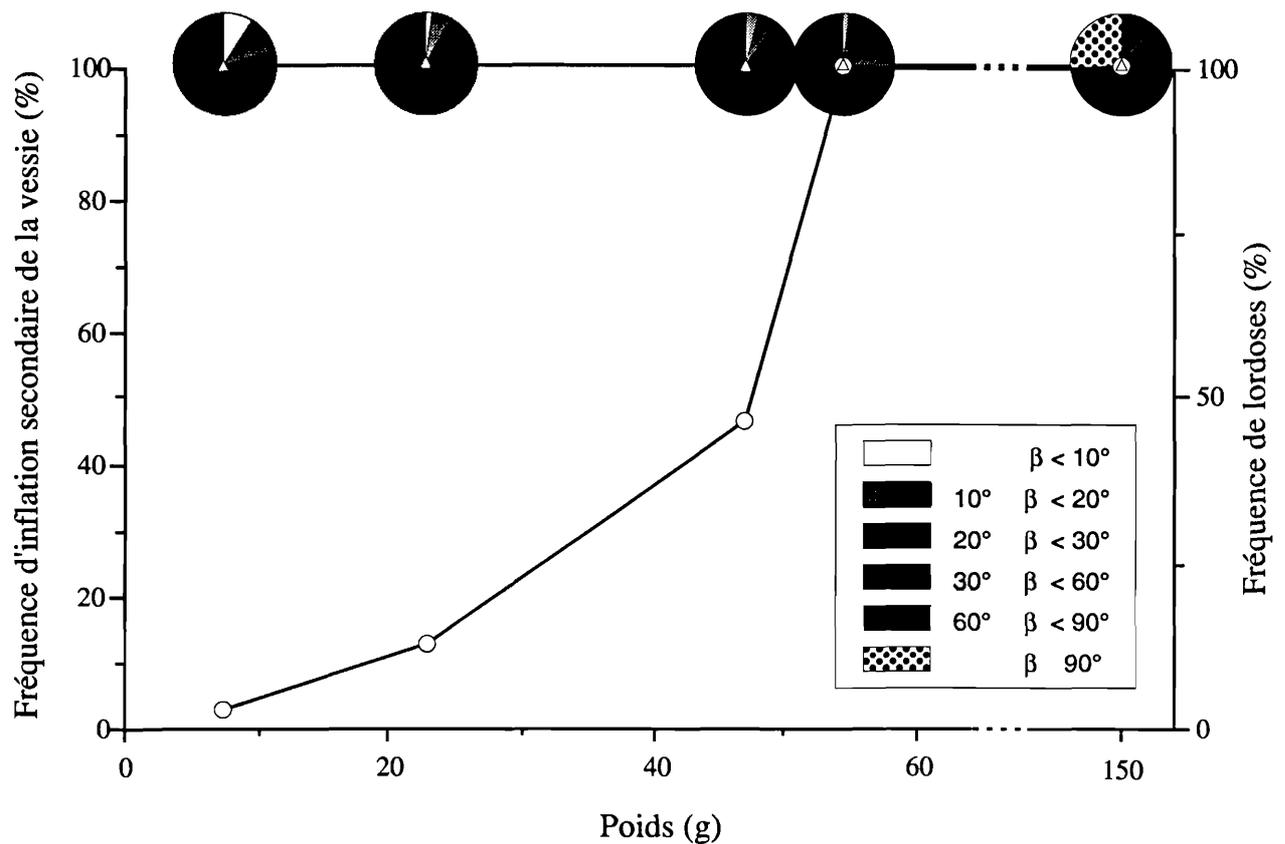


Figure 47. Taux d'inflation secondaire de la vessie natatoire (\circ), pourcentage d'individus lordosés (\triangle) et distribution des angles de lordose en fonction du poids chez des juvéniles de *Sparus auratus* soumis à des conditions de nage forcée.

dessine pour la fréquence d'apparition de ces taux, comprise entre 8 et 15% (fig. 48). Les lots fortement lordosés (taux >80%) sont néanmoins un peu moins fréquents (3%).

La lordose affecte de 2 à 6 corps vertébraux, tous situés entre la 5ème et la 16ème vertèbre. Ces vertèbres sont affaissées et le plus souvent condensées. Dans 80% des cas, ce sont les vertèbres 7 à 11 qui sont déformées, le mode se situant à la vertèbre n°9, comptée à partir de la queue (fig. 49). Moins de 5% des déformations sont situées juste en arrière de la tête ou dans la partie caudale.

L'angle de déformation varie de 2 à 90° : dans 51% des cas examinés, il est inférieur à 5° et dans 93% des cas, inférieur à 30° (fig. 49). De telles déformations ne sont donc visibles que sur radiographie, car la déformation doit être supérieure à 40° pour être perçue lors d'un examen externe du poisson. En éclosion et pour des alevins de moins de 5 g, l'ampleur du

problème provient donc davantage du fait qu'il concerne la majorité des cheptels produits en conditions intensives que de la gravité de la déformation elle-même.

Impact sur la croissance

L'impact de l'anomalie sur la croissance des juvéniles a pu être estimée sommairement, à partir de l'étude d'un des 101 lots examinés. Ce lot a fait l'objet d'un tri pondéral juste avant la radiographie. Le poids moyen des alevins de cette population était de 0,6 g environ. Quatre lots ont été isolés à partir de ce tri, leur poids moyen déterminé et un échantillon d'une cinquantaine d'individus ont été radiographiés pour chaque lot. Les poids moyens déterminés sont de 1,15 g (lot T), 0,56 g (lot M), 0,41 g (lot Q1) et 0,40 g (lot Q2). Les pourcentages de déformations affectant le lot initial (I) et les différents lots isolés par le tri sont différents ($\chi^2_c = 48,03$; $P = 0,0001$; $ddl = 4$) et respectivement de 53, 20, 62, 52 et 62% pour les lots I, T, M, Q1 et Q2. Seul le lot de tête (T)

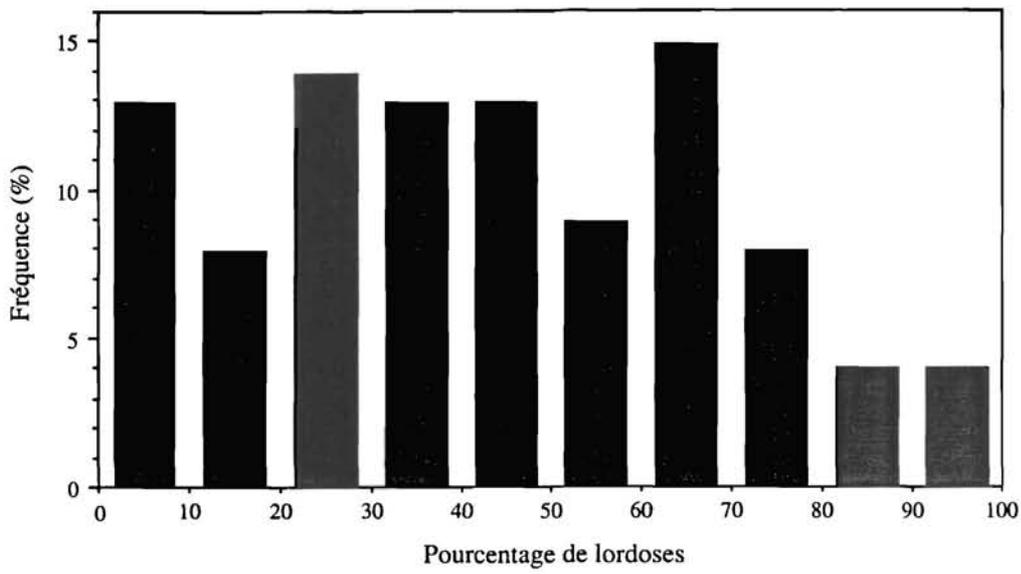


Figure 48. Fréquence et intensité des taux de lordoses dans 101 lots de juvéniles de *Dicentrarchus labrax* élevés en conditions intensives dans 13 écloseries différentes.

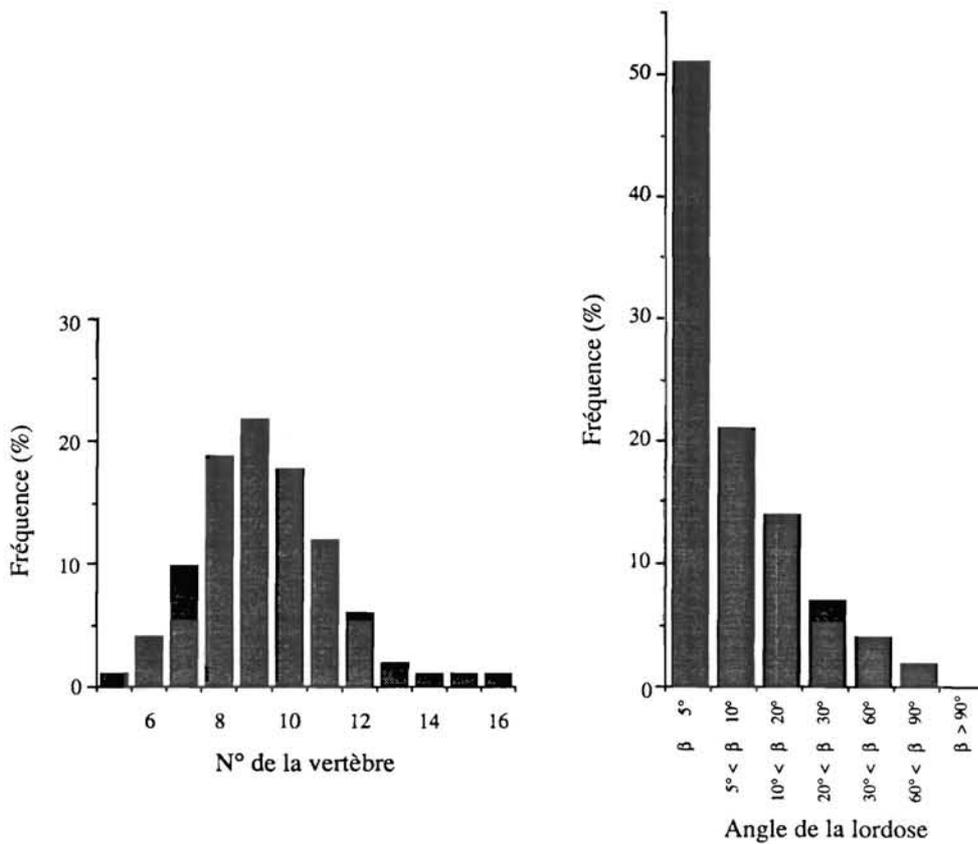


Figure 49. Distribution de fréquence des vertèbres affectées par la lordose et angle des lordoses chez des juvéniles de *Dicentrarchus labrax* pourvus de vessie natatoire fonctionnelle.

présente un taux de déformations significativement différent et inférieur des autres lots ($\chi^2_c = 44,87$; $P = 0,0001$; $ddl = 1$). L'anomalie vertébrale affecte donc la croissance des poissons. Dans le cas spécifique de cette étude, le lot de tête, en moyenne deux fois plus gros que le reste du cheptel, a présenté trois fois moins d'alevins lordosés.

Évolution du taux et du degré de déformation

L'évolution du taux de malformation et du degré de courbure a pu être examiné sur un lot au cours de sa croissance (fig. 50).

A l'âge de 79 jours, les poissons du lot examiné pèsent en moyenne 0,90 g et 63% d'entre eux présentent une lordose. Le pourcentage d'anomalies augmente régulièrement, atteignant 74% à l'âge de 97 jours (2,16 g), et 83% à l'âge de 157 jours (16,5 g). Aucune mortalité n'ayant été observée pendant cette période de l'élevage, il est possible de conclure que l'installation de la majorité des déformations s'effectue pendant les 3 premiers mois de l'élevage.

L'angle de la déformation diminue au fur et à mesure que

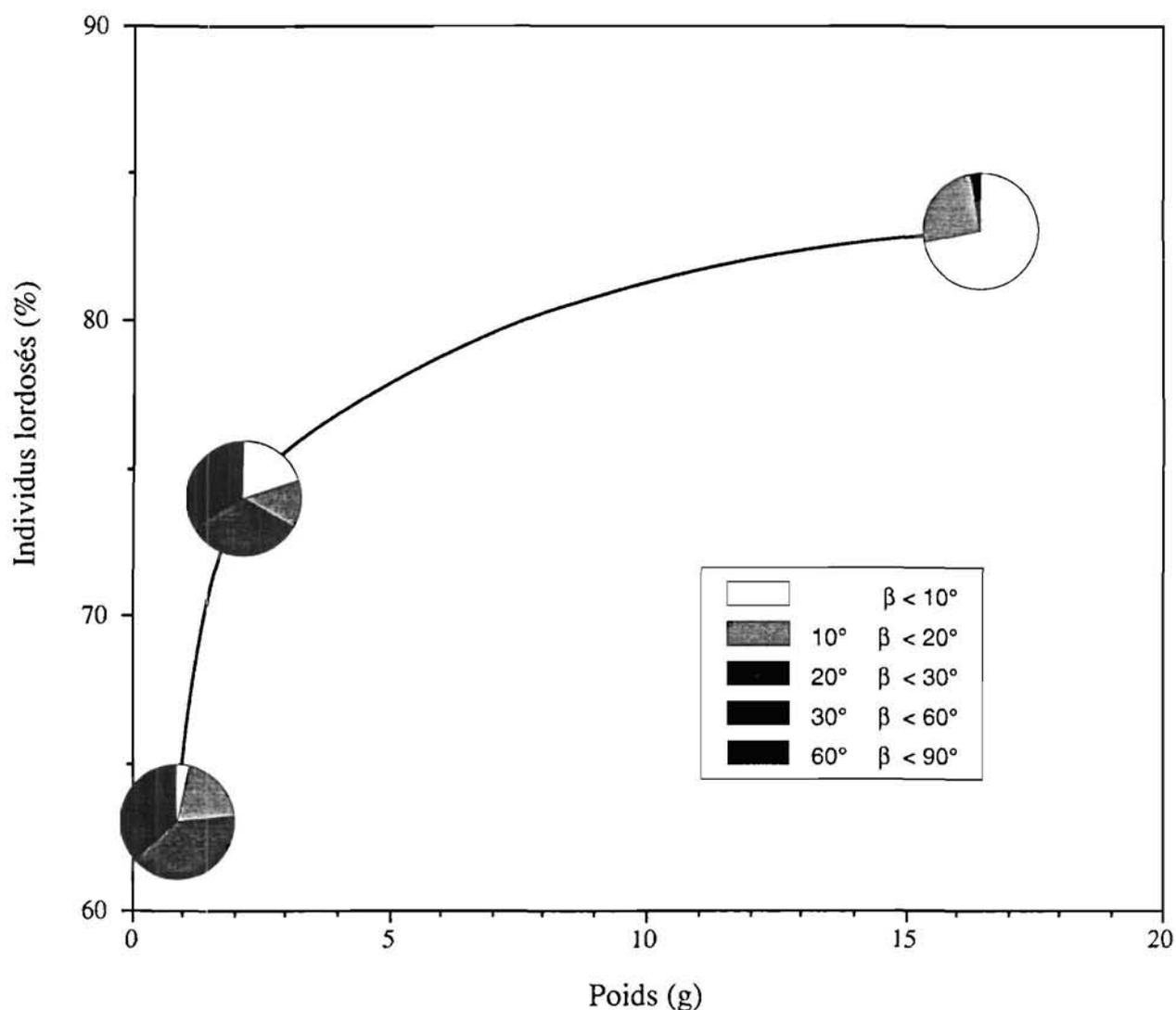


Figure 50. Évolution du pourcentage et de l'angle de lordose chez des juvéniles de *Dicentrarchus labrax*, pourvus d'une vessie natatoire fonctionnelle, au cours de la croissance.

l'animal grandit (fig. 50). Vers 1 g environ, 90% des lordoses ont un degré de courbure compris entre 10 et 30°. Chez l'animal de 2 g, il n'y a plus que 76% des lordoses dont l'angle soit compris entre 10 et 30° et parmi lesquels 20% sont inférieurs à 5°. Lorsque le cheptel a atteint 17 g, 97% des lordoses ont une courbure de moins de 10°.

Les techniques d'élevage utilisées par les différentes écloseries précitées ont été comparées, dans leurs grandes lignes, afin de déceler l'origine des anomalies affectant les lots dans des proportions très variables (fig. 48). Ces techniques se révèlent, en fait, très proches de la technique intensive décrite dans le § 1.5.1 et le taux d'anomalies diffère davantage d'un lot à l'autre, au sein d'une même écloserie, que d'une écloserie à l'autre. Les différences majeures observées relèvent surtout de conditions hydrodynamiques différentes dans les bassins de nurserie. En effet, dans les bassins circulaires où les alevins sont élevés à de fortes charges (10 à 15 alevins par litre), d'importants courants circulaires sont induits par le renouvellement d'eau et entretenus, voire accentués, par le comportement rhéotaxique des poissons. Le phénomène est prononcé lorsque les poissons sont affamés et/ou lorsque les points de distribution de nourriture sont insuffisants (§ III. 2.2). Lorsque le même type de bassin est faiblement chargé (moins de 5 alevins au litre), les courants sont de moyenne ampleur et les alevins ont une nage moins soutenue. Dans les "raceways", les poissons se comportent quasiment comme en milieu stagnant. Dans les trois cas et pour tous les lots dont l'hydrodynamisme a pu être identifié, les taux de déformations sont de $51 \pm 6\%$ en conditions de nage forcée, $34 \pm 8\%$ en milieu moyennement circulant et de $11 \pm 4\%$ en milieu presque stagnant.

Ces résultats rappellent fortement ceux qui ont été obtenus chez les alevins dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle, pour lesquels des conditions de nage forcée provoquent un affaissement de la colonne vertébrale (§ III.5.2.1). Nous avons donc effectué une expérience succincte pour vérifier l'impact des conditions hydrodynamiques sur l'apparition des lordoses chez les poissons présentant une vessie fonctionnelle.

Effet de l'hydrodynamisme

Deux lots de 1 000 postlarves de loup, élevés selon les

standards de la technique intensive larvaire (§ 1.5.1), sont placés dans des bassins de 0,5 m³. Le premier lot est soumis à des conditions de nage forcée (courant > 20 cm s⁻¹), le second à un milieu quasi stagnant. Ces conditions sont obtenues de la même façon que dans le protocole décrit § III.5.2.1. Au début de l'expérience, les alevins sont âgés de 25 jours (0,02 g), possèdent tous une vessie natatoire fonctionnelle et sont dépourvus de déformations squelettiques. L'expérience dure deux mois dans les conditions suivantes : renouvellement en eau de 100% par heure, en circuit ouvert; éclairage naturel et photophase de 14 à 16 heures (cycle de 24 h); éclairage, atténué par une toile ombrage, inférieure à 1 500 lux; température de $20,6 \pm 1,5$ °C; salinité de $39 \pm 0,1$ ‰. A l'âge de 20 jours, les larves sont sevrées précocement, en un jour, avec du granulé Kyowa (B250; B400) puis nourries de ce même granulé jusqu'à l'âge de 42 jours. Elles sont ensuite nourries de granulés Starter (< 200µm) puis Sevbar (200-400 µm) jusqu'à la fin de l'expérience (âge de 89 jours). La ration journalière est de 10% de la biomasse, distribuée de façon régulière et continue à l'aide d'un distributeur séquentiel à vibration.

En fin d'expérience, le taux de survie des deux lots est de 82%. Les alevins, âgés de 89 jours, pèsent en moyenne $0,68 \pm 0,44$ g. Ils présentent des taux d'anomalies très différents : 62% pour les animaux placés en conditions de nage forcée et 34% pour les autres. La courbure des anomalies ne dépasse pas 20° dans les deux cas.

Les conditions de nage forcée imposées aux alevins pendant la phase nurserie, période au cours de laquelle s'effectue la calcification du squelette, accentuent l'apparition des lordoses chez les individus pourvus de vessie natatoire fonctionnelle. Bien que les malformations induites soient moins sévères que celles provoquées par l'absence de vessie natatoire fonctionnelle, la similitude entre les deux types de lordoses est frappante. La différence de localisation de la déformation (vertèbre 9 dans un cas, vertèbre 15 dans l'autre) indique, en outre, que la lordose apparaît dans la zone de la colonne vertébrale qui n'est pas soutenue par la vessie natatoire. Cependant, le fait qu'un tiers des poissons non soumis à la nage forcée présente également des déformations suggère l'existence d'une cause

supplémentaire. L'apparition des lordoses s'effectuant de façon contemporaine au sevrage, il était important de vérifier si les déformations n'étaient pas induites par un problème nutritionnel, lié à la qualité du granulé de sevrage employé par la majorité des écloseries.

Effet de la qualité du granulé de sevrage

Quatre lots de 4 000 postlarves de loups, élevés selon les standards de la technique intensive larvaire (§ 1.5.1), sont placés en conditions hydrodynamiques quasiment stagnantes dans des bassins rectangulaires de 0,5 m³. Deux lots sont sevrés en une journée, à l'âge de 43 jours, avec du granulé Sevbar (200-400 µm) et nourris de ce même granulé jusqu'à la fin de l'expérience. Les deux autres lots ne sont pas sevrés; ils sont nourris de copépodes congelés (Midisel) jusqu'au 50ème jour, puis d'artémies congelées adultes jusqu'à la fin de l'expérience. Au début de l'essai, les alevins sont âgés de 40 jours (0,04 g), possèdent tous une vessie natatoire fonctionnelle et sont dépourvus de déformations squelettiques. L'expérience dure 50 jours dans les conditions suivantes : renouvellement en eau de 100% par heure, en circuit ouvert; éclairage naturel et photophase de 8 à 9 heures (cycle de 24 h); éclairage atténué par une toile ombrage, inférieure à 1 000 lux; température de 19,9 ± 0,2 °C; salinité de 36 ± 0,9‰.

En fin d'expérience, le taux moyen de survie des 4 lots est de 59 ± 7%, incluant un taux moyen de cannibalisme équivalent de 6%. Les alevins, âgés de 93 jours, pèsent en moyenne 1,03 ± 0,50 g. Ils présentent des taux d'anomalies identiques de 4%, dont la courbure ne dépasse pas 20°.

L'apparition des lordoses chez les poissons possédant une vessie natatoire fonctionnelle ne semble donc pas être provoquée par un problème nutritionnel lié à la qualité de l'aliment de sevrage. Cette conclusion demande cependant à être confirmée pour deux raisons. D'une part, la mortalité au sevrage observée au cours de l'expérience, plus élevée que d'ordinaire (environ 40% contre 20% en routine), aurait éventuellement pu affecter de façon préférentielle les poissons déformés. D'autre part, le cannibalisme, bien qu'étant d'un niveau peu élevé et habituel, peut constituer un complément significatif de nourriture au granulé, susceptible de contrebalancer les éventuelles carences de ce dernier.

5. 3. Discussion

Les anomalies squelettiques constituent, à l'heure actuelle, le problème majeur de l'élevage du loup et de la daurade. La qualité d'un cheptel sortant de l'écloserie ou ayant atteint la taille commerciale s'estime, en effet, à partir du calcul des pourcentages de poissons présentant des malformations maxillaires, operculaires et vertébrales. Les autres malformations, qui ne sont pas suffisamment marquées pour poser des problèmes de commercialisation, ne sont pas prises en compte par l'éleveur. Les malformations operculaires sont plus graves que les malformations des mâchoires, car elles affectent plus gravement la croissance et la survie des juvéniles. La moindre résistance des animaux atteints par ces anomalies est liée non seulement à la gravité de la malformation, mais également à un problème de compétition entre les poissons. Les écarts de croissance observés expriment des différences liées au type de malformation. L'affaissement de la colonne vertébrale, systématique en cas de non développement de la vessie natatoire, s'accompagne de lordoses généralement localisées vers la 15ème vertèbre (à partie de la queue). Le deuxième type de lordose, affectant les juvéniles possédant une vessie natatoire normalement conformée, est localisée dans une partie plus postérieure de la colonne vertébrale, vers la 9ème vertèbre.

La musculature mise en oeuvre au cours de la nage sollicite mécaniquement la colonne vertébrale. En présence d'un développement pathologique, qui supprime le soutien naturel que constitue la vessie natatoire ou qui provoque une faiblesse constitutive de la colonne elle-même, cette sollicitation engendre des déformations dans la zone de plus grande fragilité : à l'emplacement de la vessie, lorsqu'elle n'est pas fonctionnelle, en arrière de celle-ci, dans le cas contraire. Les déformations engendrées par l'absence de vessie natatoire sont irréversibles, même en cas d'inflation tardive de cet organe. A l'inverse, chez les poissons possédant une vessie normalement conformée, elles s'atténuent, sans toutefois disparaître. Dans les deux cas, des conditions de nage forcée pendant la phase nurserie augmentent la fréquence d'apparition des lordoses. Les animaux dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle subissent, en outre, une aggravation de la courbure de la déformation.

Ce travail a permis d'identifier les anomalies squelettiques majeures, d'établir leurs chronologies et leurs conséquences et de quantifier l'ampleur des problèmes, sans toutefois aborder l'origine de ces anomalies. Le recensement de l'essentiel des informations disponibles sur ce sujet nous a progressivement conduit à envisager l'hypothèse d'une origine commune aux différentes malformations squelettiques (operculaires, maxillaires et vertébrales), liée à des troubles de l'ostéogénèse. Les conditions hydrodynamiques des milieux d'élevage ne constitueraient, dans le cas des malformations lordotiques, qu'un révélateur du problème.

Une revue exhaustive des troubles connus de l'ostéogénèse des poissons, à l'origine de malformations vertébrales, montrent que ceux-ci sont principalement induits par des désordres nutritionnels ou par la toxicité de certains éléments ingérés. Ils affectent la trame osseuse elle-même, essentiellement en modifiant le métabolisme du collagène, ou perturbent les processus de fixation du calcium et du phosphore.

Les exemples de carence nutritionnelle entraînant des pathologies osseuses sont nombreux. Ainsi, une déficience en tryptophane provoque l'apparition de lordoses et de scolioses chez les saumons (HALVER et SHANKS, 1960; AKIYAMA *et al.*, 1986 a et b; AKIYAMA *et al.*, 1989) et chez la truite *Salmo gairdneri* (WALTON *et al.*, 1984; SHANKS *et al.*, 1962). Chez cette espèce, elle est aussi à l'origine de calculs urinaires (KLOPPEL et POST, 1975). La leucine, l'isoleucine, la lysine, l'arginine et l'histidine semblent également impliquées dans l'apparition des déformations vertébrales chez *Tilapia zillii* (MAZID *et al.*, 1978). Les carences en phospholipides entraînent des déformations chez la larve d'Ayu (KANAZAWA *et al.*, 1981a et b).

La conséquence principale d'une carence alimentaire en magnésium est une baisse du taux de magnésium dans les os, comme cela a été démontré chez *Cyprinus carpio* (OGINO et CHIOU, 1976; OGINO *et al.*, 1978). Chez *Salmo gairdneri*, les déformations sont, en plus, associées à la présence de calculs rénaux (COWEY *et al.*, 1977; KNOX *et al.*, 1981), à la réduction de la teneur en cendre et à l'augmentation du taux de calcium dans les os (KNOX *et al.*, 1983). Un manque de phosphore entraînant une

déminéralisation des os à l'origine de déformations du squelette a été montrée chez *Cyprinus carpio* (OGINO et TAKEDA, 1976), *Ictalurus punctatus* (ANDREWS *et al.*, 1973; LOVELL et LI, 1978), *Salmo gairdneri* et *Salmo salar* (KETOLA, 1975; LALL et BISHOP, 1977). OGINO et TAKEDA (1976) et OGINO *et al.* (1979) signalent aussi une calcification anormale au niveau des arêtes, des rayons des nageoires pectorales et du crâne.

Les effets d'une carence en vitamine C sont particulièrement bien documentées pour de nombreuses espèces : les Salmonidés (Mc LAREN *et al.*, 1947; KITAMURA *et al.*, 1965; HALVER *et al.*, 1969), le poisson chat (WILSON et POE, 1973; MUSTIN et LOVELL, 1992), *Channa punctatus* (MAHAJAN et AGRAWAL, 1979), *Cirrhina mrigala* (AGRAWAL *et al.*, 1978; MAHAJAN et AGRAWAL, 1978, 1980; AGRAWAL et MAHAJAN, 1980), *Dicentrarchus labrax* (GODELUC, 1983), *Geophagus brasiliensis* (WIMBERGER, 1993), *Ictalurus punctatus* (LOVELL, 1973; LIM et LOVELL, 1978; LI et LOVELL, 1985) et *Oreochromis niloticus* (SOLIMAN *et al.*, 1986). Chez toutes ces espèces, les carences en vitamine C sont à l'origine de scolioses et de lordoses, principalement par une réduction du taux de collagène des os. Les symptômes associés sont des hémorragies internes et externes, l'anémie et l'anorexie du poisson et l'érosion des nageoires. Chez le tilapia, elles provoquent aussi la réduction des opercules (SOLIMAN *et al.*, 1986).

Les exemples de toxicité entraînant des malformations osseuses sont, eux aussi, nombreux et concernent non seulement métaux lourds (SHAW et GRUSHKIN, 1957) et pesticides, mais également métabolites et vitamines en excès. Le plomb provoque, chez *Salmo gairdneri*, des scolioses et des lordoses associées à une anémie et à la dégénérescence de la nageoire caudale (JOHANSSON-SJOBECK et LARSSON, 1979). Le cadmium entraîne chez *Salmo gairdneri* et *Cyprinus carpio* (KOYAMA et ITAZAWA, 1977; ROCH et MALY, 1979) et chez *Dicentrarchus labrax* (DOIMI, 1989) des déformations, essentiellement de type scoliose, avec un taux de calcium des os fortement diminué. Les poissons font preuve, en outre, d'une activité anormale. Des déformations, rencontrées dans des populations naturelles de *Myoxocephalus quadricornis*, ont été attribuées

au niveau élevé de métaux lourds dans le milieu (BENGTSSON *et al.*, 1988). Chez *Dicentrarchus labrax*, des anomalies liées à la présence de cuivre dans la nourriture ont pu être mises en évidence (DOIMI, 1989). Des malformations liées au zinc et au cuivre ont été démontrées expérimentalement chez *Lepomis macrochirus* (THOMPSON *et al.*, 1980) et au nickel, au cuivre, au zinc et à l'aluminium chez *Catostomus commersoni* (MARKARIAN *et al.*, 1980). Enfin, certains pesticides comme le Kepton et le Mirex provoquent, chez le vairon, des troubles du métabolisme du collagène similaires à ceux induits par une carence en vitamine C avec, de surcroît, d'intenses contractures musculaires aggravant les déformations squelettiques (MEHRLE *et al.*, 1981). Chez le poisson chat, la β -naphthoflavone provoque des scolioses associées à une dramatique diminution de croissance (GRADY *et al.*, 1992).

Chez les Salmonidés, les excès de vitamine A provoquent des lordoses et des scolioses, associées principalement à une baisse de croissance et à une sévère érosion des nageoires (POSTON, 1971; HILTON, 1983). Chez la truite *Salmo gairdneri*, un excès de vitamine D provoque des déformations par suite d'une mobilisation excessive du phosphore et du calcium à partir des tissus et des os (POSTON, 1969). Chez *Oreochromis niloticus*, les lipides oxydés fournis en quantités trop importantes induisent des lordoses, mais provoquent surtout d'importantes perturbations physiologiques telles que congestion, hémorragie, exophtalmie, œdème, cataracte, et dysfonctionnements divers du foie, de la vésicule biliaire, de la rate et des reins (SOLIMAN *et al.*, 1983).

Les perturbations du milieu semblent moins impliquées dans l'apparition des anomalies squelettiques. On notera cependant que chez le poisson rouge, une baisse de température de 22 à 13°C provoque des lordoses (WIEGAND *et al.*, 1989). Chez les juvéniles de *Fundulus heteroclitus* maintenus plusieurs mois à l'obscurité, des scolioses consécutives à une hypocalcémie apparaissent; ces troubles peuvent être empêchés par un apport de vitamine C (COPELAND, 1969). L'implication de germes pathogènes est délicate à mettre en évidence, car il est difficile de savoir si l'apparition du pathogène est la cause ou la conséquence de la déformation squelettique. Il semble cependant que chez la perche *Perca*

fluviatilis des anomalies vertébrales soient effectivement provoquées par la présence d'un parasite du genre *Myxobolus* (TREASURER, 1992).

Au vu de tous ces résultats, le choix des causes possibles susceptibles d'expliquer les malformations squelettiques du loup et de la daurade est, de prime abord, vaste. Néanmoins, les mécanismes mettant en cause la toxicité des métaux lourds, les facteurs de milieu et, *a fortiori*, l'existence de germes pathogènes peuvent être aisément écartés, car ils semblent trop restrictifs en comparaison de la relative universalité du problème : les phénomènes sont en effet observés dans trop d'élevages différents, et depuis trop longtemps, pour être liés à des circonstances ponctuelles. Il convient donc de rechercher un dénominateur commun à cette universalité. En ce sens, l'hypothèse de déséquilibres nutritionnels semble nettement plus probable et les carences en vitamine C et/ou les excès, toxiques, de vitamine D fournissent une explication répondant à ce critère, car les techniques d'élevage (séquences alimentaires, proies et aliments utilisés) sont à peu près toujours les mêmes. La vitamine C est l'un des acteurs principaux du métabolisme du collagène, élément indispensable à la formation de la trame osseuse. Les carences en vitamine C s'expliquent aisément par la très grande solubilité dans l'eau des principales formes de cet élément. L'hypothèse d'une hypervitaminose D, quant à elle, prend en compte l'apparition des calculs urinaires (§ III.1.3). Cette vitamine est présente en très grandes quantités dans les huiles de poissons utilisées pour enrichir les proies vivantes distribuées pendant la phase larvaire et dans les viscères de poisson incorporés dans les aliments artificiels distribués pendant la phase nurserie. L'huile de foie de thon, par exemple, peut contenir plus de 200 000 UI/g de vitamine D et l'huile de foie de morue jusqu'à 500 UI/g (HALVER, 1989). Une unité internationale (UI) équivaut à 0,025 μ g de vitamine D2 sous forme cristalline. Chez l'homme, la forme D3, inactive, est transformée en sa forme active, la 25- 1α -hydroxycolecalférol dans le rein. Si, pour des raisons pathologiques, cette transformation n'est pas effectuée, une carence fonctionnelle apparaît, même en présence de quantités suffisantes de vitamine D dans la nourriture. Il est utile de préciser ici, pour être complet, que la forme active de la vitamine D chez les poissons n'a pas encore été déterminée (HALVER, 1989).

L'hypothèse d'un déséquilibre nutritionnel trouve des arguments de poids dans l'examen des pathologies osseuses chez les vertébrés supérieurs et, en particulier, chez l'homme. Trois pathologies humaines présentent, en effet, des similitudes avec le type de déformations observées chez le loup et la daurade (G. GUERIDI, comm. pers., 1991; J.M. PARIENTE, comm. pers., 1993) : l'épiphysite osseuse, une ostéonécrose généralement sans germes, caractérisée par un aspect feuilleté, déchiqueté, irrégulier et condensé des corps vertébraux; l'ostéoporose, un amincissement (raréfaction) de la trame osseuse accompagné globalement d'une diminution de la masse osseuse; et l'ostéomalassie, caractérisée par une trame osseuse normale mais déficiente en calcium. Par analogie avec ces pathologies humaines, l'ostéomalassie pourrait constituer, chez le loup et la daurade, l'hypothèse la plus probable, par élimination des deux autres. En effet, l'ostéoporose ne s'observe que chez les sujets âgés et les déformations qu'elle entraîne sont lentes. L'épiphysite osseuse est considérée, quant à elle, comme une anomalie d'origine exclusivement traumatique, difficilement concevable pour la totalité d'un cheptel. Enfin, l'ostéomalassie est parfois associée à une néphrocalcinose et à des lithiases rénales qui sont deux anomalies déjà décrites chez le loup et la daurade (§ III.3). Certes, l'ostéomalassie humaine est en général associée à une carence en vitamine D (rachitisme), mais le tableau clinique des excès de cette vitamine est à peu près identique, l'hypervitaminose D mobilisant excessivement le phosphore et le calcium des os. Les calculs urinaires observés chez nos deux espèces sont composés de cristaux d'hydroxyapatite (§ III.3), identiques à ceux qui se fixent, en temps normal, sur la trame organique du tissu osseux lors de la minéralisation. Dans l'hypothèse d'un défaut de fixation du calcium, il semblerait logique d'en retrouver les excédents au niveau des produits de l'excrétion rénale.

Sans écarter le problème d'une carence possible en vitamine C, il nous semblerait très utile de vérifier l'hypothèse d'une hypervitaminose D qui, en provoquant un déséquilibre homéostatique du calcium et du phosphore, entraînerait la formation de calculs urinaires et l'apparition de malformations squelettiques (ostéomalassie). Une analyse radiographique plus fine et une étude histologique des tissus osseux déformés permettraient de mieux cerner cette hypothèse.

C R I T È R E S **ch a p i t r e 2**
É T H O L O G I Q U E S

Les critères éthologiques constituent la catégorie la plus informative, mais également la plus incertaine, des outils d'évaluation de la performance d'un cheptel. Le comportement des animaux en élevage résulte, en effet, d'un ensemble complexe d'interactions physiologiques, en réponse directe ou indirecte à leur environnement. L'efficacité des critères éthologiques tient au fait qu'il s'agit de critères globaux, exprimant l'adéquation de l'ensemble des conditions d'élevage aux besoins de l'animal. La détection des comportements anormaux ou pathologiques autorisent ainsi, bien souvent, l'identification de problèmes, avant que ceux-ci n'aient une conséquence irréversible pour l'élevage. C'est sans doute ce dernier point qui les rend si attractifs pour l'aquaculteur. Cependant, étant par nature très subjectifs, ces critères demeurent difficilement quantifiables et font essentiellement appel à l'expérience de l'utilisateur, qualité difficilement transmissible dans son intégralité.

Les méthodes d'évaluation des critères éthologiques conduisent à les classer en deux catégories, selon qu'ils sont appréciés directement, par la seule observation des animaux dans leur milieu, ou indirectement, par le biais du calcul de paramètres mathématiques évalués à partir d'un échantillonnage de la population. C'est le cas, par exemple, de l'évaluation du comportement trophique par la quantification du nombre de poissons qui s'alimentent, du nombre de proies consommées par individus, ou encore de l'évaluation d'un comportement natatoire par la mesure de la vitesse de nage. Notre contribution se limite, dans ce court chapitre, à la première catégorie. Elle vise à rationaliser l'appréciation de deux critères éthologiques directs, relatifs au comportement natatoire et trophique des larves de loup et de daurade soumises aux conditions d'élevage intensif. Des repères chronologiques, précisant l'évolution de ces comportements, sont fournis en parallèle à la description du développement de l'équipement sensoriel des larves. Ce dernier point est fondamental, car, en permettant de mieux cerner les facteurs environnementaux auxquels la larve peut être sensible, il fournit des clés susceptibles de corriger, aux différentes phases de l'élevage, un comportement anormal.

Deux stades physiologiques majeurs, l'endotrophie et l'exotrophie, vont structurer la description du comportement

larvaire. Ils marquent, en effet, un changement radical de rapport entre la larve et son milieu. Pendant la phase endotrophique, la larve se nourrit exclusivement de ses propres réserves vitellines et seules les caractéristiques du milieu (hydrodynamisme, éclairage, etc..) influenceront son comportement. Pendant la phase exotrophique au contraire, la larve est obligée de trouver sa nourriture dans le milieu. Son comportement, toujours dépendant des conditions environnementales, sera également assujéti aux caractéristiques de l'alimentation (nature, qualité, quantité, répartition).

1. COMPORTEMENT PENDANT LA PHASE ENDOTROPHIQUE

1.1. A l'éclosion

Les larves des deux espèces ont un comportement similaire. Leur activité natatoire est très réduite et mal assurée, du fait de la présence de leur volumineux sac vitellin (§ III.1.1). Elles sont en équilibre avec le milieu et reposent face ventrale vers le haut. En absence de courant, elles sont regroupées en essaims de surface très denses. Leurs mouvements, décrits en détail pour la daurade par KENTOURI (1985), sont spasmodiques et caractérisés par une alternance de courtes bouffées d'activité et de longues périodes d'immobilité.

Au moment où elles sont introduites dans les bassins d'élevage, les larves se laissent couler. Un tel comportement, particulièrement prononcé chez la daurade, sera observé à la suite de tout type de stress hydrodynamique, jusqu'au stade de l'ouverture de la bouche. Cette réaction d'évitement, dont le mécanisme n'est pas élucidé, rappelle, dans ses effets, le coulage des oeufs fécondés soumis à des stress mécaniques importants. Les tentatives d'homogénéisation des larves, par utilisation d'importants débits d'eau ou d'air, ne font qu'aggraver le stress et, par conséquent, le phénomène. Il faudra près de deux heures, à l'obscurité, pour que l'effet du stress dû à l'ensemencement disparaisse et que les larves remontent. Les larves de loup s'agrègent alors, pour la plupart, en essaims de surface, tandis que celles de la daurade colonisent toute la colonne d'eau, de façon aléatoire, voire uniforme (cf. § II.2.1). Par la suite, leurs déplacements

sont essentiellement passifs et dépendent des mouvements de l'eau du bassin.

A ce stade précoce du développement de la prélarve, seule la sensibilité tactile pourra s'exprimer. L'équipement sensoriel est en effet rudimentaire et se réduit aux seuls neuromastes, organes mécanorécepteurs assurant la perception des changements de pression. Chez le loup, quatre paires de neuromastes ont été identifiées : une paire localisée derrière les yeux (déjà signalée chez l'embryon 24 heures avant l'éclosion) et trois paires sur les flancs (PRIÉ-GRANIÉ, 1988). Chez la daurade, il s'agit de 8 paires de neuromastes diffus, répartis sur plus des deux tiers du corps : 4 paires sont localisées dans la partie céphalique et 4 paires réparties en quinconce sur les flancs (KENTOURI, 1985). La vision n'intervient pas encore, car, chez les deux espèces, les yeux sont opaques et la rétine trop peu différenciée pour être fonctionnelle. MANI (1988) signale même chez le loup une totale absence de photorécepteurs.

1.2. De l'éclosion à l'ouverture de la bouche

Les larves perdent rapidement (en 6 heures pour la daurade et en 10 heures pour le loup) leur position ventrale et adoptent, tête en bas, une position inclinée de 45 à 90°. Leur répartition est toujours en essaim de surface, ou proche de la surface, pour le loup et homogène pour la daurade. Les mouvements sont limités à une série de migrations verticales, selon la séquence "mouvement - fatigue - bascule - inertie" décrite pour la daurade par KENTOURI (1985). Cette activité natatoire augmente progressivement, au fur et à mesure que les équipements sensoriel et natatoire se développent. Ainsi, à l'enchaînement "chute passive verticale - remontée en vrille", succéderont quelques mouvements horizontaux, puis des remontées verticales et enfin des trajectoires obliques ascendantes et des déplacements horizontaux orientés. La perception d'un stress direct, comme le contact par exemple, entraînant un éventuel comportement d'évitement, est acquise par la totalité du cheptel à l'âge de deux jours chez le loup et trois jours chez la daurade.

La photosensibilité apparaît à l'âge de deux jours chez la

daurade et de trois jours chez le loup. Chez ce dernier, l'étagement de la rétine est alors réalisé et les premiers photorécepteurs achèvent leur différenciation (MANI, 1988).

1.3. A l'ouverture de la bouche

Les larves de daurade, soumises à l'obscurité jusqu'à ce stade (technique intensive), sont maintenant éclairées et nourries. Elles sont âgées de 4 jours. Dès que la lumière est allumée, elles se rassemblent brièvement en essaims de surface (5 minutes environ), puis colonisent très rapidement le tiers supérieur de la paroi des bassins (10 minutes environ). Une telle répartition spatiale, observée jusqu'au 20-25ème jour (7-8 mm), a été interprétée comme une recherche de nourriture. Le phénomène pourrait être plus complexe, ainsi que l'attestent les études menées par PERSON-LE RUYET et VERILLAUD (1980) et OUNAÏS-GUSCHEMANN (1989). Aucune différence de répartition des proies dans le milieu n'a été mise en évidence et les contenus stomacaux des animaux agglutinés sur les parois ou occupant le centre du bassin sont identiques. Dans son étude particulièrement détaillée sur ce sujet, OUNAÏS-GUSCHEMANN (1989) signale, en outre, que les larves colonisent systématiquement tout type de surface verticale transparente, translucide ou opaque introduite dans le milieu, quelle qu'en soit la couleur. Le phénomène apparaît, même en absence de proies, à des seuils d'éclairement compris entre 40 et 150 lux (réponse immédiate) ou entre 10 et 40 lux (réponse tardive). Il est réversible dans cette gamme d'éclairages, mais n'apparaît jamais à l'obscurité ou à des éclairages inférieurs à 10 lux. Quelles que soient les causes exactes du comportement d'agrégation sur les parois, ces résultats montrent que la perception visuelle est en jeu. A ce stade précoce du développement, où la vision est encore incertaine, ce phénomène pourrait traduire une certaine incapacité des larves à repérer correctement leur nourriture en pleine eau, qui les pousse à rechercher des zones où le contraste proie-milieu serait amélioré.

Les larves de loup, quant à elles, sont maintenues à l'obscurité et à jeun pendant les trois jours qui suivent l'ouverture de la bouche (jour 5) selon les normes préconisées par la technique intensive décrite § 1.1. 5. Durant

cette période, leur répartition spatiale est toujours caractérisée par la présence d'essaims très denses et proches de la surface. Elles possèdent, à ce stade, 7 paires de neuromastes sur les flancs et trois paires sur la tête qui leur permettent de maintenir une position horizontale et équilibrée (PRIÉ-GRANIÉ, 1988). Apparaissent également les premières manifestations de comportement rhéotaxique.

2. COMPORTEMENT PENDANT LA PHASE EXOTROPHIQUE

Le passage à la phase exotrophique, qui débute avec l'ouverture de la bouche, s'accompagne d'une modification totale du comportement des larves, dominé à présent par la recherche de nourriture. Certains de leur réflexes et certaines de leurs postures de chasse typiques vont permettre de distinguer les animaux en bonne santé des animaux affaiblis et/ou malades.

2.1. Entrée dans la vie trophique

Comportement normal

En absence de nourriture, les larves de loup sont toujours réparties de façon hétérogène dans les bassins, mais les essaims sont moins denses que pendant la phase endotrophique. Les larves présentent des capacités natatoires accrues, qui leur permettent de s'affranchir, au moins partiellement, des mouvements d'eau du bassin et donc d'adopter un comportement de fuite. Elles sont à présent capables de s'éviter et restent moins groupées. Bien que faisant preuve d'une rhéotaxie très marquée dans les zones de courants modérés, elles ne sont pas encore capables d'éviter les zones de turbulence. A l'inverse, les larves de daurade sont, comme cela vient d'être décrit dans le paragraphe précédent, concentrées dans le tiers supérieur de la masse d'eau et tapissent toutes les parois verticales. Elles sont agitées régulièrement de mouvements spasmodiques, la tête toujours appuyée ou proche de la paroi. Entre ces périodes d'agitation, elles reposent, presque immobiles, le long des parois.

Mises en présence de nourriture, les larves des deux espèces adoptent un comportement de chasse actif. Dans

l'heure qui suit la première distribution de proies, elles explorent activement le milieu dans toutes les directions. Elles nagent dans un plan horizontal et décrivent des trajectoires rectilignes ou en ligne brisée. Elles adoptent, en moins de deux jours, la posture en S caractéristique de la larve ayant localisée une proie (KENTOURI, 1985). Les larves de loup prospectent l'ensemble de la masse d'eau alors que les larves de daurade ont une zone de chasse plus limitée : elles quittent la paroi dans les minutes qui suivent une distribution de nourriture mais y retournent très rapidement (10 min). Ce déplacement n'est pas induit par le courant généré par l'introduction d'un volume d'eau supplémentaire dans le milieu mais provoqué par la présence de nouvelles proies dans le bassin (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). Les larves de moins de 10 jours passent, en moyenne, 80% de leur temps sur la paroi (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989).

L'équipement sensoriel des larves des deux espèces s'est nettement amélioré surtout par l'acquisition de la vision. Les yeux sont complètement pigmentés et les larves montrent une nette phototaxie positive. La rétine du loup semble fonctionnelle et présente l'étagement caractéristique de la rétine adulte; elle ne possède que des cônes, ce qui implique une vision strictement diurne (MANI, 1985). L'absence d'activité trophique chez la daurade placée à l'obscurité totale, laisse supposer qu'il en est de même pour cette espèce (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). La présence de cônes de grande dimension permet au loup d'avoir une grande sensibilité aux variations de lumière mais a pour conséquence une moins grande acuité visuelle. La vision chez les deux espèces est surtout frontale. Le champ de vision latéral est d'environ 60° chez la daurade de 7 jours (4 mm) (KENTOURI, 1985) et chez le loup de 5 jours (5 mm) ((BARNABÉ, 1976). Il s'étend à 120° chez la larve de daurade de 18 jours (6,5 mm) et à 180° chez le loup d'une taille identique. Le champ de vision vertical pour les deux espèces, est d'environ 20° vers le haut et 10° vers le bas. On note aussi chez le loup, la présence d'un organe olfactif, existant en fait depuis l'ouverture de la bouche et similaire à celui de l'adulte. Les bourgeons du goût quant à eux, n'apparaissent que deux à trois jours après cette ouverture. Ces derniers assurent une fonction mécanoréceptrice au niveau de la bouche qui permet à la larve de régurgiter des

proies trop dures ou piquantes (PRIÉ-GRANIÉ, 1988)

Comportement aberrant

Le succès de l'entrée dans la vie trophique se traduit, chez la daurade, par un taux de larves qui se nourrissent de 30 à 40% le premier jour, 60 à 70% le second jour et 100% le 5ème jour. Chez le loup, ce taux est de 100%, à l'âge de 8 jours, pour les larves nourries pour la première fois ce même jour (cf. § 1.1. 5, normes de la technique intensive). Ce succès est sans aucun doute lié au fait que la première distribution de nourriture s'effectue 3 jours après l'ouverture de la bouche. Lorsque ces taux ne sont pas atteints, les premières anomalies de comportement apparaissent. Ils s'identifient facilement, dès le 2ème jour qui suit la première distribution de nourriture, par l'observation de trois symptômes : apathie, résorption rapide du reste des réserves lipidiques et amaigrissement de la larve. Les caractéristiques

morphologiques typiques de cet état sont une grande disproportion entre la partie céphalique et la partie abdominale de l'animal, donnant l'impression que le crâne est hypertrophié et le maxillaire supérieur proéminent (fig. 51). La partie ventrale de l'abdomen présente une forte dépression et les circonvolutions du tube digestif sont parfaitement visibles par transparence. L'exophtalmie est la dernière manifestation physique qui caractérise, avant la mort, la larve qui ne s'est jamais (ou très peu) nourrie.

Lorsque la nourriture ne convient pas à la larve ou lorsqu'elle est insuffisante, on observe parfois un transfert de l'activité de chasse vers les bulles de l'aération. L'ingestion de bulles se traduit par une remontée en surface des larves déséquilibrées. Ce phénomène n'est pas mortel car les larves sont capables d'évacuer l'air ingéré. L'utilisation de diffuseurs d'air produisant des bulles dont la taille est supérieure à celle

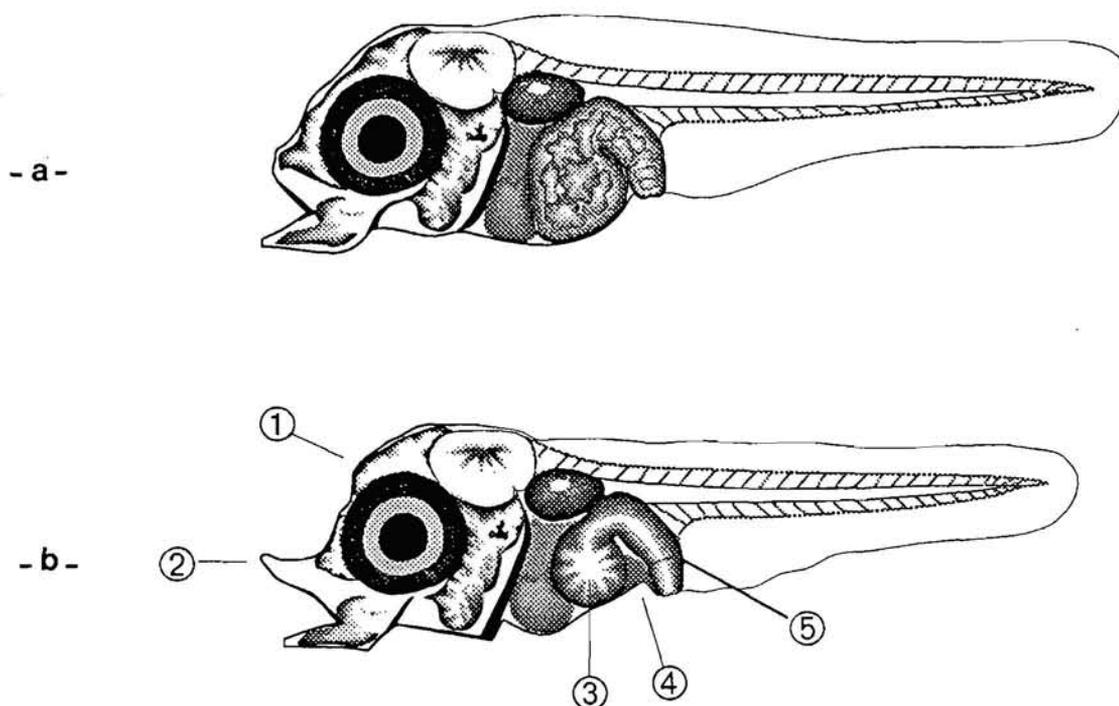


Figure 51. Larve de daurade âgée de 7 jours. a : Individu normal mesurant 4,0 mm. b : Individu de 3,7 mm présentant la morphologie caractéristique d'une larve sous-alimentée: crâne proéminent (1), maxillaire supérieur saillant (2), circonvolutions du tube digestif parfaitement visibles (3), abdomen présentant une forte dépression (4), sphincter anal très visible (5).

de la bouche des larves, permet de limiter le phénomène. Cet équipement est indispensable pour les larves de loup qui, en conditions d'élevage intensif, restent à l'obscurité et à jeun pendant les trois jours suivant l'ouverture de la bouche. Pendant cette période, les larves, possédant essentiellement une sensibilité tactile (§ III.2.1.1), avalent tout ce qui, animé de mouvement, passe à leur portée. Ce phénomène est souvent confondu avec l'hypertrophie précoce de la vessie natatoire qui entraîne également en surface les larves incapables de nager. A l'inverse de l'ingestion de bulles, cette anomalie, inexpiquée à ce jour, est mortelle. Le phénomène, qui dure de 3 à 8 jours, comprime complètement le tube digestif et empêche les larves de se nourrir.

Des conditions hydrodynamiques inadéquates sont souvent responsables de l'échec de la première prise de nourriture. La limite de courant supportable pour une larve de daurade âgée de quelques jours est égal à $1,6 \pm 0,3$ fois la vitesse habituelle développée par l'animal lors de sa prospection (KENTOURI, 1985). OUNAÏS-GUSCHEMANN (1989) précise que la première prise de nourriture n'est possible que si les mouvements d'eau imposés par les débits d'eau et d'air permettent une homogénéisation des proies sans perturber l'autonomie de la nage de la larve; cet équilibre est atteint, en conditions intensives et dans des bassins cylindroconiques de 0,5 m³, avec un renouvellement d'eau et d'air par le fond, respectivement de 20% par heure et 50 ml min⁻¹.

2.2. Stade postlarvaire

Deux semaines après le début de l'élevage, les larves ont surmonté le principal écueil de l'élevage larvaire que représente le passage à l'exotrophie. Elles acquièrent une autonomie grandissante vis-à-vis de leur milieu. L'entrée en fonction de la vessie natatoire et le développement des nageoires (§ III.1.1) leur confèrent une vitesse de nage plus importante et une plus grande capacité de prospection et de capture des proies. La répartition spatiale des larves est légèrement modifiée par rapport au stade précédent du fait d'une sensibilité à la lumière moins importante et d'un rhéotaxie de plus en plus marquée. Les larves de loup sont toujours en essaims, mais orientés à contre-courant sous le

distributeur de proies. Les larves de daurade quittent la paroi des bassins plus fréquemment et passent en moyenne 50% de leur temps dans la colonne d'eau (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989).

La perception sensorielle s'est encore améliorée. Chez le loup apparaissent des neuromastes supplémentaires sur la tête : deux paires à 10 jours (5,6 mm), réparties autour des fossettes olfactives et des yeux, 4 paires à 15-16 jours (6,4- 6,5 mm). A cet âge apparaissent également quelques bourgeons du goût similaires à ceux de l'adulte ainsi que les premières dents pharyngiennes (PRIÉ-GRANIÉ, 1988).

Lorsque les postlarves atteignent 8-9 mm, c'est à dire 20-25 jours pour le loup et 25-30 jours pour la daurade, elles commencent à se répartir suivant un gradient de taille. Les plus grandes ont tendance à se regrouper vers le fond et près des parois et les plus petites en surface avec les animaux mal portants. La fraction la plus homogène de la population est localisée au coeur des bassins. Une telle distribution s'accroîtra, pour être définitivement acquise à la taille moyenne de 15 mm environ. Cette taille marque, pour les deux espèces, le début de la métamorphose et les premiers comportements d'intimidation et d'agression. Pendant la journée, les larves forment un essaim quasi permanent sous le distributeur de proies; cet essaim s'étale en absence de proies. Pendant la nuit, les larves se répartissent de façon relativement homogène dans toute la colonne d'eau. Le manque de nourriture se traduit par une activité de nage et de prospection presque continue.

Finalement, en nurserie, vers 15-25 mm, loups et daurades acquièrent la morphologie de l'adulte. La ségrégation, par taille, en différents groupes localisés à des profondeurs différentes, est de plus en plus marquée sauf pendant la distribution de nourriture. A cette occasion, la majorité des animaux se regroupe sous le distributeur; les plus gros se plaçant sous le point de chute du granulé laissant dans le pourtour et dans la queue du banc la fraction de la population la plus petite. Les importantes charges qui sont utilisées en nurserie (10 à 12 juvéniles par litre), suscitent l'apparition d'un comportement cannibale dès que l'aliment vient à manquer ou si les points de distribution de la

nourriture ne sont pas assez nombreux. Les animaux, affamés, nagent de façon effrénée, dans le même sens et à contre-courant. Les plus gros individus, dissociés du banc, attaquent les plus petits qui passent devant eux. Ce phénomène est beaucoup plus marqué chez la daurade que chez le loup.

Chez le loup, la future ligne latérale, constituée de 35 paires de neuromastes, est visible à partir du 42ème jour (15,3 mm) et, à cette période, il existe 20 paires de neuromastes au niveau de la tête, réparties autour de l'organe olfactif, des yeux et sur les opercules (PRIÉ-GRANIÉ, 1988). Les papilles gustatives apparaissent au 35ème jour (14 mm) et les narines au 46ème jour (18,5 mm) mais n'acquièrent leur structure définitive respective qu'à partir d'une taille de 25 et 130 mm respectivement. Les canaux de la tête, regroupant les neuromastes de la partie céphalique, ne font leur apparition que vers le 71ème jour (30 mm). Ceux de la ligne latérale seront les derniers à se former, après l'apparition des écailles chez le juvénile (70-80 jours; 30 mm).

3. CONCLUSIONS

La répartition spatiale des larves de loup et de daurade telle qu'elle vient d'être décrite correspond à un standard de comportement trophique et natatoire propre aux conditions d'élevage intensif. Ce standard peut servir de référence pour qualifier de façon sommaire mais immédiate l'état de santé d'un cheptel. Les grandes étapes du développement de l'équipement sensoriel des larves, trop imparfaitement connues à ce jour, fournissent néanmoins quelques moyens permettant de mieux comprendre ce comportement et apportent à l'éleveur des repères chronologiques susceptibles de l'aiguiller dans la recherche des causes responsables d'un trouble physiologique.

Ainsi, de l'éclosion à l'ouverture de la bouche, les larves des deux espèces, essentiellement sensibles à des variations de pression, sont susceptibles d'être perturbées par toute action induisant des modifications de la dynamique du milieu auxquelles elles ne peuvent échapper, leur appareil locomoteur étant peu développé. Cette sensibilité à la pression et aux mouvements se développe rapidement et

sera déterminante lors de la première capture de proies : au moment crucial du passage à l'exotrophie, la larve localise, en effet, ses proies principalement par leur mouvement car sa vision est encore peu développée. Puis, très rapidement, la larve sera sensible à l'intensité de l'éclairement et des éclairages inadaptés entraîneront des effets néfastes. Dans les tous premiers jours de la vie exotrophique, la morphologie et la texture des proies vont également jouer un rôle essentiel dans l'acceptation ou le refus de nourriture, sans doute plus important que la saveur, car les capacités gustatives et olfactives ne sont encore que faiblement développées. Par la suite, la situation deviendra progressivement plus complexe, à mesure que les sens nouvellement acquis deviennent opérationnels. Deux associations de sens interviendront alors conjointement pour déterminer le comportement trophique : d'une part l'association vision-baroréception, dans la détection primaire des proies, d'autre part l'association gustation-olfaction dans la détection secondaire et l'ingestion des proies.

Toute action entreprise pour modifier un comportement aberrant ou pour stimuler un comportement normal des larves, en vue d'améliorer les performances d'un élevage, n'a donc de "sens" que si elle correspond à une capacité et à un niveau de perception que possède la larve au moment où la modification est apportée. Ce constat souligne la nécessité d'améliorer la connaissance de la morphologie fonctionnelle et de la physiologie du développement des larves.

ch a p i t r e 3
C R I T È R E S M O R P H O M É T R I Q U E S

En aquaculture, les critères morphométriques se résument souvent à l'estimation de la taille ou du poids. La croissance des larves ou des juvéniles est, cependant, souvent d'importance secondaire en éclosérie car, nous l'avons vu, la première performance attendue est la survie. La production de biomasse ne sera vraiment importante que pour le grossisseur. La vitesse de croissance reste cependant un critère important d'estimation de la qualité de l'élevage, car elle est, à l'instar des critères éthologiques, un intégrateur des multiples effets de l'environnement. Ce critère n'est cependant vraiment informatif que si certains paramètres décrivant la dispersion ou la structure de la population lui sont associés.

Ce chapitre fournit les normes de croissance en longueur et de croissance pondérale des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*, soumises aux conditions d'élevage intensif décrites § 1.1.5, et précise la méthodologie de mesure de ces deux paramètres. Les standards de dispersion en taille et de structure des populations sont également décrits, accompagnés de précisions sur la manière dont ils peuvent être utilisés pour estimer la qualité du cheptel. Enfin, les effets des principaux facteurs de l'environnement et les besoins alimentaires régissant les potentialités de croissance des deux espèces sont résumés.

1. CROISSANCE

1.1. Mesure

La croissance est le critère le plus simple à appréhender en élevage larvaire. Elle s'exprime par l'évolution de la longueur totale, de la longueur standard ou encore du poids de l'animal, estimée à partir d'échantillons généralement composés de 10 à 50 individus, prélevés au hasard dans les bassins, au cours de l'élevage.

Pendant la phase larvaire proprement dite, c'est-à-dire les 40 premiers jours de l'élevage, et jusque vers 70-80 jours, la mesure la plus fréquente est celle de la longueur totale ou de la longueur standard de la larve. Passée cette phase, loupes et daurades ont une taille suffisante pour pouvoir être pesés facilement. La longueur est, en général, mesurée sous

microscope binoculaire ou encore, plus facilement, sous un projecteur de profil (Nikon V12). Cette dernière technique permet une observation des larves par transparence, sur un écran vertical de 300 mm de diamètre, et autorise une mesure directe des caractéristiques dimensionnelles de ces dernières, sur une image agrandie entre 10 et 100 fois. La mesure de la longueur apporte, en règle générale, moins d'informations que la pesée en raison de la relation cubique liant le poids à la longueur. Pour les stades larvaires, cette mesure est cependant plus précise, car la pesée d'une larve sortie de l'eau est approximative, du fait de sa déshydratation quasi immédiate; à température ambiante, cette déshydratation s'effectue à vue d'œil et rend la lecture du poids imprécise. Pour limiter cette incertitude, il est possible de déshydrater les larves en les conservant pendant quelques jours dans du formol.

La pesée est réalisée sur une balance de précision (1/100ème de mg) lorsqu'elle est effectuée pendant la phase larvaire. Une précision au dixième de milligramme pendant la phase de nurserie est suffisante. Les larves sont séchées individuellement, sur plusieurs épaisseurs de papier absorbant avant d'être pesées. C'est donc de la qualité du séchage, mais aussi de sa reproductibilité, que dépend la précision de la mesure. Les animaux sont toujours pesés à jeun.

La taille ou le poids de la population sera estimé à partir de la moyenne et de l'intervalle de confiance d'un échantillon.

1.2. Échantillonnage

La qualité de l'estimation du paramètre de croissance dépend de la représentativité de l'échantillon. Selon l'âge du cheptel, les prélèvements doivent être réalisés de manière différente et en échantillons de tailles différentes, pour tenir compte de l'évolution de la répartition spatiale (§ III.2) et de la dispersion en taille des animaux au cours de leur développement (cf. ci-dessous § III.3.2.1).

Ainsi, depuis l'éclosion jusqu'à l'ouverture de la bouche (4ème jour d'élevage chez la daurade et 5ème jour chez le loup), les larves, passives, peuvent être prélevées au moyen

d'un bécber. Les daurades étant réparties de façon homogène dans le milieu (§ III.2.1.2), les prélèvements pourront s'effectuer n'importe où dans la masse d'eau. Les larves de loup, toujours réparties de façon agrégée mais sans gradient de taille (§ III.2.1.2), pourront être prélevées dans un essaim. Des échantillons d'une dizaine de larves seulement suffisent pour représenter correctement la population car, à cet âge, la dispersion en taille est faible (cf. ci-dessous § III.3.2.1).

Entre le stade de l'ouverture de la bouche et le 10ème jour suivant l'éclosion, les larves des deux espèces, devenues plus mobiles, sont capables d'échapper au bécber en fuyant en profondeur où elles deviennent inaccessibles. L'échantillonnage s'effectue alors au moyen d'une canne de verre de 10 mm de diamètre et de 1 m de longueur, à l'extrémité supérieure obturée, que l'on introduit dans un essaim de larves. Le tube débouché brusquement aspire un nombre de larves généralement suffisant. Sa longueur permet d'atteindre tous les essaims, quelle que soit leur localisation dans le bassin. Un siphon d'une taille identique peut aussi être utilisé. Des échantillons d'une vingtaine de larves sont nécessaires pour obtenir une bonne image de la taille moyenne d'un cheptel de cet âge.

A partir du 10ème jour, les larves de loup et de daurade doivent être traitées différemment. Les daurades ont une croissance moins rapide que les loups, mais, surtout, un comportement différent dans les bassins : elles sont toujours localisées dans le tiers supérieur et contre la paroi (§ III.2.2.2). Des prélèvements d'une vingtaine de larves suffiront, jusqu'au 30ème jour, pour représenter une population caractérisée par une faible dispersion de taille (cf. ci-dessous § III.3.2.1). Ils pourront s'effectuer facilement, à l'aide d'un siphon de 20 mm de diamètre, dans les essaims que constituent les larves au moment de la distribution des proies. A l'inverse, les populations de loups sont beaucoup plus dispersées, à la fois en taille (cf. ci-dessous § III.3.2.1) et dans l'espace (§ III.2.2.2). Du 10ème au 15ème jour suivant l'éclosion, les prélèvements devront être constitués d'au moins 30 larves et, passé cet âge, d'au moins 50 larves. Un siphon de 30 à 40 mm de diamètre sera nécessaire pour prélever des individus très mobiles, répartis selon un gradient

de taille dans les bassins. Trois zones devront être prélevées pour représenter l'ensemble de la population : la surface, regroupant les animaux les plus petits, le centre, regroupant les individus de taille moyenne et le fond du bassin, où se rassemblent les individus les plus gros.

Au bout de deux mois environ, les animaux des deux espèces pourront être prélevés à l'épuisette et pesés. Le niveau d'eau dans les bassins doit être abaissé avant le prélèvement, de façon à ce que les poissons les plus gros n'échappent pas à l'échantillonnage : ils sont, en effet, non seulement les plus rapides, mais aussi ceux qui se regroupent naturellement au fond des bassins. Des échantillons d'au moins 50 individus sont nécessaires pour représenter correctement la population car, à cet âge, la dispersion en poids a quasiment atteint son maximum (cf. ci-dessous § III.3.2.1).

1.3. Normes

Lorsque les règles d'échantillonnage et de mesure décrites précédemment sont respectées, les normes de croissance en longueur et en poids des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*, pendant les 120 premiers jours de l'élevage en conditions intensives, sont les suivantes (fig. 52) :

- la longueur totale du loup passe de 5 à 55-70 mm
- la longueur totale de la daurade passe de 4 à 40-65 mm
- le poids du loup passe de quelques mg à 2,5-3,5 g
- le poids de la daurade passe de quelques mg à 1-1,7 g

Cette évolution et cette variabilité de taille et de poids correspondent aux limites actuelles du savoir-faire en élevage intensif pour ces deux espèces.

2. DISPERSION ET STRUCTURE

L'information apportée par la croissance d'un cheptel n'est complète que si la dispersion - mesure des écarts à la moyenne - et la structure de la population - fréquences respectives des différentes tailles observées - sont connues. Trois paramètres statistiques, faciles à calculer, peuvent répondre à ces besoins : il s'agit des coefficients de dispersion, de symétrie et d'aplatissement. L'évolution au

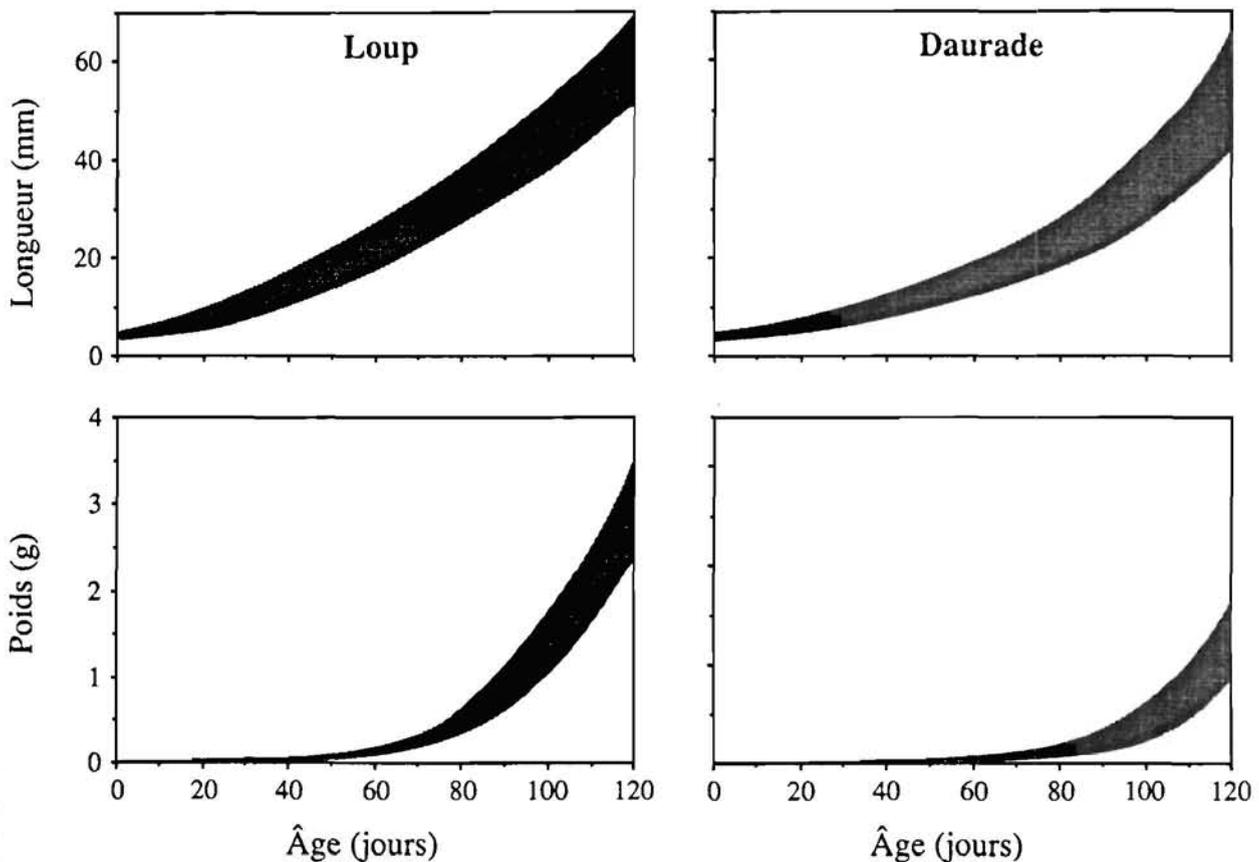


Figure 52. Évolution moyenne de la longueur totale (a) et du poids (b) des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* pendant l'élevage larvaire (technique intensive).

cours du temps de ces trois coefficients, calculés pour la longueur totale, a été étudiée chez 20 populations larvaires de *Dicentrarchus labrax* et 20 populations larvaires de *Sparus auratus* élevées selon les standards de la technique intensive, en bassins de production pilote (§ 1.2.2).

2.1. Coefficient de variation

Le paramètre de dispersion accompagnant le plus souvent les estimateurs de taille ou de poids des poissons est le coefficient de variation (C_v). Il exprime l'écart type en pourcentage de la moyenne et se calcule en divisant l'écart type de l'échantillon (s_n), ou de la population (s_{n-1}), par sa moyenne (m) :

$$C_v(\%) = 100 \frac{s_n}{m} \quad \text{ou} \quad C_v(\%) = 100 \frac{s_{n-1}}{m}$$

Il traduit la variabilité (la dispersion) relative de la taille (du poids) des poissons à un instant donné. L'évolution de la dispersion de taille des populations de loup et de daurades a été déterminée à partir des 20 populations de chaque espèce (fig. 53). Chez le loup, deux phases séparées approximativement par la transition élevage larvaire - nurserie sont distinguées. La première phase est caractérisée par une augmentation du C_v de 1 à 10% chez les larves de longueur moyenne comprise entre 5 et 15 mm, et âgées de 2 à 35 jours. La seconde phase est caractérisée par une stabilisation du coefficient autour de 10% jusqu'à la fin de la phase nurserie, c'est-à-dire pour des larves mesurant, en moyenne, 60 mm et âgées de 110 jours. Chez la daurade, le coefficient de variation augmente régulièrement, tout au long de l'élevage larvaire, de 1 à 25%, lorsque les larves passent de 4 mm de longueur moyenne (âge 4-5 jours) à 50 mm (120 jours).

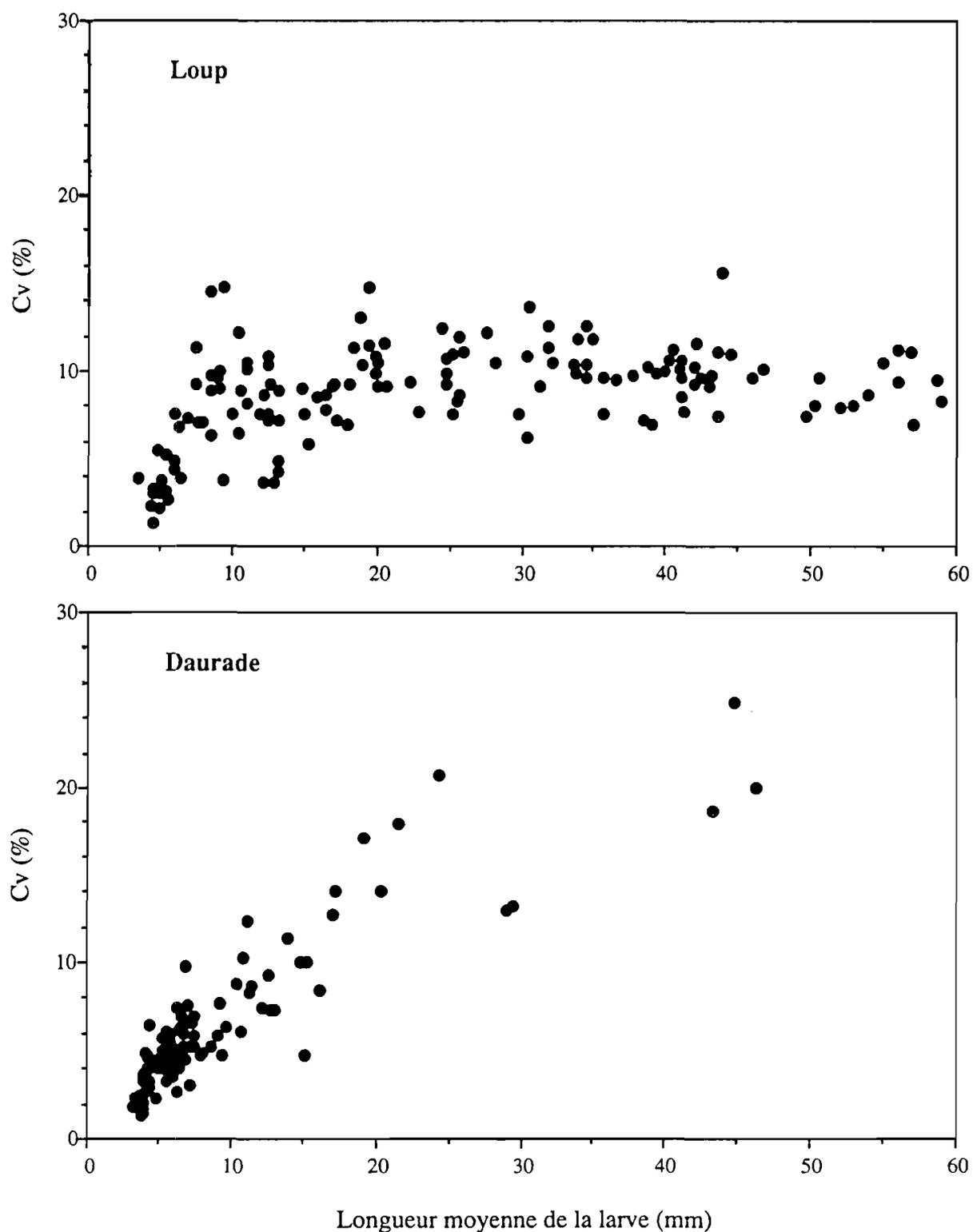


Figure 53. Évolution du coefficient de variation (C_v) de 20 populations larvaires de *Dicentrarchus labrax* et de 20 populations larvaires de *Sparus auratus*, en fonction de la longueur moyenne des larves.

2.2. Coefficients de structure

La structure de taille d'une population peut s'apprécier par les coefficients de FISHER (in DAGNELIE, 1975) calculant son degré de symétrie (γ_1) ou d'aplatissement (γ_2). Lorsque ces coefficients sont proches de zéro, la structure de la population est proche de la normalité. Ces paramètres sont calculés comme suit :

$$\gamma_1 = \frac{M_3}{M_2^{3/2}} \quad \text{et} \quad \gamma_2 = \frac{M_4}{M_2^2} - 3$$

$$M_k = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - c)^k}{n}$$

où M_k est le moment d'ordre k , tel que $M_k = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - c)^k}{n}$ et c est la moyenne.

L'analyse des coefficients de symétrie et d'aplatissement des 40 populations larvaires que nous avons étudiées, révèle que, dans les standards de la technique intensive, la structure des populations de loup et de daurade est quasiment normale tout au long de l'élevage. En effet, dans la majorité des cas, les coefficients de symétrie γ_1 et les coefficients d'aplatissement γ_2 varient entre -1 et +1 et très peu de valeurs dépassent les seuils de normalité définis par AIVAZIAN (1978) (fig. 54 et 55).

Dans les rares cas où cette loi générale n'est pas respectée, la tendance est au non aplatissement ($\gamma_2 > 0$) des populations des deux espèces. De plus, les populations de loup présentent alors une asymétrie gauche ($-1,0 < \gamma_1 < -3,5$), par rapport à une population gaussienne, et celles de daurade une asymétrie droite ($-1,0 < \gamma_1 < -2,5$). D'un point de vue

biologique, cela traduit, chez ces populations, l'existence d'un mode marqué; le phénomène est plus aigu chez le loup ($1,0 < \gamma_2 < 14,0$) que chez la daurade ($1,0 < \gamma_2 < 3,5$). Les asymétries signalent l'apparition de lots de queue pour le loup et de lots de tête pour la daurade.

2.3. Relations entre croissance, dispersion et structure

L'ensemble des informations apportées par les coefficients de dispersion, de symétrie et d'aplatissement, l'âge et la longueur moyenne des larves est résumé dans une étude de corrélation (tableau 28).

Pour les deux espèces, l'analyse de la matrice de corrélations révèle que la longueur, le coefficient de variation et l'âge sont positivement corrélés entre eux. Cette covariation décrit simplement la croissance des larves et le fait que les tailles se dispersent avec l'âge, ce qui avait déjà été observé en examinant l'évolution du C_v des deux espèces (fig. 53).

Aucune covariation significative de γ_1 ou de γ_2 avec les autres paramètres considérés n'est observée chez la daurade. Chez le loup, par contre, les coefficients γ_1 et γ_2 sont corrélés entre eux, mais sont indépendants de l'âge ou de la longueur moyenne. Cette indépendance confirme les premières observations : pendant toute la période d'élevage larvaire, la majorité des populations étudiées conservent la même structure, qui est, en l'occurrence, proche de la normalité. La négativité de la corrélation, observée jusqu'à

Tableau 28. Matrice des corrélations totales entre l'âge, la longueur moyenne (L_m) et les descripteurs de populations larvaires de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*. C_v , coefficient de variation, γ_1 , coefficient de symétrie et γ_2 , coefficient d'aplatissement. Les valeurs en gras sont significatives au seuil de 0,1%.

	Loup					Daurade				
	C_v	γ_1	γ_2	âge	L_m	C_v	γ_1	γ_2	âge	L_m
C_v	1					1				
γ_1	-0,136	1				-0,037	1			
γ_2	0,148	-0,725	1			0,240	0,236	1		
âge	0,498	0,078	0,096	1		0,888	-0,003	0,365	1	
L_m	0,464	-0,003	0,161	0,956	1	0,869	0,007	0,380	0,970	1

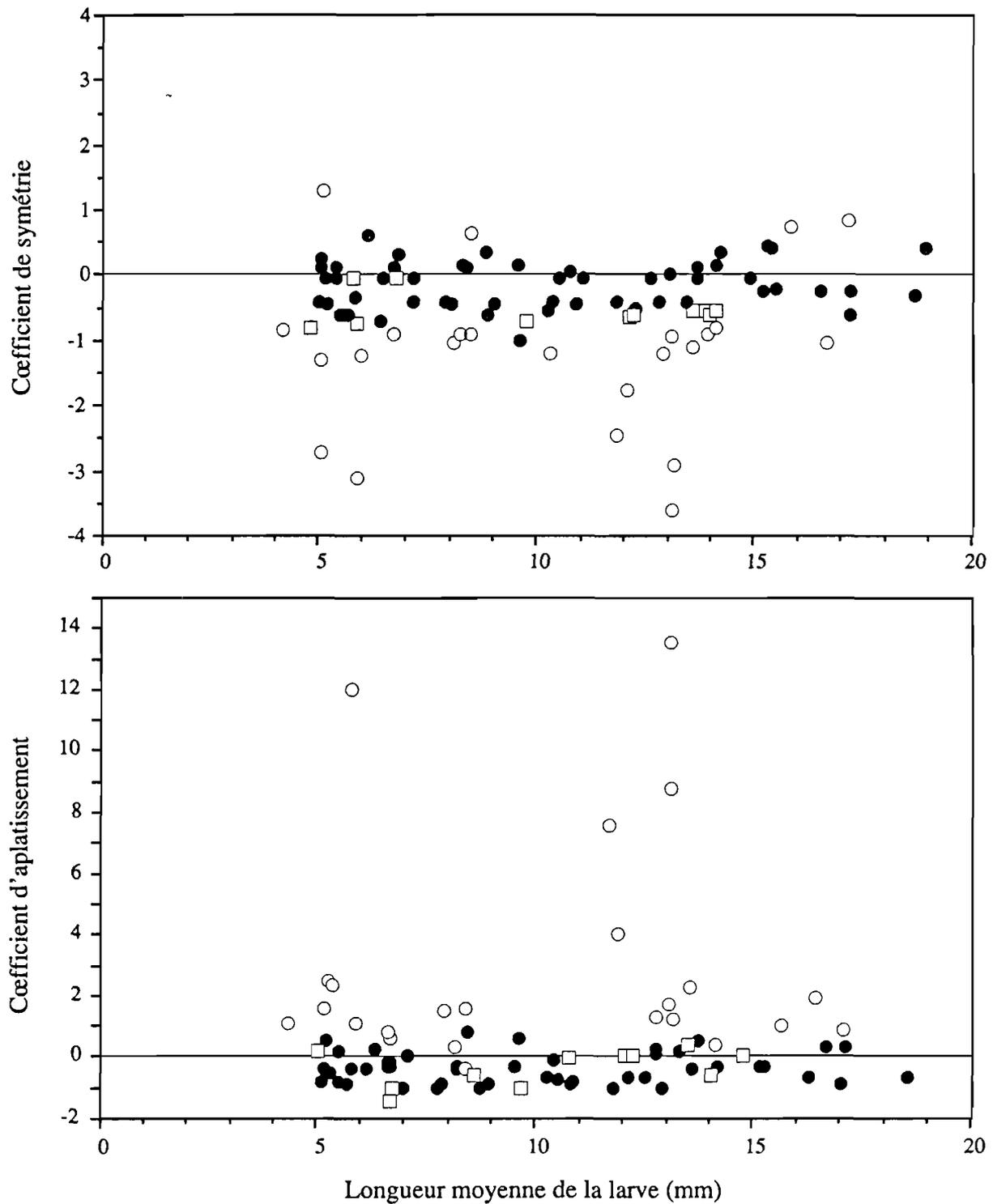


Figure 54. Évolution des coefficients de symétrie et d'aplatissement de 20 populations larvaires de *Dicentrarchus labrax* en fonction de la longueur moyenne des larves. (●), valeurs inférieures au seuil de normalité défini par AIVAZIAN (1978); (○), valeurs supérieures au seuil de normalité; (□) valeurs comprises entre les seuils inférieur et supérieur de normalité.

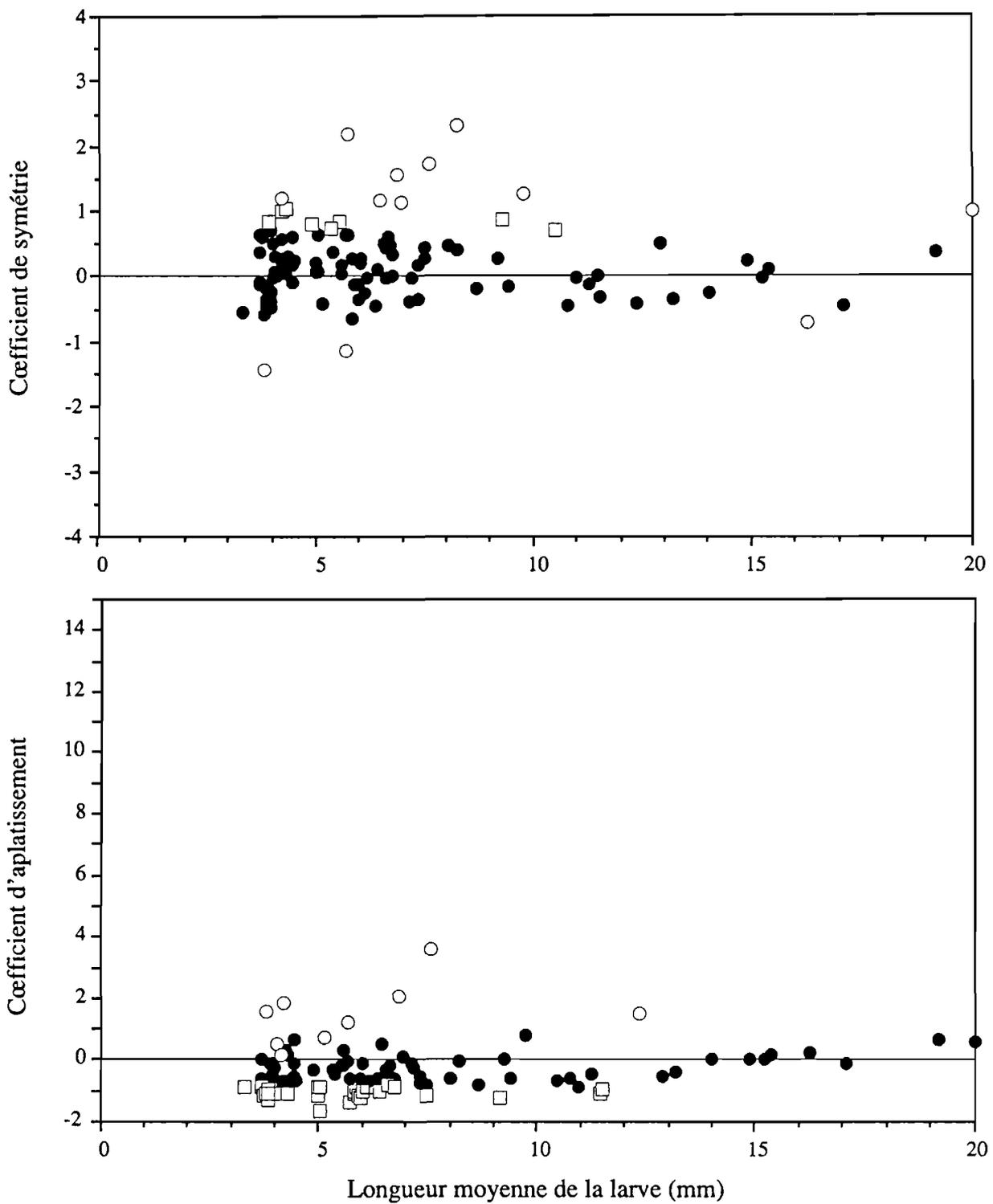


Figure 55. Évolution des coefficients de symétrie et d'aplatissement de 20 populations larvaires de *Sparus auratus* en fonction de la longueur moyenne des larves. (●), valeurs inférieures au seuil de normalité défini par AIVAZIAN (1978); (○), valeurs supérieures au seuil de normalité; (□) valeurs comprises entre les seuils inférieur et supérieur de normalité.

des tailles de 20 mm, signifie cependant que l'on a formation d'un lot de queue lorsque le mode d'une population s'affirme, ou, à l'inverse, qu'il y a apparition d'un lot de tête lorsque le mode d'une population s'estompe. L'examen des figures 54 et 55 montre que c'est plutôt le premier cas qui est observé. Cette observation traduit, en termes statistiques de structure de population, la maîtrise de la technique d'élevage du loup, qui, tout en produisant une population relativement homogène en taille, permet aux plus défavorisés de survivre, au moins jusqu'au sevrage.

L'ensemble de ces résultats se résume à l'existence de deux grandes tendances, qui opposent partiellement les deux espèces, dans la forme et la dispersion de leurs populations. La distribution normale des fréquences de taille représente, indéniablement, la caractéristique principale de la structure des populations larvaires, chez le loup comme chez la daurade. Occasionnellement, lorsque certaines populations s'écartent de cette loi générale, elles sont caractérisées par l'existence d'un mode marqué ($\gamma_2 > 0$) pour les deux espèces, mais également par la présence d'individus de petite taille chez le loup ($\gamma_1 < 0$) et d'individus de grande taille chez la daurade ($\gamma_1 > 0$). De plus, la dispersion en taille (C_v) du cheptel se stabilise chez le loup, lorsque les animaux atteignent 15 mm, alors qu'elle continue à augmenter pour la daurade. Comment expliquer de telles différences ? D'une façon générale, nous pensons que la dispersion en taille, l'asymétrie et l'aplatissement des distributions - traduisant l'hétérogénéité en taille d'un cheptel - constituent des indices du mauvais déroulement d'un élevage. En effet, l'inadéquation des conditions d'élevage favorise toujours les animaux les plus résistants, les plus "adaptables", et accentue la disparité de taille naturelle provenant de l'existence de potentiels génétiques différents entre les individus. Poussée à l'extrême, cette inadéquation se traduit par la mortalité d'une partie ou de la totalité du cheptel. De ce fait, les conditions d'élevage utilisées pour le loup seraient mieux adaptées à l'espèce que celles préconisées pour la daurade, du fait d'une dispersion relativement limitée au-delà d'une taille moyenne de 15 mm. La technique d'élevage intensif de la daurade est en cours d'optimisation, alors que celle du loup bénéficie déjà des résultats d'une dizaine d'années de recherche.

L'augmentation rapide et similaire du coefficient de dispersion, constatée chez les deux espèces entre le premier jour d'élevage et le sevrage (15 mm), pourrait résulter, au cours de cette phase sensible caractérisée par d'importants changements morphologiques et physiologiques (§ III.1.1), de différences individuelles d'adaptation aux conditions d'élevage. Ces différences d'adaptation s'exprimeraient par des différences de croissance. Chez le loup, la stabilisation de la dispersion au-delà de 15 mm signifierait ainsi une bonne adéquation de l'ensemble des individus ayant survécu au sevrage aux conditions nouvelles auxquelles ils sont soumis après le sevrage, la structure de population acquise au cours de cette étape se maintenant par la suite. Chez la daurade, les différences d'adaptation se poursuivraient au-delà du sevrage, accroissant ainsi continuellement les différences de taille. Le comportement territorial marqué de cette espèce, son agressivité et le fait qu'elle supporte, moins bien que le loup, les charges importantes utilisées en culture intensive pourraient être des causes possibles d'une certaine inadéquation des techniques d'élevage actuelles imposées à l'animal après le sevrage.

4. ANOMALIES DE CROISSANCE

Lorsque les conditions optimales d'élevage ne sont pas atteintes, les normes de croissance, de dispersion et de structure, qui viennent d'être décrites, ne sont pas observées. Dans le but de fournir une aide au diagnostic des anomalies de croissance, les principaux facteurs (et leurs effets) connus à ce jour pour perturber la croissance des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* sont résumés dans ce chapitre. En règle générale, les perturbations de croissance que peut subir un cheptel se manifestent soit par une diminution globale du taux de croissance, soit par une augmentation de la dispersion en taille et/ou une modification de la structure de la population (apparition de lots de tête et de lots de queue).

Les ralentissements de croissance ne découlent cependant pas tous d'une mauvaise conduite de l'élevage. Chez la larve, certains ralentissements peuvent être liés à l'existence de rythmes endogènes. C'est le cas, par exemple, de rythmes d'une périodicité de 29 jours, mis en évidence par l'analyse

des otolithes de loup, qui montrent un arrêt de croissance presque total en phase lunaire descendante (PLANES, 1993). KLAUDATOS *et al.* (1990) décrivent, également chez le loup, 4 phases de croissance différentes pendant les 120 heures qui suivent l'éclosion. Les premières 24 h sont caractérisées par une croissance rapide (la larve est dans une phase de différenciation morphologique; elle utilise l'énergie de son vitellus), les deux jours suivants sont caractérisés par une croissance ralentie (la larve utilise partiellement son globule lipidique). Pendant la troisième phase, la croissance, intermédiaire, dépend de la réussite de la transition à l'exotrophie (la larve achève d'utiliser son globule lipidique). La dernière phase est caractérisée par une reprise de croissance due à l'amélioration des capacités de prédation et de nage de la larve, qui trouve son énergie uniquement dans l'alimentation externe. Enfin, dernier exemple, l'existence de rythmes alimentaires circadiens, conservés même en conditions d'éclairage continu, doit également provoquer des ruptures de rythmes de croissance, qui ne sont cependant pas perceptibles avec nos méthodes de mesure (RE et ROSA, 1985; RONZANI-CERQUEIRA, 1986).

Les anomalies du taux de croissance, relevant de conditions d'élevage inadéquates, se superposent à ces variations "naturelles". Pendant l'élevage larvaire, les principaux facteurs limitants trouvent le plus souvent leur origine dans les conditions de milieu - qu'il s'agisse de facteurs biotiques ou abiotiques - ou dans l'alimentation.

4.1. Influence des facteurs abiotiques et biotiques

L'inadéquation de certains paramètres du milieu dans lequel évolue la larve peut être liée à leur niveau d'intensité, mais également à leur manque de stabilité. Toute modification des paramètres abiotiques qui définissent son environnement peut, en effet, être considérée comme un stress, dans la mesure où elle nécessite une adaptation physiologique de l'animal à un milieu nouveau. La réponse de l'organisme à un facteur d'agression s'effectue ensuite différemment selon la nature du stress, le temps d'exposition à l'agression, le "vécu" de l'animal, ses capacités individuelles de résistance

et ses possibilités d'adaptation ou de récupération (KENTOURI et DIVANACH, 1985).

Beaucoup d'altérations de croissance trouvent leur origine dans cette instabilité du milieu. Il est cependant rare d'en trouver la description, et encore moins la quantification, dans la littérature, car leur étude serait trop complexe. Ainsi, la plupart des travaux qui relatent les anomalies de croissance des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* font plutôt référence aux niveaux d'intensité des paramètres d'environnement tels que l'éclairement, la couleur des bassins, la température ou la salinité. Il en est de même pour la densité larvaire.

L'éclairage

Les conditions d'éclairage comprennent à la fois la photophase et l'éclairement. Le lien entre photophase et croissance s'exprime à travers la probabilité de rencontre entre la larve et sa proie : plus la photophase est longue, plus les chances de rencontre entre les deux sont grandes et plus les taux d'ingestion, donc les taux de croissance, sont élevés. L'intensité de l'éclairement conditionne, quant à elle, la capacité de la larve à percevoir sa proie. Lorsqu'elle est inférieure au seuil de vision de larve, elle inhibe la consommation. Au-delà de cette limite, elle agit directement sur l'acuité visuelle et la sensibilité au contraste (vision diurne grâce aux cônes de la rétine ou nocturne grâce aux bâtonnets). Les infinies combinaisons possibles entre la durée de la photophase et l'éclairement ne permettent pas de résumer de façon simple les perturbations de croissance induites par des conditions d'éclairage inadéquates. De plus, les interactions avec les divers états des autres facteurs (température, salinité, valeur énergétique des proies, etc.) compliquent d'autant le problème. Certains travaux de base permettent cependant de cerner les limites acceptables par les larves de loup et de daurade.

Chez le loup, des retards de croissance marqués sont observés pour certains niveaux de photophase : ils peuvent atteindre jusqu'à 30% (en longueur) au 30ème jour d'élevage, sous une photophase de 9 heures (D.L. 9-15) par rapport à un éclairage continu (RONZANI-CERQUEIRA, 1986). Des retards de moindre ampleur sont observés pour les niveaux

d'éclairement : ils sont de l'ordre de 10% (en longueur) chez des larves âgées de 14 jours élevées sous éclairage artificiel (tube fluorescent lumière du jour, 2 fois 20 W à 0,5 m de la surface) par rapport à des larves élevées sous un éclairage naturel (JOHNSON et KATAVIC, 1984). Ils ne sont que de 4% pour des éclairages de moins de 100 lux, par rapport à des éclairages compris entre 100 et 1 000 lux (CORNEILLIE, 1989). BARAHONA-FERNANDEZ (1979) obtient, par ailleurs, un optimum de croissance avec une photophase comprise entre 14 et 16 heures (cycle de 24 h) et un niveau d'éclairement compris entre 800 et 1 000 lux pendant la première semaine d'élevage, puis compris entre 1 400 et 3 500 lux jusqu'à 40 jours.

A l'inverse du loup, l'effet de la photophase sur la croissance de la larve de daurade est moins évident que celui de l'éclairement. Après 30 jours d'élevage sous une photophase de 12 heures (D.L. 12-12), les larves présentent un retard de croissance de 10% en longueur par rapport à celles qui sont soumises à une photophase de 24 heures (D.L. 24-0) (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). PEGUINE (1984) et TANDLER et HELPS (1985) citent des pertes de 15% en poids pour des conditions similaires. Pour la même période d'élevage, un éclairage de 150 ou 300 lux provoque un retard de croissance en longueur de 10 à 15% par rapport à 600 ou 1500 lux (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). Une diminution de croissance par deux a été observée, après 12 jours seulement, en utilisant des éclairages de 205 lux au lieu de 1370 lux (TANDLER et MASON, 1983).

La couleur des bassins

La couleur des bassins se révèle être d'une importance capitale pour la croissance des deux espèces. Chez le loup, la couleur blanche de la paroi des bassins d'élevage provoque, pendant les 40 premiers jours de l'élevage larvaire, des ralentissements de croissance de 30% par rapport à des animaux élevés en bassin noir (RONZANI-CERQUEIRA, 1986). L'effet de ces deux couleurs est inversé chez la daurade, pour laquelle des retards de 13% sont induits par la couleur noire (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). Ces auteurs expliquent le retard de croissance par les difficultés qu'éprouvent les larves à s'alimenter, en raison d'un problème de repérage de proies dans le milieu (problème de

contraste). La couleur du fond des bassins, par contre, n'interfère ni avec la croissance, ni avec la survie des deux espèces.

La température

Parmi tous les facteurs abiotiques, l'impact de la température sur la croissance est, sans conteste, le plus important. La croissance des larves de loup est positivement corrélée à la température, dans une gamme allant de 15 à 25°C. A 40 jours et à 25°C, les larves ont un poids 3 à 4 fois supérieur à celui des larves élevées à 20°C et 10 fois supérieur à celui des larves élevées à 15°C (RONZANI-CERQUEIRA, 1986). Une température constante de 15°C, pendant toute la phase larvaire, ralentit la croissance des larves, au point d'entraîner leur mort au bout de 55 jours. Le retard de croissance est perceptible dès le 7ème jour et s'élève à environ 5-10% (en longueur), lorsque les larves sont élevées à 12°C au lieu de 18°C (JOHNSON et KATAVIC, 1984). Chez des larves de 25 à 60 mg, la croissance optimale serait obtenue à des températures de 22°C (TESSEYRE, 1979; BOHAC et LISAC, 1983).

Chez la daurade, l'optimum de température pour la croissance larvaire est encore inconnu. Seules les limites thermiques d'incubation et de développement embryonnaire ont été étudiées. L'éclosion ne peut s'effectuer qu'entre 11 et 22°C. L'optimum se situe à 14,5°C et correspond au taux minimal d'anomalies de développement. TANDLER et SHERMAN (1981) comparent différentes températures d'élevage larvaire, mais ne portent des conclusions que sur la survie, qui évolue de façon inversement proportionnelle à la température, dans la gamme de 10 à 23°C.

Le peu de données disponibles sur les effets de la température est regrettable. Il serait souhaitable de définir avec plus de précision les températures optimales pour les deux espèces et particulièrement pour la daurade.

La salinité

La tolérance à la salinité est grande pour les deux espèces. Chez le loup, pendant les premières semaines de l'élevage, la croissance est meilleure à des salinités basses et ceci d'autant plus que la température est élevée (JOHNSON et

KATAVIC, 1986). Les meilleurs résultats sont obtenus à 25‰ et 18-21°C. Des retards de croissance en longueur de 11% sont observés à une salinité de 38‰, et de 20% à une salinité de 13‰. Par contre, chez les juvéniles de 90 jours (1 g environ), une salinité de 37‰ donnerait les meilleures croissances (ALLIOT et PASTOUREAU, 1979). L'instabilité de la salinité a été étudiée chez des larves de 60 jours (56 mg) : une baisse de salinité de 39 à 0‰ en 24 heures provoque une mortalité de 20%, qui n'apparaît qu'au bout de 24 h mais s'étend sur 3 jours, entraînant un arrêt de croissance de plusieurs jours chez les survivants (CHERVINSKI et SHAPIRO, 1980).

Chez la daurade, les seuls résultats connus concernent la survie et le taux d'anomalies du développement pendant le stade prélarvaire : à 18°C, l'éclosion est optimale pour des salinités supérieures à 30‰, le développement larvaire pour des salinités de 15-25‰ (FREDDI *et al.*, 1981).

La densité larvaire

Pour le loup en élevage larvaire, les effets de charge ne sont perceptibles ni sur la croissance ni sur la survie, dans les gammes étudiées de 30 à 50 larves par litre (BARNABÉ, 1976a) ou de 40 à 60 larves par litre (CALLECA-BARAHONA-FERNANDEZ, 1978).

A l'inverse, la croissance de la larve de daurade, dont le comportement territorial est très marqué, est affectée par la charge : un retard de croissance en longueur de 13% s'observe, après 30 jours d'élevage, chez des larves concentrées à la charge de 45 individus par litre au lieu de 23 (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989).

Ces gammes de densité larvaire sont les seules à avoir été étudiées à ce jour pour les deux espèces. Il convient de signaler, toutefois, que les écloveurs travaillent actuellement à des densités nettement supérieures (jusqu'à 150 larves par litre). Les effets néfastes éventuels de ces charges élevées, que l'on peut envisager au regard de ces résultats, sont inconnus.

4.2. Influence de l'alimentation

Lorsque les conditions de milieu ne sont pas à l'origine d'un

retard de croissance, les causes peuvent être recherchées dans les conditions d'alimentation. Il peut alors s'agir d'une carence nutritionnelle ou, plus simplement, d'un problème d'inaccessibilité de la nourriture.

4.2. 1. Nutrition

Les désordres physiologiques consécutifs à l'inadéquation de l'alimentation aux besoins d'un animal sont nombreux et très différents. Ils ont cependant en commun le fait d'induire des ralentissements de croissance. Ces anomalies apparaissent dès que l'alimentation s'écarte de façon trop importante (ou pendant trop longtemps) des besoins nutritionnels de l'espèce. Ces besoins, relativement bien définis pour de nombreuses espèces de poissons marins, demeurent très peu connus pour les larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*. La littérature dans ce domaine concerne, en fait, plus souvent les juvéniles de ces deux espèces et nous la citerons donc à défaut d'autres informations.

Lipides

Les besoins en lipides sont estimés à 12% de la ration journalière pour le loup de 30-50 g (ALLIOT *et al.*, 1974) ou de 0,4 à 1 g (MÉTAILLER *et al.*, 1977), et à 9% pour la daurade (PERSON-LE RUYET, 1989). Ce sont les besoins en acides gras essentiels des larves qui sont, en fait, les plus étudiés.

Chez le loup, pendant les 40 premiers jours d'élevage, CORNEILLIE *et al.* (sous presse) ont testé différents enrichissements lipidiques des artémies distribuées aux larves. Des teneurs en acides gras essentiels polyinsaturés de la série $\omega 3$ ($\omega 3$ -AGPI) de 370 mg par gramme d'huile permettent d'améliorer la croissance pondérale de 72% par rapport à un aliment carencé, alors que des teneurs de 175 mg par gramme n'autorisent que des gains de 35%. CORNEILLIE *et al.* (1990), analysant la teneur en acides gras de juvéniles de loup de 1-4 g pêchés dans le milieu naturel, montrent que l'acide eicosapentaénoïque (Ep) et l'acide docosahexaénoïque (Dh), deux acides gras essentiels, représentent 30% des acides gras totaux. Chez des larves élevées en laboratoire, les teneurs des acides gras totaux en

ces deux acides gras essentiels sont de 40% à l'âge de 1-3 jours. A l'âge de 30 jours, chez des larves bien portantes, ces taux ne sont plus que de 4% pour l'Ep et de 5,5% pour le Dh. Chez des larves mal portantes et au même âge, ils sont respectivement réduits à 2,8% et à l'état de trace.

Chez la daurade, des teneurs en ω 3-AGPI de 8,4 mg par gramme d'aliment distribué (poids sec) permettent de quadrupler la croissance de la larve après 22 jours d'élevage sur rotifères enrichis; l'augmentation de croissance pondérale est de 1263% contre 312% chez des larves nourries d'un enrichissement ne contenant que 0,8 mg de ω 3-AGPI par gramme d'aliment (KOVEN *et al.*, 1990). KOVEN *et al.* (1992) démontrent qu'il existe une relation linéaire entre la quantité de ω 3-AGPI présente dans l'aliment et le taux de croissance de la larve entre le 22ème et le 36ème jour d'élevage. Dans la gamme de concentrations testées par les auteurs, les taux de croissance vont du simple au double, le meilleur étant de 86,4%.

Protéines et acides aminés

MÉTAILLER *et al.* (1977) et ALLIOT et PASTOUREAU (1984) déterminent des besoins en protéines de 47-50% pour des loups de 0,4 à 1 g et de 40-55% pour des daurades de même taille. Pour des juvéniles de loup de quelques dizaines de grammes, SPYRIDAKIS (1989) définit des besoins en protéines digestibles équivalents à 38% de la matière sèche de l'aliment, pour un apport énergétique d'environ 15 MJ par kilogramme. HIDALGO et ALLIOT (1988) démontrent cependant que le niveau des besoins est étroitement dépendant de la température d'élevage. Pour des loups de 0,8 g, les besoins en L-arginine seraient de 18,5 g par kg d'aliment, soit 4,6% des protéines digestibles (TIBALDI *et al.*, 1993) et les besoins en L-lysine, de 21,7 g par kg d'aliment (TIBALDI et LANARI, 1991). La cinétique d'assimilation des acides aminés libres, provenant de diverses sources de protéines servant d'enrichissement pour les proies vivantes distribuées aux larves de loup, est étudiée par GATESOUBE (1986), qui signale qu'aucune amélioration des performances des larves n'est observée. Les besoins en méthionine sont chiffrés à 1,2-1,3% de la ration alimentaire pour le juvénile de loup de quelques grammes, soit de 18 à 20 mg par jour par 100 g de poids vif (THÉBAULT, 1983; ALLIOT *et al.*, 1985).

Glucides

C'est la source d'énergie la plus rare dans l'alimentation des poissons marins, qui ne possèdent qu'un équipement enzymatique restreint pour cette classe de composés. Les besoins en glucides essentiels sont donc peu étudiés; pour le loup, ils seraient de l'ordre de 6% (GUILLAUME, 1985).

Vitamines

La vitamine C a été étudiée chez des juvéniles de loup de 3 et 11 g (SAROGLIA et SCARANO, 1992). Les besoins semblent être d'au moins 200 mg de vitamine par kilogramme d'aliment. Chez les poissons d'un poids initial de 3 g, la différence de croissance est de 33% par rapport à des poissons nourris d'un aliment carencé. Cette différence est de 45% pour les poissons pesant 11 g en début d'expérience. Pour les juvéniles de daurade de 3 à 70 g, les besoins en vitamine B6 sont estimés à 0,08-0,90 mg par kilogramme de biomasse et par jour (KISSIL *et al.*, 1981).

Minéraux

Chez les poissons marins, l'essentiel des minéraux est assimilé directement à partir de l'eau de mer ou fourni en grande quantité dans les farines de poissons, qui constituent la base de tous les aliments artificiels. Seuls les apports en phosphore pourraient être limitants, car cet élément n'est disponible qu'en faibles quantités dans l'eau de mer (GUILLAUME, 1985). Les besoins du loup et de la daurade sont inconnus.

4.2. 2. Alimentation

Les études relatives à l'alimentation des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus* sont beaucoup plus nombreuses que celles traitant de leurs besoins nutritionnels. Elles concernent principalement les proies vivantes, qui constituent le premier élément de la séquence alimentaire. L'adéquation aux besoins de la larve est, dans ce cas, définie en fonction de la nature de la proie, de sa taille, de son comportement et de ses capacités d'échapper à la larve, de son appétence et de son abondance. Ces facteurs sont, bien entendu, modulés par l'action des paramètres du milieu tels que l'éclairement, l'hydrodynamisme du bassin ou la température, qui interviendront de façon directe sur

l'activité de chasse des larves (§ III.3.4.1) ou de façon indirecte sur les proies.

Pour l'élevage larvaire du loup et de la daurade, en conditions intensives, la répartition, la taille et l'abondance des proies sont les trois facteurs majeurs influençant la croissance. La nature des proies utilisées en culture intensive, en l'occurrence le rotifère et l'artémie, n'est pas forcément optimale pour les deux espèces. Elle est, avant tout, imposée par des nécessités économiques (possibilités de cultures très intensives, reproductibilité des techniques de production, coût abordable, etc..).

Répartition des proies

La lumière et l'hydrodynamisme des bassins conditionnent la répartition spatiale des proies et des larves (KENTOURI, 1985; TANDLER et HELPS, 1985; TANDLER et MASON, 1983, 1984) : une combinaison judicieuse de ces deux facteurs, optimisant la rencontre proie-larve, agira directement sur les possibilités de capture des proies par la larve et donc indirectement sur la croissance. OUNAÏS-GUSCHEMANN (1989) démontre ainsi, pour *Sparus auratus*, qu'une bonne homogénéisation des rotifères, par une combinaison adéquate du débit d'eau (20% de renouvellement par heure par le fond des bassins) et du débit d'air (50 ml min⁻¹ par le fond des bassins), permet le succès du passage à l'exotrophie. En cas d'échec, on observe un arrêt de croissance entre le 5ème jour et le 9ème jour d'élevage, suivi d'une importante mortalité.

Taille et nature des proies

Chez le loup, IIZAWA (1983) a montré que la taille des proies ingérées était définie par la largeur de la bouche de la larve et non par son ouverture. La capacité de préhension des proies par une larve est en outre déterminée par la largeur de la proie; la préférence de cette espèce va aux proies dont la largeur est comprise entre 33 et 100% de la largeur de la bouche de la larve.

Chez la larve de daurade, des tailles moyennes de rotifères de 100 à 200 µm permettent d'assurer une prise de nourriture maximale dès le 3ème jour qui suit la première alimentation. Aucune différence de croissance des larves n'est induite par

des proies dont la taille est comprise dans ces limites (OUNAÏS-GUSCHEMANN, 1989). Le *preferendum* de l'espèce se situerait cependant à 140 µm (KENTOURI, 1985). Les larves nourries de *Brachionus plicatilis* de type L (souche de grande taille), au lieu de la souche S (souche de petite taille), présentent ainsi, dès le 15ème jour d'élevage, un retard de croissance pondérale de 27% (POLO *et al.*, 1992). Des larves nourries de ciliés ou de rotifère *Syncheta triophthalma*, présentent des écarts positifs de croissance de 56% par rapport à des larves nourries classiquement avec *Brachionus plicatilis*; ce dernier est à la fois plus gros que les deux autres types de proies et d'une forme différente de celle de *Syncheta* (DIVANACH et KENTOURI, 1983).

Abondance des proies

Chez des larves de *Dicentrarchus labrax*, âgées de 10 jours et nourries de copépodes calibrés entre 74 et 185 µm, la densité optimale des proies est de 2 à 3 individus par ml (IIZAWA, 1983). Elle est de 4 à 5 proies par ml pour des larves âgées de 14 jours, nourries de rotifères, et de 2 proies par ml pour des larves de 43 jours, nourries de copépodes calibrés de 407 à 518 µm. D'après RONZANI-CERQUEIRA (1986), pour des larves âgées de 35 jours, la concentration optimale en artémies est d'environ 1 proie par ml. Entre 5 et 10 proies par ml, la digestion n'est pas complète et à 15 proies par ml, elle est totalement inhibée.

Pour *Sparus auratus*, TANDLER et MASON (1983) puis PEGUINE (1984) estiment que la densité optimale en rotifères se situe entre 10 et 15 proies par ml. TANDLER et MASON (1984) signalent également qu'une concentration trop importante de proies dans le milieu, supérieure à 16 rotifères par ml, provoque une perte d'appétit et un ralentissement de croissance. WINDELL *et al.* (1969) précisent que cela se traduit par une diminution de l'efficacité de la digestion et de l'assimilation, en raison d'un transit intestinal trop rapide aboutissant à une accumulation de nourriture non digérée. ALESSIO (1975) ainsi que PERSON-LE RUYET et VERILLAUD (1980) recommandent, pour leur part, des valeurs comprises entre 5 et 30 proies par ml. OUNAÏS-GUSCHEMANN (1989) démontre que, pour des larves de daurade âgées de moins de 15 jours, une concentration d'au moins 8 rotifères par ml est nécessaire. Passé l'âge de 20 jours, cette concentration

peut diminuer jusqu'à 3 rotifères par ml sans affecter la consommation de la larve.

Sevrage

Des sevrages trop précoces, effectués dans les conditions actuelles (environnement et alimentation), perturbent la croissance de la larve. Des différences de poids de 93% s'observent chez des larves de loup âgées de 40 jours, selon que les animaux ont été sevrés à l'âge de 5 jours ou de 33 jours; cet écart est ramené à 70% si les larves sont sevrées à 20 jours (PERSON-LE RUYET *et al.*, 1993).

Ces résultats, obtenus à l'échelle expérimentale, ne sont pas appliqués à ce jour dans les écloséries où l'on pratique encore un sevrage à 40 jours pour les deux espèces. L'une des raisons réside dans l'inadéquation (coût/qualité) des granulés de sevrage.

5. CONCLUSIONS

Les normes de croissance des larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus auratus*, élevées en conditions intensives, correspondent, pour les 120 premiers jours d'élevage, à un passage de 5 à 55-70 mm, soit de quelques mg à 2,5-3,5 g pour le loup et de 4 à 45-65 mm, soit de quelques mg à 1-1,7 g pour la daurade .

Pendant cette même période, la dispersion en taille des populations de loup, estimée à partir du coefficient de variation, atteint 10% lorsque la taille moyenne du cheptel est de 15 mm environ et se stabilise à cette valeur pour des tailles moyennes supérieures. Chez la daurade, la dispersion en taille du cheptel augmente de façon continue et régulière, atteignant également 10% à la taille moyenne de 15 mm et 25% en fin d'élevage larvaire.

Lorsque les normes d'élevage sont respectées, la structure des populations reste quasiment normale tout au long de l'élevage, avec toutefois une tendance à l'apparition de modes marqués chez les deux espèces et le développement de lots de queue chez le loup et de lots de tête chez la daurade. La première phase de dispersion, commune aux deux espèces, peut s'expliquer par les bouleversements

physiologiques qui accompagnent la transformation de la larve en juvénile. Une relative inadaptation des larves des deux espèces aux conditions d'élevage subies lors de cette phase critique de leur vie, se traduisant par des différences de croissance entre les individus résistants et ceux moins adaptés, pourrait expliquer cette dispersion. La stabilisation ultérieure de ce paramètre chez le loup pourrait, dans ce cas, être due à une meilleure adaptation des individus aux conditions d'élevage postérieures au sevrage, peut-être par l'élimination sélective de la fraction la plus petite (la moins adaptée) de la population. Chez la daurade, l'accroissement continu de la dispersion pourrait traduire, globalement, une moins bonne maîtrise des conditions d'élevage.

Des anomalies de croissance peuvent être induites par des niveaux inadéquats de certains facteurs de milieu. Même si elle n'est en général que peu abordée, en raison des difficultés que cela représente, l'instabilité des facteurs du milieu intervient également. Dans ce domaine, la littérature traite surtout des effets de l'intensité des facteurs tels que lumière, température, hydrodynamisme, couleur des bassins, etc. Les nombreux travaux relatifs aux besoins nutritionnels des larves n'ont cependant pas épuisé le sujet et soulignent, pour de nombreux composés, l'insuffisance de données relatives à *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*.

CONCLUSION GENERALE

Comme beaucoup de disciplines avant elle, l'aquaculture des poissons marins a connu, au cours de ces dernières années - nous serions tentée de dire enfin - un essor rapide en Europe. Ce succès, que d'aucuns qualifieront, à juste titre peut-être, de relatif, tient avant tout à une bonne intégration commerciale des résultats significatifs acquis par la recherche dans ce domaine. Néanmoins, et en raison même de cette rapidité, ce développement a laissé dans l'ombre certains points fondamentaux liés tant à la validité des méthodologies employées, de façon pourtant routinière, qu'à la notion d'assurance qualité des poissons produits. Réunissant une sélection de critères de mesure et une analyse objective des méthodes "de terrain", ce travail a donc eu pour vocation essentielle de combler, au moins partiellement, certaines de ces lacunes, en fournissant une aide à l'estimation des performances de cheptels larvaires de loup et de daurade, élevés en conditions intensives. Il est conçu comme un guide méthodologique à l'usage des zootechniciens, journellement confrontés aux problèmes de quantification et d'évaluation qualitative de leurs stocks. La résolution du premier problème autorise, en effet, une estimation précise de la survie du cheptel, à différentes étapes de l'élevage, tandis que celle du second permet une définition correcte du développement des animaux, conforme à une norme de qualité acceptée par tous.

L'évaluation des stocks de poissons d'élevage a longtemps souffert de l'absence d'outils de dénombrement adaptés. Plus les poissons à dénombrer sont jeunes, plus la difficulté est grande, car les animaux sont en général trop fragiles pour être manipulés. Les méthodes permettant le dénombrement des stocks larvaires sont, par conséquent, rares et le plus souvent non éprouvées. La première partie de ce travail est consacrée à la définition de la précision des méthodes de dénombrement existantes et à l'établissement de leurs limites d'utilisation. Les méthodes de quantification analysées, de même que les méthodes nouvelles proposées, concernent les phases principales de l'élevage larvaire, de la ponte à l'estimation des populations de postlarves.

Trois méthodes de terrain couramment utilisées en aquaculture pour quantifier une population d'œufs sont ainsi étudiées. Ce sont : l'échantillonnage de la ponte, sa pesée globale et la mesure de son volume total. Chaque technique

possède des avantages et des inconvénients pratiques que l'utilisateur connaît bien. Leur précision n'avait cependant jamais été évaluée pour les espèces de poissons marins. De notre analyse et de nos améliorations, il ressort que la technique d'échantillonnage semble la mieux adaptée pour effectuer une estimation sommaire et rapide du nombre d'œufs contenus dans une ponte. Elle est cependant trop variable, en relatif comme en absolu, pour être utilisée à d'autres fins. La technique de pesée peut lui être substituée avec avantage, car il s'agit de la méthode la plus rapide. Dans les conditions d'utilisation préconisées, elle est reproductible et donne une très bonne estimation de la quantité réelle d'œufs. Il est cependant risqué de vouloir l'employer en dehors des limites étudiées. Enfin, la technique volumétrique est peut être la méthode la moins rapide, mais elle est la plus fiable, en relatif et en absolu, et constitue, à notre avis, la meilleure des trois méthodes.

L'étude effectuée sur le dénombrement des stades larvaires les plus jeunes révèle qu'en l'état actuel des connaissances et dans les conditions d'élevage intensif, il est possible de dénombrer des larves à l'éclosion lorsqu'elles sont concentrées dans une cuve de collecte. Il est toutefois pratiquement impossible d'estimer correctement une population de larves âgées de quelques jours dans un bassin d'élevage en raison de leur fragilité et de leur comportement grégaire. Pour avoir une estimation précise du taux de survie larvaire, il est donc conseillé de rapporter le nombre de survivants, en fin d'élevage, au nombre d'œufs introduits directement dans les bassins. Une telle pratique présente cependant l'inconvénient majeur de ne pas permettre l'évaluation du taux d'éclosion et de ne plus pouvoir distinguer la part de la mortalité liée aux défauts intrinsèques de la ponte de celle provoquée par les techniques d'élevage elles-mêmes.

Enfin, nous avons estimé la précision et l'efficacité, inconnues jusqu'à ce jour, des deux seules méthodes de dénombrement employées, en écloserie, pour dénombrer les postlarves et les juvéniles en fin d'élevage larvaire. Il s'agit de la pesée et du comptage visuel total. La première méthode concerne les poissons de quelques grammes pouvant être manipulés à l'épuisette, ce qui permet d'estimer le cheptel en pesant un échantillon dénombré et la population toute entière. La

seconde s'applique aux postlarves de quelques dizaines de milligrammes qui ne peuvent être exondées sans provoquer d'importantes mortalités; elles sont donc dénombrées une à une, manuellement, lors de leur transfert dans les bassins de prégrossissement. Cette méthode, fastidieuse, était la seule utilisée pour l'estimation d'une population de postlarves de cette taille. Nous avons donc proposé, en substitut, une méthode fondée sur la photographie (en un ou plusieurs clichés) de toute la population et son dénombrement, par pointage des postlarves sur chaque cliché ou sur une fraction de chaque cliché. La comparaison des trois méthodes montre que la méthode de pesée est la technique la plus rapide; elle est cependant traumatisante pour les poissons et sa précision est totalement dépendante de la dispersion en poids de la population. Le comptage visuel total est la méthode la plus pénible, tant pour le manipulateur que pour les poissons; sa précision est impossible à calculer ou à prédire, puisque totalement dépendante de l'adresse du manipulateur. La méthode photographique est, de loin, la plus précise et la plus reproductible; elle a surtout l'avantage de permettre la séparation des opérations de transfert et de comptage des poissons. Bien que moins rapide que la pesée, elle est cependant moins traumatisante pour le poisson, puisqu'elle ne nécessite pas son émergence. Cette méthode est la seule utilisable pour une estimation quantitative précise des populations de larves de quelques milligrammes.

Le problème de l'évaluation de la qualité d'un cheptel réside, quant à lui, dans l'absence ou la mauvaise définition des normes de référence. La deuxième partie de ce travail fournit, à cette fin, des indices morphologiques et comportementaux précis répondant à ce besoin. La notion de qualité peut être abordée de manière globale ou individuelle, selon qu'elle décrit le cheptel ou l'individu. Ainsi, la survie, la croissance, l'homogénéité du cheptel et son comportement sont des descripteurs de population se rapportant au bon déroulement de l'élevage. Les critères morphologiques décrivent, quant à eux, la qualité intrinsèque du poisson. Les critères retenus ici sont directement appréciables par l'éleveur dans son éclosion. Ils sont répartis en trois catégories et concernent la morphoanatomie, l'éthologie et la morphométrie des deux espèces.

Les critères morphoanatomiques proposés permettent

d'identifier la conformité de certains organes et de les replacer dans le contexte d'une chronologie normale du développement de la larve. La chronologie de certains événements clés de ce développement, référencée par rapport à la taille et à l'âge de la larve, est ainsi décrite. Certaines anomalies du développement, apparaissant dès l'éclosion ou plus tardivement au cours de l'élevage, affectent l'animal en entier, comme dans le cas des torsions du corps ou, plus spécifiquement, certains organes ou parties du squelette. Parmi les principales anomalies relevées, il convient de citer : les calculs urinaires, la non fonctionnalité de la vessie nataoire, les déformations des mâchoires et/ou des opercules, les lordoses. L'aspect, la fréquence, la période d'apparition et les conséquences de ces anomalies sont décrits, sur la base d'observations que nous avons réalisées pendant une dizaine d'années à la station IFREMER de Palavas et dans une vingtaine d'écloseries françaises et étrangères. Les calculs urinaires sont observés chez les larves dès l'éclosion; leur fréquence d'apparition varie de façon aléatoire d'un cheptel à l'autre; ils ne sont pas forcément létaux; leur origine demeure inconnue. La non fonctionnalité de la vessie nataoire affecte systématiquement toutes les larves qui n'ont pas accès à la surface au début de la période larvaire; elle provoque d'importants retards de croissance, une mortalité significative et l'apparition de déformations lordotiques. Des solutions concrètes sont proposées, qui permettent soit de trier les individus anormaux, soit d'améliorer le taux d'inflation primaire de cet organe, permettant ainsi de supprimer les lordoses associées. Les déformations mandibulaire et operculaire affectent les larves depuis l'éclosion; certaines catégories sont létales, d'autres persistent jusqu'au stade adulte. Dans ce cas, les malformations operculaires affectent plus gravement la croissance et la survie que les malformations mandibulaires. La résistance des animaux déformés, dépendant de la gravité de la malformation, est diminuée par la compétition. Les écarts de croissance expriment des potentialités différentes liées au type de malformation.

Problème pathologique majeur des élevages de loup et de daurade pendant de nombreuses années, la lordose déforme la colonne vertébrale aux environs de la vertèbre 15 chez tous les alevins dépourvus de vessie nataoire fonctionnelle et

aux environs de la vertèbre 9 chez les autres. Les déformations engendrées par l'absence de vessie natatoire fonctionnelle sont irréversibles, même en cas d'inflation tardive de cet organe. A l'inverse, chez les poissons possédant une vessie normalement conformée, elles s'atténuent sans toutefois disparaître. Dans les deux cas, des conditions de nage intenses pendant la phase nurserie augmentent la fréquence d'apparition des lordoses. Dans le cas des animaux dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle, elles aggravent aussi la courbure de la déformation. Le recensement de l'essentiel des informations bibliographiques disponibles sur le problème des anomalies squelettiques nous a conduit à envisager l'hypothèse d'une origine commune à ces différentes malformations (operculaires, maxillaires et vertébrales). Celles-ci pourrait être liée à des troubles de l'ostéogenèse. Les conditions hydrodynamiques des milieux d'élevage ne constitueraient, dans le cas des malformations lordotiques, qu'un révélateur du problème. Une revue exhaustive des troubles connus de l'ostéogenèse des poissons, à l'origine de malformations vertébrales, montrent que ceux-ci sont principalement induits par des désordres nutritionnels ou par la toxicité de certains éléments ingérés. Ils affectent la trame osseuse elle-même -essentiellement en modifiant le métabolisme du collagène- ou perturbent les processus de fixation du calcium et du phosphore. Sans écarter l'hypothèse d'une carence en vitamine C, nous suggérons qu'une hypervitaminose D pourrait entraîner la formation de calculs urinaires et l'apparition de malformations squelettiques (ostéomalassie) en provoquant un déséquilibre homéostatique du calcium et du phosphore.

Enfin, notre travail s'achève sur une étude limitée de deux autres catégories de critères que nous avons retenus comme estimateurs potentiels de la qualité du cheptel. Certains critères éthologiques, qui reposent sur des descriptions précises de ce que doivent être la répartition spatiale, le comportement natatoire et le comportement trophique des larves aux différentes phases de l'élevage, permettent d'estimer l'état de santé instantané du cheptel ou son avenir immédiat. De ce fait, la connaissance de l'évolution de l'équipement sensoriel des larves permet de mieux comprendre également certains de ces comportements et d'orienter la recherche de certaines conditions d'élevage néfastes au développement de la larve.

Les critères morphométriques décrivent les standards de croissance en longueur, de croissance pondérale, de dispersion et de structure de populations élevées selon les normes de la technique intensive.

Les niveaux de performance et de variabilité présentés dans ce travail constituent l'état actuel du savoir-faire en zootechnie larvaire intensive pour le loup et la daurade. Appliqué de façon stricte et rigoureuse, ce savoir-faire a permis d'obtenir des résultats suffisamment honorables pour permettre le développement d'une activité industrielle pour ces deux espèces. Il serait cependant dangereux d'imaginer que le chapitre est clos car beaucoup de travail reste à accomplir. Il convient notamment - et ce n'est pas une mince affaire - de faire évoluer certaines mentalités actuelles : une attitude critique vis-à-vis des outils disponibles, une bonne connaissance de leurs limites d'utilisation, la volonté permanente d'en créer de nouveaux lorsqu'ils font défaut, ou encore le souci constant d'une assurance qualité sont, en effet, autant de défis trop rarement relevés dans la profession, particulièrement du côté recherche. Mais la voie est, sans aucun doute, pénible, voire ingrate, car les avancées dans ce domaine ne sont que difficilement payées de retour.

Une thèse d'état résume généralement une part importante de l'activité professionnelle de l'auteur. A ce titre et parce que ses craintes ou ses souhaits en matière d'avenir ne transpirent qu'occasionnellement dans le corps principal de l'ouvrage, c'est dans la conclusion que l'auteur se livre, traditionnellement, au périlleux exposé des perspectives ouvertes par ses propres recherches. Vaste programme? Acte gratuit? En tout cas, projection sans conteste utopique de ses désirs secrets. L'auteur souhaite, au moins une fois dans sa vie, exprimer clairement sa position sur le sujet; écrire tout ce qui, à son avis, représenterait le sel de son existence de chercheur si, d'aventure, la possibilité lui était offerte d'appliquer son point de vue; livrer au lecteur, en dehors de toutes considérations logistico-financières, ce qui devrait impérativement être accompli, sous peine de ruiner toute possibilité d'avenir de sa discipline. La lecture des trop rares mémoires de thèse en aquaculture - si l'on se limite aux seules thèses d'état françaises - est à ce titre édifiante, car elle nous fournit à peu près autant de visions personnelles sur

la place de l'aquaculture en France ou dans le monde que d'auteurs ayant assumé leur rédaction : pragmatique, sceptico-philosophique, écotechnologique ou absente. Nous n'omettrons donc pas de sacrifier à la coutume et laisserons au lecteur le soin de trouver le qualificatif le mieux adapté au présent mémoire.

"Plus de précision et de contrôle" pourrait être l'un des mots d'ordre guidant l'aquaculture de demain, pour peu que l'on soit pénétré de l'importance de ces besoins, c'est-à-dire que l'on soit convaincu du fait que seuls les travaux construits sur des bases solides et reproductibles sont susceptibles de faire progresser cette discipline de façon significative.

Il serait non seulement souhaitable d'améliorer encore la précision des mesures - afin de diminuer l'incertitude autour des paramètres attestant de la bonne conduite des élevages - mais également nécessaire de maintenir un flux constant de méthodes nouvelles, qui viendraient renforcer l'arsenal existant. Établir une liste détaillée des besoins serait hors de propos ici et nous nous contenterons d'aborder le problème sous un autre angle. Ainsi, au vu des progrès réalisés ces dernières années, il peut paraître surprenant, pour un lecteur non averti, de voir que nous ne sommes pas en mesure, par exemple, de dénombrer correctement des populations de prélarves de loup ou de daurade. Cet exemple illustre bien, au-delà de certaines difficultés techniques évidentes, la nature des freins rencontrés en aquaculture, comme dans toute autre discipline : l'obstacle ne réside pas, à notre avis, dans une incapacité technique à mettre au point une méthode adaptée, mais, reformulant ce qui était écrit quelques lignes plus haut, plutôt dans l'absence d'une identification claire du problème ("est-ce vraiment important?"), et/ou l'absence de volonté nette de dégager les moyens de le résoudre ("il y a des problèmes plus urgents!"). En d'autres termes, les améliorations que nous pourrions apporter dans l'avenir dépendront avant tout de l'effort que nous voudrions bien consentir.

Bien que cruciaux, les besoins de précision et de contrôle ne doivent cependant pas négliger les contraintes financières inhérentes à la profession. Les améliorations techniques ou les méthodes nouvelles proposées, lorsqu'elles sont, à terme,

destinées à être transférées vers le secteur industriel, devront toujours tenir compte des capacités d'adaptation de ce dernier. Il est tout à fait envisageable, par exemple, de mettre au point des méthodes automatiques de comptages d'oeufs ou d'alevins, alliant systèmes optiques de mesure et traitement informatisé des images. Leur précision serait, sans conteste, au moins équivalente sinon supérieure à celles des méthodes décrites ici et le temps d'exploitation des données serait considérablement réduit. Le coût d'investissement serait toutefois difficilement supportable pour des exploitations de petite taille, les plus nombreuses à l'heure actuelle.

Plus de précision serait également souhaitable dans la connaissance des besoins des espèces. Que ce soit dans le domaine des conditions d'environnement ou dans celui des besoins alimentaires, l'amélioration des connaissances permettrait d'augmenter les performances moyennes des élevages et d'améliorer la qualité des poissons produits, à l'heure où les prix de vente de ces derniers s'écroulent. Certaines pistes pourraient être aisément suivies, à court terme, avec, à la clé, des améliorations sensibles. En zootechnie pure, signalons la détermination des conditions optimales de température, de salinité et de charge larvaire. Ces paramètres sont en effet trop peu connus, en particulier pour la daurade. Des progrès sensibles pourraient également être acquis concernant la qualité des oeufs. Si l'on se réfère aux résultats acquis sur d'autres espèces de poissons, comme la daurade japonaise par exemple, un régime alimentaire adéquat des géniteurs permettrait de "doper" les réserves vitellines de l'oeuf et d'améliorer, de ce fait, la qualité de la prélarve. Une meilleure détermination des besoins nutritionnels des larves et des juvéniles de loup et de daurade, associée à une connaissance accrue des mécanismes de l'ostéogenèse, augmenterait les chances de résoudre, peut-être de manière définitive, les problèmes de malformations squelettiques, en particulier celles affectant les opercules chez la daurade et la colonne vertébrale chez le loup. Enfin, s'agissant des problèmes de nutrition *sensu stricto*, un progrès significatif sera atteint lorsque l'on aura remplacé totalement l'emploi des proies vivantes par des aliments artificiels performants. Ce but paraît aujourd'hui envisageable, tout au moins à l'échelle expérimentale, et pourrait être

poursuivi en plusieurs étapes. Rappelons qu'un gain de dix jours dans la date du sevrage, par l'utilisation de granulés adaptés, permettrait de réduire de moitié le prix de revient d'un alevin, en réduisant significativement les besoins en proies vivantes. Les gains à attendre d'une telle évolution, pour ne pas dire révolution, signeraient assurément la fin de la phase "préhistorique" de l'aquaculture des poissons marins.

Les recherches zootechniques classiques devraient cependant atteindre assez rapidement leurs limites. Au risque de paraître excessivement optimiste, nous pensons que l'essentiel a été accompli dans ce domaine. La courbe évolutive des résultats, que ce soit en fonction du temps ou des efforts déployés, atteindra très rapidement, si ce n'est pas déjà le cas, une phase asymptotique, dont la limite sera constituée par les caractéristiques biologiques propres des deux espèces. En d'autres termes, les gains attendus de ce modèle zootechnique classique seront, à moyenne échéance, de plus en plus faibles en regard des efforts consentis. Remettant en cause un vieil adage d'aquaculteur selon lequel "la technique doit évoluer et non le poisson", nous pensons que les étapes futures ne seront possibles que lorsque nous aurons déplacé la limite de l'asymptote, c'est-à-dire lorsque nous aurons changé les caractéristiques intrinsèques des poissons. L'amélioration génétique des poissons marins ne relève plus de l'utopie, ainsi que l'attestent les diverses tentatives réalisées en ce domaine. Un effort de réflexion doit cependant être mené par l'ensemble de la profession, afin de déterminer les meilleurs critères de sélection des futures souches. Nous retiendrons, en vrac, l'adaptation à des températures spécifiques ou à des charges élevées, la capacité de résistance à un sevrage très précoce, des taux de croissance et de survie améliorés, la production de femelles stériles. Cette liste, loin d'être exhaustive, n'a pour seul but que d'illustrer les innombrables possibilités de ce qui pourrait bien constituer l'aquaculture de demain.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGRAWAL N.K. et C.L. MAHAJAN, 1980. Nutritional deficiency disease in an Indian major carp, *Cirrhina mrigala* Hamilton, due to avitaminosis C during early growth. *J. Fish. Dis.*, 3 : 231-248.
- AGRAWAL N.K., JUNEJA C.J. et C.L. MAHAJAN, 1978. Protective role of ascorbic acid in fishes exposed to organochlorine pollution. *Toxicology*, 11 : 369-375.
- AIVAZIAN S., 1978. Étude statistique des dépendances. Éditions de Moscou, 236 pp.
- AKIYAMA T., MURAI T. et K. MORI, 1986a. Role of tryptophan metabolites in inhibition of spinal deformity of Chum Salmon fry caused by tryptophan deficiency. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 52 (7) : 1255-1259.
- AKIYAMA T., MURAI T. et T. NOSE, 1986b. Oral administration of serotonin against spinal deformity of Chum Salmon fry induced by tryptophan deficiency. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 52 (7) : 1249-1254.
- AKIYAMA T., KABUTO H., HIRAMATSU M., MURAI T. et K. MORI, 1989. Effects of dietary 5-hydroxy-L-tryptophan for prevention of scoliosis in tryptophan-deficient Chum Salmon fry. *Nippon Suisan Gaikokushi*, 55 (1) : 99-104.
- AL-ABDUL-ELAH K., AKATSU S. et S.K. TENG, 1983. Effects of water temperature and water turbulence on the growth, survival and occurrence of initial swimbladder inflation in sobaity (*Acanthopagrus cuvieri*) larvae. *Ann. Res. Rep. Kuwait Inst. Sci. Res.*, 8 : 46-48.
- ALESSIO G., 1975. Riproduzione artificiale di orata, *Sparus aurata* L. (Osteichthyes, Sparidae), 5e - Primi risultati sull'allevamento ed alimentazione delle larve e degli avantotti. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 30 (1) : 71-92.
- ALLIOT É. et A. PASTOUREAUD, 1979. Influence de la salinité sur la croissance et l'utilisation des aliments chez les loups juvéniles (*Dicentrarchus labrax*). *Vie Marine*, 1 : 13-17.
- ALLIOT É. et A. PASTOUREAUD, 1984. Les besoins alimentaires et leur couverture chez le bar et chez la daurade. In : L'Aquaculture du bar et des Sparidés. G. Barnabé et R. Billard Éditeurs, INRA, Paris, 337-349.
- ALLIOT É., PASTOUREAU A. et J. PATROIS, 1976. Study of protein efficiency of some fish meals in the diet of sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Thetys*, 8 (4) : 335-338.
- ALLIOT É., FEBVRE A., MÉTAILLER R. et A. PASTOUREAUD, 1974. Besoins nutritifs du Bar (*Dicentrarchus labrax*). Étude du taux de protéines et du taux de lipides dans le régime. *Actes de colloque CNEXO*, 215-228.
- ALLIOT É., HIDALGO F., PASTOUREAUD A. et H. THÉBAULT, 1985. Évaluation des besoins nutritionnels chez le loup juvénile (*Dicentrarchus labrax*). In : Vie marine, IV Colloque Pluridisciplinaire Franco-Japonais d'Océanographie. H.J. Ceccaldi et G. Champalbert Éditeurs, Marseille, 16-21 Septembre. Fascicule 8 : 65-78.
- ANDREWS J.W., MURAI T. et C. CAMPBELL, 1973. Effects of dietary calcium and phosphorous on growth, food conversion, bone ash and hematocrit levels of catfish. *J. Nutr.*, 103 : 766-771.
- ANONYME 1983a. Fiches biotechniques d'aquaculture. Le loup. *CNEXO, Paris*, 102 pp.
- ANONYME 1983b. Fiches biotechniques d'aquaculture. La dorade. *CNEXO, Paris*, 31 pp.
- AUDINEAU P. et J.P. BLANCHETON, 1986. Production d'algues unicellulaires. *Rapport interne, IFREMER, Station Expérimentale d'Aquaculture de Palavas-Les-Flots*, 20 pp.
- AUDINEAU P., COVES D. et J.P. HAMEURY, 1984. Production des proies vivantes *Brachionus plicatilis* et *Artemia salina*. *Rapport interne, IFREMER, Station Expérimentale d'Aquaculture de Palavas-Les-Flots*, 26 pp.
- AULSTAD D. et A. KITTELSEN, 1971. Abnormal body curvatures of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) inbred fry. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28 (12) : 1918-1920.
- BAGENAL T.B., 1970. The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *J. Fish. Biol.*, 3 : 207-219.
- BARAHONA-FERNANDEZ M.H., 1979. Some effects of light intensity and photoperiod on the sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax* (L.)) reared at the Center Océanologique de Bretagne. *Aquaculture*, 17 : 311-321.
- BARAHONA-FERNANDES M.H., 1982. Body deformation in hatchery reared European sea bass *Dicentrarchus labrax* (L.). Types, prevalence and effect on fish survival. *J. Fish Biol.* 21 : 239-249.
- BARNABÉ G., 1976a. Contribution à la connaissance de la biologie du loup *Dicentrarchus labrax* L. (Poissons Serranidae) de la région de Sète. Thèse Doctorat d'État,

- Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 426 pp.
- BARNABÉ G., 1976b. Rapport technique sur la ponte induite et l'élevage des larves du loup *Dicentrarchus labrax*, et de la daurade *Sparus aurata*. *Conseil Général des Pêches pour la Méditerranée*, 55 : 63-116.
- BARNABÉ G., 1980. Exposé synoptique des données biologiques sur le loup ou bar, (Linné, 1758). *Synop. FAO Pêches* 126, 70 pp.
- BATTAGLENE, S.C. et R.B. TALBOT, 1990. Initial swimbladder inflation in intensively reared Australian bass larvae, *Macquaria novemaculeata* (Steindahner) (Perciformes : Percichthyidae). *Aquaculture*, 86 : 431-442.
- BÉDIER E., CHATAIN B., COVES D. et M. WEPPE, 1984. Contribution à la production intensive de juvéniles de dorade *Sparus auratus*. In : L'aquaculture du bar et des sparidés. G. Barnabé et R. Billard Éditeurs, INRA, Paris, 223-236.
- BENGTSSON A., BENGTSSON B.E. et G. LITHNER, 1988. Vertebral defects in fourhorn sculpin, *Mixocephalus quadricornis* L., exposed to heavy metal pollution in the Golf of Bothnia. *J. Fish. Biol.*, 33 : 517-529.
- BERG L., MORETTI A. et A. FREDI, 1983. Calcolosi in larve di orata (*Sparus auratus* L.) e branzino (*Dicentrarchus labrax* L.) in allevamento : primi risultati. *Rivista Italiana di Piscicoltura*, 18.
- BLAXTER J.H.S., 1975. Reared and wild fish - How do they compare? 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende, Belgique, 17-23 sept. 1975, vol. 1 : 26.
- BOHAC M. et D. LISAC, 1983. The growth of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) in relation to the feeding level and temperature. *Thalassia Jugoslavica*, 19 (1-4) : 41-51.
- BOUGET J.F., 1988. Synthèse des données sur la gestion d'un stock de reproducteurs de loups et de daurades. *Rapport MEREAS*, 176 pp.
- BROOKE L.T., 1975. Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 3 : 555-559.
- BULAK J.S. et R.C. HEIDINGER, 1980. Developmental anatomy and inflation of the gas bladder in striped bass, *Morone saxatilis*. *Fish Bull. Natl. Ocean. Atm.*, 77 (4) : 1000-1002.
- BURROWS R.E., 1951. An evaluation of methods of eggs enumeration. *Progressive Fish-Culturist* 13 : 79-85.
- CALLECA-BARAHONA-FERNANDES M.H., 1978. L'élevage intensif des larves et des juvéniles du bar (*Dicentrarchus labrax* (L.)) : données biologiques, zootechniques et pathologiques. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Aix-Marseille II, 208 pp.
- CHAPMAN D.C., HUBERT W.A. et U.T. JACKSON, 1988. Influence of access to air and of salinity on gas bladder inflation in striped bass. *Prog. Fish Cult.*, 50 : 23-27.
- CHATAIN B., 1982. Contribution à l'étude de l'élevage larvaire de la dorade japonaise (*Chrysophrys major*). Thèse de 3ème cycle, Univ. d'Aix Marseille II, 121 pp.
- CHATAIN B., 1986. La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*. I. Aspects morphologiques du développement. *Aquaculture*, 53 : 303-311.
- CHATAIN B., 1987. La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus*. II. Influence des anomalies de développement sur la croissance de la larve. *Aquaculture*, 65 : 175-181.
- CHATAIN B., 1994. Abnormal swimbladder development and lordosis in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and sea bream (*Sparus auratus*). *Aquaculture*, 119 : 371-379.
- CHATAIN B. et M. ESTEBAN, 1979. Etude de la mortalité larvaire dans l'élevage intensif du loup. Rapport D.E.A. d'Océanologie, Univ. d'Aix-Marseille II, 70 pp.
- CHERVINSKI S. et J. SHAPIRO, 1980. Additional experiments on the growth of juveniles and fingerlings of the european sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Bamidgeh*, 32 (3) : 78-86.
- COCHRAN W.G., 1963. Sampling techniques. 2nd edition. Wiley, New York, 413 pp.
- COOMBS S.H. et A.R. HIBY, 1979. The development of the eggs and early larvae of blue whiting *Micromesistius poutassou* and the effect of temperature on development. *J. Fish. Biol.*, 14 : 111-123.
- COPELAND D.E., 1969. Fine structural study of gas secretion in the physoclistous swimbladder of *Fundulus heteroclitus* and *Gadus callarias* and the euphysoclistus swimbladder of *Opsanus tau*. *Z. Zellforsch. Microsk. Anat.*, 93 : 305-331.
- CORNEILLIE S., 1989. Invloed van w3-ply-onverzadigde

- vetzuren en verlichtingssterkte op de overleving, groei en morfologische ontwikkeling an de larven van de zeebaars, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758). Thèse de Doctorat, Univ. Catholique de Louvain, Belgique, 183 pp.
- CORNEILLIE S., AGIUS C. et F. OLLEVIER, 1990. Comparison of the fatty acid profile of wild caught fingerlings and yolk sac sea bass larvae (*Dicentrarchus labrax*) larvae with cultured healthy larvae and larvae suffering from whirling disease. *Bel. J. Zoology*, 120 (2) : 157-164.
- CORNEILLIE S., OLLEVIER F., SORGELOOS P. et P. LÉGER, sous presse. Influence of n-3 HUFA on the growth, survival and morphological development of the larvae of the sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*.
- COULET J.L., 1984. Synthèse des données acquises sur l'élevage larvaire du loup (*Dicentrarchus labrax*) : techniques semi-intensive et intensive. *Rapport Interne, IFREMER, Station Expérimentale d'Aquaculture de Palavas*, 27 pp.
- COVES D., AUDINEAU P. et J.L. NICOLAS, 1985. Les rotifères. Technologie d'élevage. *In* : *Aquaculture*. Barnabé G. Éditeur, Lavoisier, Paris, 224-238.
- COWEY C.B., KNOX D., ADRON J.W., GEORGES S. et B. PIRIE, 1977. The production of renal calcinosis by magnesium deficiency in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, 38 : 127-135.
- DAGNELIE P., 1975. Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques, vol.II. Les méthodes de l'inférence statistique. Les presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L., 463 pp.
- DAOULAS C.H., ECONOMOU A.N. et I. BANTAVAS, 1991. Osteological abnormalities in laboratory reared sea-bass (*Dicentrarchus labrax*) fingerlings. *Aquaculture*, 97 : 169-180.
- DEVAUCHELLE N., 1976. Analyse quantitative et qualitative des pontes naturelles de bar (*Dicentrarchus labrax*) en captivité. Rapport D.E.A. d'Océanographie Biologique, Univ. de Brest, 56 pp.
- DEVAUCHELLE N., 1980. Étude expérimentale sur la reproduction de : bar (*Dicentrarchus labrax*), rouget (*Mullus surmuletus*), sole (*Solea solea*) et turbot (*Scophthalmus maximus*). Thèse de 3ème cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 194 pp.
- DEVAUCHELLE N., 1984. Reproduction décalée du bar (*Dicentrarchus labrax*) et de la daurade *Sparus aurata*. *In* : *L'aquaculture du bar et des sparidés*. G. Barnabé et R. Billard Éditeurs, INRA, Paris, 53-61.
- DEVAUCHELLE N., 1986. Ponte en captivité et incubation de quatre poissons marins élevés en Europe. Conf. session de formation MEDRAP (FAO). Production contrôlée d'alevins en Europe, Zadar/Pula (Yougoslavie), 10-28 février 1986, 50 pp.
- DEVAUCHELLE N. et D. COVES, 1988. Sea bass (*Dicentrarchus labrax*) reproduction in captivity : gametogenesis and spawning. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 215-222.
- DIVANACH P., 1985. Contribution à la connaissance de la biologie et l'élevage de 6 sparidés méditerranéens : *Sparus aurata*, *Diplodus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Lithognathus mormyrus*, *Puntazzo puntazzo* (Poissons Téléostéens). Thèse Doctorat d'État, Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, 479 pp.
- DIVANACH P. et M. KENTOURI, 1983. Influence des conditions trophiques initiales sur la résorption des réserves lipidiques, la croissance et la survie des larves de daurade, *Sparus aurata*, en élevage extensif. *Aquaculture*, 35 : 43-55.
- DOIMI M., 1989. Lordosis in sea bass larvae induced by dietary squid. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, 9 (2) : 29.
- DOROSHEV S.I. et T.M. ARONOVICH, 1974. The effects of salinity on embryonic and larval development of *Eleginus navaga* (Pallas), *Boreogadus saida* (Lepechin) and *Liopsetta glacialis*. *Aquaculture* 4 : 353-362.
- DOROSHEV S.I. et J.W. CORNACCHIA, 1979. Initial swimbladder inflation in the larvae of *Tilapia mossambica* (Peters) and *Morone saxatilis* (Walbaum). *Aquaculture*, 16 : 57-66.
- DOROSHEV S.I., CORNACCHIA J.W. et K. HOGAN, 1981. Initial swimbladder inflation in the larvae of physoclostous fishes and its importance for larval culture. *Rapp. P.V. Réun., Cons. Int. Explor. Mer*, 178 : 495-500.
- ELLIOT J.M., 1977. Some methods for the statistical analysis

- of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association. Scientific Publication* 25, 157 pp.
- FARRIS D.A., 1959. The development of the gas bladder in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Copeia*, 2 : 92-95.
- FENAUX R., MALARA G. et H. CLAUSTRE, 1985. A turbidostat driven and controlled by microcomputer. *Aquaculture*, 48 : 91-95.
- FERGUSON H.W. et E.A. NEEDHAM, 1978. Proliferative kidney disease in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Diseases*, 1 (1) : 91-108.
- FREDDI A., BERG L. et M. BILIO, 1981. *Journal of the World Mariculture Society*, 12 (2) : 130-136.
- FUKUHARA O., 1979. On the shrinkage of eggs and larvae of red sea bream, *Chrysophrys major*, preserved in formolin. *The Aquiculture*, 27 (3) : 129-136.
- FUKUSHO K. et H. IWAMOTO, 1980. Cyclomorphosis in size of the cultured rotifer, *Brachionus plicatilis*. *Bull. Nat. Res. Inst. Aquaculture*, 1 : 29-37.
- FUKUSHO K. et H. IWAMOTO, 1981. Polymorphism in size of rotifer, *Brachionus plicatilis*, cultured with various feeds. *Bull. Nat. Res. Inst. Aquaculture*, 12 : 1-10.
- FUKUSHO K. et M. OKAUCHI, 1982. Strain and size of rotifer, *Brachionus plicatilis*, being cultured in Southeast Asian countries. *Bull. Nat. Res. Inst. Aquaculture*, 3 : 107-109.
- GABRIEL M.L., 1944. Factors affecting the number and the form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.* 95 : 105-147.
- GALL G.A.E., 1974. Influence of size of the eggs and age of female on hatchability and growth on rainbow trout. *Cal. Fish and Game*, 00 (1) : 26-35.
- GATESOUBE F.J., 1984. Introduction d'aliments composés dans une chaîne alimentaire adaptée à l'élevage des larves de trois poissons marins : le bar (*Dicentrarchus labrax*), la sole (*Solea solea*) et le turbot (*Scophthalmus maximus*). Thèse Docteur Ingénieur. Inst. Nat. Agronomique Paris-Grignon, 128 pp.
- GATESOUBE F.J., 1986. The effect of starvation and feeding on the free amino acid composition of sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Océanis* 12 (4) : 207-222.
- GIAVENNI R. et M. DOIMI, 1983. Formazione, differenziamento istologico ed aspetti patologici della vescica natatoria in larve di branzino (*Dicentrarchus labrax* L., 1758). *Riv. Ital. Piscic. Ittiop.* A, XVIII (2) : 71-80.
- GIRIN M. et N. DEVAUCHELLE, 1978. Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodiques et thermiques chez des poissons marins. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 18 : 1059-1065.
- GIRIN M., BARAHONA-FERNANDES M.H. et A. LE ROUX, 1975. Larval rearing of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) with a high survival. *Actes de colloque CNEXO*, 175-185.
- GLEICK J., 1989. La Théorie du Chaos. Vers une nouvelle science. A. Michel S.A. Éditeur, Paris, 164 pp.
- GODELUC M.M., 1983. Les besoins vitaminiques du bar en aquaculture (*Dicentrarchus labrax* L.). Thèse de 3ème cycle, Univ. Pierre et Marie curie, Paris VI, 199 pp.
- GRADY A.W., FABACHER D.L., FRAME G. et B.L. STEADMAN, 1992. Morphological deformities in brown bullheads administered dietary-β-naphthoflavone. *J. of Aquatic Animal Health*, 4 : 7-16.
- GRENZ C., 1985. Mise au point d'une méthode de comptage d'œufs et de larves de poisson. Rapport DEA d'Océanologie, Univ. Aix-Marseille II, 38 pp.
- GUILLAUME J., 1985. Alimentation des poissons marins. II- Besoins des espèces méditerranéennes. In : Technics used for intensive rearing and alimentation of fish and shellfish, 3rd June 1985, Villanova di Mota di Levenza, Italia. Vol.1 : 384-412.
- HALVER J.E., 1989. The vitamins. In : Fish nutrition, J.E. Halver Editor, San Diego; N.Y. Berkley : Academic Press, 2nd ed., 31-109.
- HALVER J.E. et W.E. SHANKS, 1960. The nutrition of salmonid fishes. 8. Indispensable amino acids for sockeye salmon. *J. Nutr.*, 72 : 340-348.
- HALVER J.E., ASHLEY L.M. et R.R. SMITH, 1969. Ascorbic acid requirements of coho salmon and rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98 : 762-771.
- HARDEN-JONES F.R., 1957. The swimbladder. In : The Physiology of Fishes. Vol. II. Behavior. H.E. Brown Editor, Academic Press, New York, 305-322.

- HARRISON J.G. et R.H. RICHARDS, 1979. The pathology and histopathology of nephrocalcinosis in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson in fresh water. *Journal of Fish Diseases*, 2 : 1-12.
- HEMPEL G., 1971. Egg production and egg mortality in herring. In : Symposium on the biology of early stages and recruitment mechanisms of herring. A. Saville Editor, CIEM, Rapp. et P.V. Réunions, 160 : 8-11.
- HICKEY C.R., 1973. Common abnormalities of fishes, their causes and effects. *Trans NE Fish Wildl. Conf.* 1972 : 71-83.
- HICKMAN C.P. Jr et B.F. TRUMP, 1969. The kidney. In : Fish Physiology Vol. I. W.S. Hoar & D.J. Randall Editors, Academic Press, New York : 91-239.
- HICKMAN C.P. Jr, 1968. Urine composition and kidney function in southern flounder, *Paralichthys lethostigma*, in sea water. *Can. J. Zool.*, 46 : 439-455.
- HICKS B.D., J.W. HILTON et H.W. FERGUSON, 1984. Influence of dietary selenium on the occurrence of nephrocalcinosis in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish Biol.*, 7 : 379-389.
- HIDALGO F. et É. ALLIOT, 1988. Influence of water temperature on protein requirement and protein utilization in juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 72 (1-2) : 115-129.
- HILTON J.W., 1983. Hypervitaminosis A in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) : toxicity signs and maximum tolerable level. *J. Nutr.*, 113 : 1737-1745.
- HILTON J.W. et P.V. HODSON, 1983. Effect of increased dietary carbohydrate on selenium metabolism and toxicity in rainbow trout. *J. Nutr.*, 113 : 1241-1248.
- HINO A., 1981. Taxonomical position variation and life history of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Saibaigyo Kaihatsu Kenkyu*, 10 (1) : 109-123 (en japonais).
- HIRATA H., 1979. Rotifer culture in Japan. *Spec. Publ. Eur. Mariculture Soc.*, 4 : 361-375.
- HIROSE K. et J. KITSUKAWA, 1976. Acute toxicity of agricultural chemical to seawater teleosts, with special respect to TLm and vertebral anatomy. *Bull. Tokai Re. Fish. Res. Lab.*, 84 : 11-20.
- HITO S., SAKAMOTO H., HORI M. et K. HIRAYAMA, 1981. Morphological characteristics and suitable temperature for the growth of several strains of rotifer, *Brachionus plicatilis* O.F. Müller in the sea water. *Spec. Publ. Eur. Mariculture Soc.*, 33 (3) : 709-740.
- HOUDE E.D., 1973. Some recent advances and unsolved problems in the culture of marine fish larvae. *Proceeding of the World Mariculture Society*, 3 : 83-103.
- HUNN B., SCHOETTGER R.A. et W.A. WILLFORD, 1968. Turnover and urinary excretion of free and acetylated MS 222 by rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 25 : 25-31.
- HUNTER J.R., 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 70 (3) : 821-883.
- HUNTER J.R. et C. SANCHEZ, 1976. Diel changes in swimbladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 74 (4) : 847-855.
- IIZAWA M., 1983. Écologie trophique des larves du loup *Dicentrarchus labrax* (L.) en élevage. Thèse 3ème cycle, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 140 pp.
- ISEDA H., ISHIHARA M., OKAWI M. et S. TABATA, 1979. Prevention of deformation in the juveniles of red sea bream, *Pagrus major*, reared in ponds : relationship between the initial rearing conditions and the lordotic deformity. *Bull. Kumamoto Pref. Fish. Exp. Stn.*, 1 : 9-17 (en japonais).
- JOHANSSON-SJOBECK, M.L. et A. LARSSON, 1979. Effects of inorganic lead on Delta-amino levulinic acid dehydratase activity and hematological variables in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 8 : 419-431.
- JOHNSON D.W. et I. KATAVIC, 1984. Mortality, growth and swimbladder stress syndrome of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae under varied environmental conditions. *Aquaculture*, 38 : 67-78.
- JOHNSON D.W. et I. KATAVIC, 1986. Survival and growth of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae as influenced by temperature, salinity, and delay initial feeding. *Aquaculture*, 52 : 11-19.
- JOHNSTON P. M., 1953. The embryonic development of the swimbladder of the large mouth black bass *Micropterus*

- salmoides salmoides* (Lacepede). *J. Morphol.*, 23 : 45-67.
- KANAZAWA A., TESHIMA S. et M. SAKAMOTO, 1981a. Requirement of essential fatty acids for the larval ayu. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 48 (4) : 587-590.
- KANAZAWA A., TESHIMA S., IMAMORI S., IWASHITA T. et A. NAGAO, 1981b. Effects of phospholipids in growth, survival rate and incidence of malformation in the larval ayu. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, 30 : 301-309.
- KENDALL M.G. et A. STUART, 1966. The advanced theory of statistics. Vol. 3. Hafner Editor, New York, 552 pp.
- KENTOURI M., 1985. Comportement larvaire de 4 sparidés méditerranéens en élevage : *Sparus aurata*, *Diplodus sargus*, *Lithognathus mormyrus*, *Puntazzo puntazzo* (Poissons, Téléostéens). Thèse d'Etat, Univ. Sci. et Technol. du Languedoc, Montpellier, 492 pp.
- KENTOURI M. et P. DIVANACH, 1985. Sur l'utilisation des critères comportementaux pour déterminer l'état de santé et l'évolution probable des élevages de poissons marins. 1. Cas des prélarves et des larves de *Diplodus sargus*, *Sparus auratus*, *Puntazzo puntazzo*, *Lithognathus mormyrus*. In : Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 12-16 Décembre, 1983. IFREMER et CNRS-PIROCEAN Éditeurs. *Actes de colloque CNRS-CNEXO*, 525-537.
- KETOLA H.G., 1975. Requirement of Atlantic salmon for dietary phosphorus. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104 : 548-551.
- KINCAID H.L., 1976. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33 : 2420-2426.
- KISSIL G.W., COWEY C.B., ADRON J.W. et R.H. RICHARDS, 1981. Pyridoxine requirements of the gilthead bream, *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 23 (1-4) : 243-255.
- KITAJIMA C., 1978. Acquisition of fertilized eggs and mass culture of juveniles of red sea bream, *Pagrus major*. *Special Report Nagasaki Pref. Inst. Fish.*, n°5, 92pp.
- KITAJIMA C., IWAMOTO H. et S. FUJITA, 1977. Relation between curvature of vertebral column and hatchery-reared undevelopped swimbladder in red sea bream, *Pagrus major*. *Bull. Nagasaki Pref. Inst. Fish.*, 3 : 23-32.
- KITAJIMA C., TSUKASHIMA Y., FUJITA S., WATANABE T. et Y. YONE, 1981. Relationship between uninflated swimbladder and lordotic deformity in hatchery-reared red sea bream *Pagrus major*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 47 (19) : 1289-1294.
- KITAMURA S., OHARA S., SUWA T. et K. NAKAGAWA, 1965. Studies on vitamin requirements of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. 1. On the ascorbic acid. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 31 : 818-826.
- KITAKA J., 1977. Red sea bream culture in Japan. *Third European Meeting of ICES Working Group on Mariculture, Actes de colloque CNEXO*, 4 : 11-117.
- KITTEL C., 1972. Introduction à la physique de l'état solide. 3ème édition. Dunod, Paris, 92pp.
- KLAUDATOS S., TSEVIS N. et A. CONIDES, 1990. Energy sources during the early larval development of the european sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquaculture* 87 : 361-372.
- KLEINBAUM D.G. et L. KUIPPER, 1978. Applied regression analysis and other multivariate methods. Duckbury Press North, 556 pp.
- KNOPPEL T.M. et G. POST, 1975. Histological alterations in tryptophan-deficient rainbow trout. *J. Nutr.*, 105 : 861-866.
- KNOX D., C.B. COWEY et J.W. ADRON, 1981. Studies on the nutrition of salmonid fish. The magnesium requirement of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, 45 : 137-148.
- KNOX D., COWEY C.B. et J.W. ADRON, 1983. Studies on the nutrition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Magnesium deficiency : the effect of feeding with a Mg-supplemented diet. *Br. J. Nutr.*, 50 : 121-127.
- KOVEN W.M., TANDLER A., KISSIL G.W. et D. SKLAN, 1992. The importance of n-3 highly unsaturated fatty acids for growth in larval *Sparus aurata* and their effect on survival, lipid composition and size distribution. *Aquaculture*, 104 : 91-104.
- KOVEN W.M., TANDLER A., KISSIL G.W., SKLAN D., FRIEZLANDER O. et M. HAREL, 1990. The effect of dietary n-3 polyunsaturated fatty acids on growth, survival and swimbladder development in *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 91 : 131-141.
- KOYAMA J. et Y. ITAZAWA, 1977. Effects of oral administration of cadmium on fish. 1. Analytical results of the blood and bones. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 43 : 523-526.
- KUO C.M., NASH C.E. et Z.H. SHEHADED, 1973. The grey

- mullet (*Mugil cephalus* L.) induced breeding and larval rearing. *Research*, vol. II.
- LAGLER K.F., BARDACH J.E. et R.E. MILLER, 1962. Ichthyology. Wiley, New York, 545 pp.
- LALL S.P. et F.J. BISHOP, 1977. Studies on mineral and protein utilization by Atlantic salmon grown in sea water. *Res. Dev. Tech. Rep. Dep. Environ. Mar. Res. Serv. Can.*, 688, 16 pp.
- LE BIHAN J., PENNEC S. et D. COVES, 1994. Comptage de larves de bars par traitement d'images numériques. In : Bordeaux Aquaculture'94. *E.A.S. Special Publication*, 21 : 102-103.
- LE MILINAIRE C., 1984. Étude du besoin en acides gras essentiels pour la larve de turbot (*Psetta maxima* L.) pendant la phase d'alimentation avec le rotifère *Brachionus plicatilis* (O.F. Müller). Thèse 3ème cycle, Univ. de Bretagne occidentale, Brest, 167 pp.
- LEGER P., BENGTON D.A., SIMPSON K.L. et P. SORGELOOS, 1986. The use and nutritional value of *Artemia* as food source. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 24 : 521-623.
- LEITRITZ E. et R. C. LEWIS, 1976. Trout and salmon culture (hatchery methods). *California Department of Fish and Game, Fisheries Bulletin*, 164.
- LI Y. et R.T. LOVELL, 1985. Elevated levels of dietary ascorbic acid increase immune responses in channel catfish. *J. Nutr.* 115 : 123-131.
- LILLIE W.R., HOBDEN B.R., EVERTS B.A. et J.F. KLAVERKAMP, 1975. A rapid counting technique for zebrafish eggs. *Environment Canada, Fisheries and Marine Service, Technical report n° 583*, 6 pp.
- LIM C. et R.T. LOVELL, 1978. Pathology of vitamin C deficiency syndrome in channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Nutr.*, 108 : 1137-1146.
- LOVE R.M., 1981. Stress and behaviour in the culture environment. *Realism in aquaculture, Venice. Review*, 26-27.
- LOVELL R.T., 1973. Essentiality of vitamin C in feeds for intensively fed caged channel catfish. *J. Nutr.*, 103 : 134-138.
- LOVELL R.T., 1975. Nutritional deficiencies in intensively cultured catfish. In : The pathology of fishes. W.E. Ribelin et G. Migaki Editors, University of Wisconsin Press, 1004 pp.
- LOVELL R.T. et Y.P. LI 1978. Essentiality of vitamin D in diets of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 : 809-811.
- LUMARE F., 1978. État actuel des connaissances sur les espèces cultivables en méditerranée. In : Consultation FAO d'experts sur le développement de l'aquaculture en Méditerranée, Athènes, 13-18 mars 1978, 84 pp.
- Mc CANN J.A. et R.L. JASPER, 1972. Vertebral damage to bluegills exposed to acutely toxic levels of pesticides. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2 : 317-322.
- Mc CORMICK J.H., 1978. Effects of temperature on hatching success and survival of larvae in the white bass. *Prog. Fish. Cult.*, 30 : 159-163.
- Mc EWEN R.S., 1940. The early development of the swimbladder and certain adjacent parts in *Hemicromis bimaculata*. *Journal Morphol.*, 67 (1) : 1-57.
- Mc LAREN B.A., et al. ??, 1947. The nutrition of rainbow trout. 1. Studies of vitamin requirements. *Arch. Biochem.*, 15 : 169-178.
- MAHAJAN C.L. et N.K. AGRAWAL, 1978. Role of vitamin C in the first year of the life of Indian major carp, *Cirrhina mrigala* (Pisces, Cypriniformes). *Proc. All India Symp. Exp. Zool. Jaipur, India, Abstr.* 14.
- MAHAJAN C.L. et N.K. AGRAWAL, 1979. Vitamin C deficiency in *Channa punctatus* Bloch. *J. Fish. Biol.*, 15 : 613-622.
- MAHAJAN C.L. et N.K. AGRAWAL, 1980. Nutritional requirement of ascorbic acid in Indian major carp, *Cirrhina mrigala*, during early growth. *Aquaculture*, 19 : 37-48.
- MANI L., 1988. Organogenèse de la rétine chez un poisson à intérêt aquacole : le loup, *Dicentrarchus labrax* (L.). Rapport D.E.S. Université, Univ. Sci. et Tech. du Languedoc, 89 pp.
- MARIE D., 1985. Analyse d'image et comptage en pisciculture. *La Pisciculture Française* 80 : 38-42.
- MARKARIAN R., MATTHEWS M.C. et L.T. CONNOR, 1980. Toxicity of nickel, copper, zinc and aluminium mixtures to

- the white sucker (*Catostomus commersoni*). *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 25 : 790-796.
- MAZID M.A., TANAKA Y., KAYAMA T., SIMPSON K.L. et C.O. CHICHESTER, 1978. Metabolism of amino acids on aquatic animal. III. Indispensable amino acids for *Tilapia zillii*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44 : 739-742.
- MEHRLE P.M., MAYER F.L. et D.R. BUCKLER, 1981. Keptone and mirex : Effects on bone development and swimbladder composition in fathead minnows. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110 : 638-643.
- METAILLER R., MERY C., DEPOIS M.N. et J. NEDELEC, 1977. Influence de divers aliments composés sur la croissance et la survie d'alevins de bar (*Dicentrarchus labrax*). *3rd European Meeting of ICES Working Group on Mariculture, Actes de colloque CNEXO*, 4 : 93-109.
- MEUNIER J. et FRANÇOIS, 1992. La croissance du squelette chez les Téléostéens. I- Squelette, os, tissus squelettiques, *Année Biologique* : 169-184.
- MODICA A., SANTULLI A., CURATOLO A., CUSENZA L., PALILLO L. et V. d'AMELIO, 1993. Relationships between absence of functional swimbladder, calculus and larval mortality in hatchery-reared gilthead sea bream, *Sparus auratus* L. *Aquaculture and Fisheries Management*, 24 : 517-522.
- MOORE C.J. et C.R. Jr POSEY, 1974. Pigmentation and morphological abnormalities in the hogchoker, *Trinectes maculatus* (Pisces, Soleidae). *Copeia*, 3 : 660-670.
- MUSTIN W.G. et R.T. LOVELL, 1992. Na-L-ascorbyl-2-monophosphate as a source of vitamine C for channel catfish. *Aquaculture*, 105 : 95-100.
- NASH C.E., 1977. The breeding and cultivation of marine fish species for mariculture. *Actes de colloques CNEXO*, 4 : 1-10.
- NASH C.E., KUO C.M., MADDEN W.D. et C.L. PAULSEN, 1977. Swimbladder inflation and survival of *Mugil cephalus* to 50 days. *Aquaculture*, 12 : 89-94.
- NORTON L.A., PROFFIT W.R. et R.R. MOORE, 1969. Inhibition of bone growth *in vitro* by endotoxin: histamine effect. *Nature*, 221 : 469-471.
- OGINO C. et J.Y. CHIOU, 1976. Mineral requirements in fish. 2. Magnesium requirements of carp. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 42 : 71-75.
- OGINO C. et H. TAKEDA, 1976. Mineral requirements in fish. 3. Calcium and phosphorus requirements of carp. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 42 : 793-799.
- OGINO C., TAKASHIMA F. et J. Y. CHIOU, 1978. Requirement of rainbow trout for dietary magnesium. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45 : 1527-1532.
- OGINO C., TAKEUCI L., TAKEDA H. et T. WATANABE, 1979. Availability of dietary phosphorus in carp and rainbow trout. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45 (12): 1527-1532.
- OOSEKI Y. et R. HIRANO, 1985. Effects of temperature changes on the development of eggs of the Japanese whiting *Sillago japonica*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 51 : 557-572.
- OUNAÏS-GUSCHEMANN N., 1989. Définition d'un modèle d'élevage larvaire intensif pour la daurade *Sparus auratus*. Thèse Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 184 pp.
- PADROS F. et S. CRESPO, 1993. Swimbladder pathology during turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larval development. *ICES Symposium on mass rearing of juvenile fish*, 7.
- PAPERNA I., 1978. Swimbladder and skeletal deformation in hatchery bred *Sparus auratus*. *J. Fish. Biol.*, 12 : 109-114.
- PEGUINE C.L., 1984. The effect of photoperiod and prey density on the growth and survival of larval gilthead sea bream, *Sparus aurata* L. (Perciformes, Teleostei). M. Sc. Thesis, Department of Oceanography, Hebrew Univ. of Jerusalem, 93 pp.
- PERSON-LE RUYET J., 1975. Techniques d'élevage en masse d'un rotifère (*Brachionus plicatilis* Müller) et d'un crustacé branchiopode (*Artemia salina* L.). *10th Eur. Symp. on Mar. Biol., Ostende, Belgique*, 1 : 331-343.
- PERSON-LE RUYET J., 1989. Early weaning of marine fish larvae onto microdiet : constraints and perspectives. *In : Advances in Tropical Aquaculture, Tahiti, 20 Février-4 Mars*. Barret J. Éditeur. *Actes de colloque AQUACOP, IFREMER 9* : 625-642.
- PERSON-LE RUYET J. et P. VÉRILLAUD, 1980. Techniques d'élevage intensif de la daurade dorée *Sparus aurata* L.

- de la naissance à l'âge de deux mois. *Aquaculture*, 20 : 351-370.
- PERSON-LE RUYET J., ALEXANDRE J.C., THÉBAUT L. et C. MUNIER, 1993. Marine fish larvae feeding : formulated diets or live prey ? *Journal of the W.A.S.* 24 (2) : 211-224.
- PLANES, S., 1993. Analyse de la croissance de larves et de juvéniles de loup (*Dicentrarchus labrax*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 316 (III) : 197-203.
- POLO A., YUFERA M. et E. PASCUAL, 1992. Feeding and growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) larvae in relation to the size of the rotifer strain used as food. *Aquaculture*, 103 : 45-54.
- POMMERANTZ T., 1974. Resistance of plaice eggs to mechanical stress and light. *In* : The Early Life History of Fish. J.H.S. Blaxter, Editor, Springer-Verlag, Berlin , 397-416.
- POSTON H.A., 1969. Effect of massive doses of dietary vitamin D₃ on fingerlings brooktrout. *Fish. Res. Bull.*, 32 : 48-50.
- POSTON H.A., 1971. Effect of excess vitamin A on the growth, coagulation time, and hematocrit values of brooktrout fingerlings. *Fish. Res. Bull., N.Y. State Conserv. Dep.*, 34 : 41-42.
- POWERS E.B., 1932. The relation of respiration of fishes to environment. *Ecol. Monogr.*, 2 : 385-473.
- PRIÉ-GRANIÉ M., 1988. Étude des organes chémorécepteurs et mécanorécepteurs chez le loup adulte *Dicentrarchus labrax* L. et au cours de son développement larvaire. Thèse 3ème Cycle, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, 114 pp.
- RE P. et H.C. ROSA, 1985. Diel rhythms in *Dicentrarchus labrax* (L., 1758) larvae under controlled conditions : swimbladder inflation, feeding and otolith growth. *Inv. Pesq.*, 49 (3) : 411-418.
- ROCH M. et E.J. MALY, 1979. Relationship of cadmium-induced hypocalcemia with mortality in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and the influence of temperature on toxicity. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 (11) : 1297-1303.
- RONZANI-CERQUEIRA V., 1986. L'élevage larvaire intensif du loup, *Dicentrarchus labrax* : influence de la lumière, de la densité en proies et de la température sur l'alimentation, sur le transit digestif et sur les performances zootechniques. Thèse Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 191 pp.
- SAROGLIA M. et G. SCARANO, 1992. Experimental induction of ascorbic acid deficiency in sea bass in intensive aquaculture. *Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol.*, 12 (3) : 96-99.
- SATTERTHWAITE F.E., 1946. An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics*, 2 : 110-114.
- SCHERRER B., 1983. Techniques de sondage en écologie. *In* : Stratégies d'échantillonnage en Écologie. Édition Masson, Paris. Les Presses de l'université Laval, Québec, 63-162.
- SHERWOOD M.J. et MEARNES, 1977. Environmental significance of fin erosion in Southern California demersal fish. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 298 : 177-189.
- SCHOENHERR A.A., 1977. Density dependent and density independent regulation of reproduction in the Gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis* (Baird and Girard). *Ecology*, 58 (2) : 438-444.
- SCHWARZ A., 1971. Swimbladder development and function in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* L. *Biol. Bull.*, 141 : 176-188.
- SCHAAFSMA A. H. et G. WILLEMZE, 1957. Gestion moderne de la qualité. Dunod Edition, Paris, 456 pp.
- SHANKS W.E., GAHIMER G.D. et J.E. HALVER, 1962. Indispensable amino acids for rainbow trout. *Prog. Fish. Cult.*, 24 : 68-73.
- SHAW W.H.R. et B. GRUSHKIN, 1957. The toxicity of metal ions to aquatic organisms. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 67 : 447-452.
- SNEDECOR G.W. et W.G. COCHRAN, 1957. Méthodes statistiques. Association de Coordination Technique Agricole, Paris, 649 pp.
- SOKAL R.R. et F.J. ROHLF, 1981. Biometry. 2nd edition. W.H. Freeman and Compagny, San Francisco, 859 pp.
- SOLIMAN A.K., JAUNCEY K. et R.J. ROBERTS, 1986. The effect of varying forms of dietary ascorbic acid on the nutrition of juvenile tilapias (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 52 : 1-10.
- SOLIMAN A.K., ROBERTS R.J. et K. JAUNCEY, 1983. The

- de la naissance à l'âge de deux mois. *Aquaculture*, 20 : 351-370.
- PERSON-LE RUYET J., ALEXANDRE J.C., THÉBAUT L. et C. MUNIER, 1993. Marine fish larvae feeding : formulated diets or live prey ? *Journal of the W.A.S.* 24 (2) : 211-224.
- PLANES, S., 1993. Analyse de la croissance de larves et de juvéniles de loup (*Dicentrarchus labrax*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 316 (III) : 197-203.
- POLO A., YUFERA M. et E. PASCUAL, 1992. Feeding and growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) larvae in relation to the size of the rotifer strain used as food. *Aquaculture*, 103 : 45-54.
- POMMERANTZ T., 1974. Resistance of plaice eggs to mechanical stress and light. *In* : The Early Life History of Fish. J.H.S. Blaxter, Editor, Springer-Verlag, Berlin , 397-416.
- POSTON H.A., 1969. Effect of massive doses of dietary vitamin D₃ on fingerlings brooktrout. *Fish. Res. Bull.*, 32 : 48-50.
- POSTON H.A., 1971. Effect of excess vitamin A on the growth, coagulation time, and hematocrit values of brooktrout fingerlings. *Fish. Res. Bull., N.Y. State Conserv. Dep.*, 34 : 41-42.
- POWERS E.B., 1932. The relation of respiration of fishes to environment. *Ecol. Monogr.*, 2 : 385-473.
- PRIÉ-GRANIÉ M., 1988. Étude des organes chémorécepteurs et mécanorécepteurs chez le loup adulte *Dicentrarchus labrax* L. et au cours de son développement larvaire. Thèse 3ème Cycle, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, 114 pp.
- RE P. et H.C. ROSA, 1985. Diel rhythms in *Dicentrarchus labrax* (L., 1758) larvae under controlled conditions : swimbladder inflation, feeding and otolith growth. *Inv. Pesq.*, 49 (3) : 411-418.
- ROCH M. et E.J. MALY, 1979. Relationship of cadmium-induced hypocalcemia with mortality in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and the influence of temperature on toxicity. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 (11) : 1297-1303.
- RONZANI-CERQUEIRA V., 1986. L'élevage larvaire intensif du loup, *Dicentrarchus labrax* : influence de la lumière, de la densité en proies et de la température sur l'alimentation, sur le transit digestif et sur les performances zootechniques. Thèse Doctorat, Univ. Aix-Marseille II, 191 pp.
- SAROGLIA M. et G. SCARANO, 1992. Experimental induction of ascorbic acid deficiency in sea bass in intensive aquaculture. *Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol.*, 12 (3) : 96-99.
- SATTERTHWAITE F.E., 1946. An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics*, 2 : 110-114.
- SCHERRER B., 1983. Techniques de sondage en écologie. *In* : Stratégies d'échantillonnage en Écologie. Édition Masson, Paris. Les Presses de l'université Laval, Québec, 63-162.
- SHERWOOD M.J. et MEARNS, 1977. Environmental significance of fin erosion in Southern California demersal fish. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 298 :177-189.
- SCHOENHERR A.A., 1977. Density dependent and density independent regulation of reproduction in the Gila topminnow, *Pæcilliopsis occidentalis* (Baird and Girard). *Ecology*, 58 (2) : 438-444.
- SCHWARZ A., 1971. Swimbladder development and function in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* L. *Biol. Bull.*, 141 : 176-188.
- SCHAAFSMA A. H. et G. WILLEMZE, 1957. Gestion moderne de la qualité. Dunod Edition, Paris, 456 pp.
- SHANKS W.E., GAHIMER G.D. et J.E. HALVER, 1962. Indispensable amino acids for rainbow trout. *Prog. Fish. Cult.*, 24 : 68-73.
- SHAW W.H.R. et B. GRUSHKIN, 1957. The toxicity of metal ions to aquatic organisms. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 67 : 447-452.
- SNEDECOR G.W. et W.G. COCHRAN, 1957. Méthodes statistiques. Association de Coordination Technique Agricole, Paris, 649 pp.
- SOKAL R.R. et F.J. ROHLF, 1981. Biometry. 2nd edition. W.H. Freeman and Compagny, San Francisco, 859 pp.
- SOLIMAN A.K., JAUNCEY K. et R.J. ROBERTS, 1986. The effect of varying forms of dietary ascorbic acid on the nutrition of juvenile tilapias (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 52 : 1-10.
- SOLIMAN A.K., ROBERTS R.J. et K. JAUNCEY, 1983. The

- pathological effects of feeding rancid lipid in diets for *Oreochromis niloticus* (Trewavas). In : Proceedings International Symposium on Tilapia in aquaculture, Nazareth, Israel, May 8-13 1983. L. Fishelson *et al.* Editors, Tel Aviv Univ. Press, 193-199.
- SORGELOOS P., 1983. Brine shrimp *Artemia* in coastal salt works : inexpensive source of food for vertically integrated aquaculture. *Aquacult. Mag.*, 9 : 25-27.
- SPYRIDAKIS P., 1989. Utilisation des protéines alimentaires chez le bar (*Dicentrarchus labrax*). Thèse Doctorat Océanologie, Biologie et Aquaculture, Univ. de Bretagne Occidentale, 192 pp.
- STEEN J.B., 1970. The swimbladder as a hydrostatic organ. In : Fish Physiology, Vol. IV. W.S. Hoar & D.J. Randall Editors, Academic Press, New York, 413-443.
- SUQUET M., 1986. Synthèse des données sur la gestion d'un stock de reproducteurs de poissons marins (lousps, daurades, charax, turbots). *Rapport MEREA IFREMER*, 59 pp.
- TAIT J.S., 1960. The first filling of the swimbladder in salmonids. *Can. j. Zool.*, 38 : 179-187.
- TAKASHIMA F., ARAI Y. et M. NOMURA, 1980. Abnormal development of the swimbladder in hatchery-reared red sea bream, *Chrysophrys major*. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 67 (1) : 67-73.
- TANDLER A. et S. HELPS, 1985. The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata* Linnaeus, Sparidæ) from hatching to metamorphosis in mass rearing systems. *Aquaculture*, 48 : 71-82.
- TANDLER A. et C. MASON, 1983. Light and food density effects on the growth and survival of larval gilthead seabream (*Sparus aurata* Linnaeus, Sparidæ). *World Maricult. Soc., Spec. Publ. Ser.*, 3 : 103-116.
- TANDLER A. et C. MASON, 1984. The use of ¹⁴C labelled rotifers (*Brachionus plicatilis*) in the larvae of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) : measurements of the effect of rotifer concentration, the lighting regime, and sea bream's larval age on their rate of rotifer ingestion. *Eur. Mar. Soc. Publ.*, 8 : 241-259.
- TANDLER A. et R. SHERMAN, 1981. Food organism concentration, environmental temperature and survival of the gilthead (*Sparus aurata*) larvae. *Spec. Publ. Eur. Maricult. Soc.* : 237-248.
- TESSEYRE C., 1979. Étude des conditions d'élevage intensif du loup (*Dicentrarchus labrax* L.). Thèse 3ème cycle, Univ. de Montpellier, 115 pp.
- THÉBAULT H., 1983. Etude du besoin en méthionine chez le loup, *Dicentrarchus labrax* en milieu contrôlé. Thèse 3ème cycle, Univ. Aix-Marseille II, 101pp.
- THOMPSON K.W., HENDRICKS A.C. et J.Jr CAIRNS, 1980. Acute toxicity of zinc and copper singly and in combination to the bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 25 : 122-129.
- TIBALDI E., D. LANARI, 1991. Optimal dietary lysine levels for growth and protein utilisation of fingerling sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) fed semipurified diets. *Aquaculture*, 95 (3-4) : 297-304.
- TIBALDI E., LANARI D., BALLESTRAZZI R., TULLI F. et M. PINOSA, 1993. Preliminary evaluation of the arginine requirement of fingerling sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Rivista Italiana Acquacultura*, 28 : 105-115.
- TIMOTHY J.L. et K. RAWSON, 1988. Accuracy and precision of counting eyed eggs with an electronic fish counter. *The Progressive Fish-Culturist* 50 : 113-115.
- TREASURER J., 1992. Vertebral anomalies associated with *Myxobolus* sp. in perch, *Perca fluviatilis* L., in a scottish loch. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* 12 (2) : 61-63.
- VALENTINE D.W., 1973. A deformed kelp bass, *Paralabrax clathatus* (Girard), from Aijos Rocks, Baja California. *Calif. Fish and Game*, 59 (2) : 148-151.
- VALENTINE D.W., 1975. Skeletal anomalies in marine fishes. In : The pathology of fishes. W.E. Ribelin and G. Migaki Editors, University of Wisconsin Press, 1004 pp.
- VANHAECKE P. et P. SORGELOOS, 1980. International study on *Artemia*. IV. The biometrics of *Artemia* strains from different geographical origin. In : The brine shrimp *Artemia*. Vol. 3. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. Persoone G., Sorgeloos P., Roels O. and Jaspers E. Editors. Universa Press, Wetteren, Belgique, 393-405.
- VERSICHELE D., LÉGER P., LAVENS P. et P. SORGELOOS, 1985. L'utilisation d'*Artemia*. In : Aquaculture. Barnabé G.

- Éditeur, Lavoisier, Paris, 239-257.
- VON LEDEBUR, J.T. et W. WUNDER, 1938. Beitrage zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. IV. Beobachtungen an Stichlingen die ihre Schwimmblase nicht mit Gas fullen konnten. *Z. Vgl. Physiol.*, 25 (5) : 149-155.
- WALTON M.J., COLOSO R.M., COWEY C.B., ADRON J.W. et D. KNOX, 1984. The effects of dietary tryptophan levels on growth and metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, 51 : 279-287.
- WARES D.M., 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 (12) : 2506-2512.
- WARREN C.E. et G.E. DAVIS, 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. *In* : The Biological Basis For Freshwater Fish Production. S.D. Gerking Editor, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 175-214.
- WATANABE T., KITAJIMA C. et S. FUJITA, 1983. Nutritional values of live organisms used in japan for mass propagation of fish : a review. *Aquaculture*, 34 : 115-143.
- WATANABE T., OHTA M., KITAJIMA C. et S. FUJITA, 1982. Improvement of dietary value of brine shrimp *Artemia salina*, for fish larvae by feeding them on w_3 highly unsaturated fatty acids. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 48 (12) : 1775-1782.
- WEPPE M. et J.R. BONAMI, 1983. Non inflation of the swimbladder in hatchery reared sea bass and sea bream : a significant problem in marine aquaculture. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, 3 (4) : 59-60.
- WEST D.C., 1983a. Opto-electronic counters for postlarvae and juveniles of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) ; design and tests of type A counter. *Aquacultural Engineering*, 2 : 119-133.
- WEST D.C., 1983b. Opto-electronic counters for postlarvae and juveniles of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) ; design and tests of type B counter. *Aquacultural Engineering*, 2 : 213-232.
- WEST D.C. et R.K. THOMPSON, 1985. Opto-electronic counters for postlarvae and juveniles of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) : supporting equipment and use of type B counter under commercial hatchery conditions. *Aquacultural Engineering*, 4 : 209-222.
- WIEGAND M.D., HATALEY J.M., KITCHEN C.L. et L.G. BUCHANAN, 1989. Induction of developmental abnormalities in larval goldfish, *Carassius auratus* L., under cool incubation conditions. *J. Fish Biol.*, 35 : 85-95.
- WILSON R.P. et W.E. POE, 1973. Impaired collagen formation in the scorbutic channel catfish. *J. Nutr.*, 103 : 1359-1364.
- WIMBERGER P.H., 1993. Effects of vitamin C deficiency on body shape and skull osteology in *Geophagus brasiliensis* : implication for interpretations of morphological plasticity. *Copeia* 2 : 343-351.
- WINDELL J.T., NORRIS D.O., KITCHELL J.F. et J.S. NORRIS, 1969. Digestive response of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, to pellet diets. *J. Fish. Board Can.* 26 : 1801-1812.
- YAMASHITA K., 1966. Fundamental studies for the culture of *Chrysophrys major*. IV. On disease of larval and young fish (2). Abnormal expansion of the swimbladder. *Bull. Jpn. Soc. Fish.*, 32 (12) : 1006-1014.
- YAMASHITA K., 1982. Differentiation of the swimbladder structure in larvae of the red sea bream *Pagrus major*. *Jpn. J. Ichthyol.*, 29 (2) : 193-202.

RÉSUMÉ

Réunissant une sélection de critères de mesure et une analyse objective des méthodes "de terrain", ce travail a eu pour vocation essentielle de fournir une aide à l'estimation des performances de cheptels larvaires de loup (*Dicentrarchus labrax*) et de daurade (*Sparus auratus*), élevés en conditions intensives. Il constitue, à ce titre, un guide méthodologique à l'usage des zootechniciens, journalièrement confrontés aux problèmes de quantification et d'évaluation qualitative de leurs stocks.

La première partie de ce travail est consacrée à la définition de la précision des méthodes de dénombrement existantes et à l'établissement de leurs limites d'utilisation. Les méthodes de quantification analysées, de même que les méthodes nouvelles proposées, concernent les phases principales de l'élevage larvaire, de la ponte jusqu'au stade postlarvaire.

Trois méthodes de terrain couramment utilisées en aquaculture pour quantifier une population d'œufs sont ainsi étudiées. Ce sont : l'échantillonnage de la ponte, sa pesée globale et la mesure de son volume total. Chaque technique possède des avantages et des inconvénients pratiques que l'utilisateur connaît bien. Leur précision n'avait cependant jamais été évaluée pour les espèces de poissons marins qui nous intéressent. De notre analyse et de nos améliorations, il ressort que la technique d'échantillonnage semble la mieux adaptée pour effectuer une estimation sommaire et rapide du nombre d'œufs contenus dans une ponte. Elle est cependant trop variable, en relatif comme en absolu, pour être utilisée à d'autres fins. La technique de pesée peut lui être substituée avec avantage, car il s'agit de la méthode la plus rapide. Dans les conditions d'utilisation préconisées, elle est reproductible et donne une très bonne estimation de la quantité réelle d'œufs. Il est cependant risqué de vouloir l'employer en dehors des limites étudiées. Enfin, la technique volumétrique est peut être la méthode la moins rapide, mais elle est la plus fiable, en relatif et en absolu. C'est, à notre avis, la meilleure des trois méthodes.

L'étude effectuée sur le dénombrement des stades larvaires les plus jeunes révèle qu'en l'état actuel des connaissances et dans les conditions d'élevage intensif, il est possible de dénombrer des larves à l'éclosion lorsqu'elles sont concentrées dans une cuve de collecte. Il est toutefois

pratiquement impossible d'estimer correctement une population de larves âgées de quelques jours dans un bassin d'élevage. Le problème provient du fait que la seule méthode utilisable est une méthode d'échantillonnage qui nécessite l'homogénéisation des larves et que cette dernière est impossible à réaliser dans un grand volume d'élevage du fait de leur fragilité et de leur comportement grégaire. Pour avoir une estimation précise du taux de survie larvaire, il est donc conseillé de rapporter le nombre de survivants, en fin d'élevage, au nombre d'œufs introduit directement dans les bassins qui lui, peut être estimé de façon très précise. Une telle pratique présente cependant l'inconvénient majeur de ne pas permettre l'évaluation du taux d'éclosion et de ne plus pouvoir distinguer la part de la mortalité liée à la qualité intrinsèque de la ponte de celle provoquée par les techniques d'élevage elles-mêmes.

Enfin, nous avons estimé la précision et l'efficacité, inconnue jusqu'à ce jour, des deux seules méthodes de dénombrement employées, en écloserie, pour dénombrer les postlarves et les juvéniles en fin d'élevage larvaire. Il s'agit de la pesée ou du comptage visuel total. La première méthode concerne les poissons de quelques grammes pouvant être manipulés à l'épauvette, ce qui permet d'estimer le cheptel en pesant un échantillon dénombré et la population toute entière. La seconde s'applique aux postlarves de quelques dizaines de milligrammes qui ne peuvent être exondées sans provoquer d'importantes mortalités; elles sont donc dénombrées une à une, manuellement, lors de leur transfert dans les bassins de prégressissement. Cette méthode, fastidieuse, est la seule connue et utilisée à ce jour pour l'estimation d'une population de postlarves de cette taille. Nous lui avons donc proposé un substitut : une méthode qui nécessite la photographie (en un ou plusieurs clichés) de toute la population et son dénombrement, par pointage des postlarves sur chaque cliché ou sur une fraction de chaque cliché.

La comparaison des trois méthodes montre que :

- la méthode de pesée est la technique la plus rapide; elle est cependant traumatisante pour les poissons et sa précision est totalement dépendante de la dispersion en poids de la population

- le comptage visuel total est la méthode la plus pénible, tant pour le manipulateur que pour les poissons; sa précision est impossible à calculer ou à prédire, puisque totalement dépendante de l'adresse du manipulateur

- la méthode photographique est, de loin, la plus précise et la plus reproductible; elle a surtout l'avantage de permettre la séparation des opérations de transfert et de comptage des poissons. Bien que moins rapide que la pesée, elle est cependant moins traumatisante pour le poisson, puisqu'elle ne nécessite pas son émergence. Cette méthode est la seule utilisable pour l'estimation quantitative des populations de larves de quelques milligrammes, qui ne supportent pas d'être manipulées hors de l'eau.

La deuxième partie de ce travail fournit des indices morphologiques et comportementaux précis qui comblerent, au moins partiellement, l'absence ou la mauvaise définition des normes de référence nécessaires à l'évaluation de la qualité d'un cheptel. La notion de qualité peut être abordée de manière globale ou individuelle, selon qu'elle décrive le cheptel ou l'individu. Ainsi, la survie, la croissance, l'homogénéité du cheptel et son comportement sont des descripteurs de population se rapportant au bon déroulement de l'élevage. Les critères morphologiques décrivent, quant à eux, la qualité intrinsèque du poisson. Les critères retenus ici sont ceux qui sont directement appréciables par l'éleveur dans son éclosier. Ils sont répartis en trois catégories et concernent la morphoanatomie, l'éthologie et la morphométrie des deux espèces.

Les critères morphoanatomiques proposés permettent d'identifier la conformité de certains organes et de les replacer dans le contexte d'une chronologie normale du développement de la larve. La chronologie de certains événements clés du développement de la larve, référencée par rapport à sa taille et à son âge est ainsi décrite. Certaines anomalies du développement, apparaissant dès l'éclosion ou plus tardivement au cours de l'élevage, affectent l'animal en entier, comme dans le cas des torsions du corps ou, plus spécifiquement, certains organes ou parties du squelette. Parmi les principales anomalies relevées, il convient de citer : les calculs urinaires, la non fonctionnalité de la vessie natatoire, les déformations des mâchoires et/ou des opercules, les

lordoses. L'aspect, la fréquence, la période d'apparition et les conséquences de ces anomalies sont ainsi décrits :

- les calculs urinaires sont observés chez les larves dès l'éclosion; leur fréquence d'apparition varie de façon aléatoire d'un cheptel à l'autre; ils ne sont pas forcément létaux; leur origine demeure inconnue

- la non fonctionnalité de la vessie natatoire affecte systématiquement toutes les larves qui n'ont pas accès à la surface au tout début de la période larvaire; elle provoque d'importants retards de croissance, de la mortalité et l'apparition de déformations lordotiques

- les déformations mandibulaire et operculaire affectent les larves depuis l'éclosion; certaines catégories sont létales d'autres persistent jusqu'au stade adulte. Dans ce cas, les malformations operculaires affectent plus gravement la croissance et la survie que les malformations mandibulaires. La résistance des animaux déformés, dépendant de la gravité de la malformation, est diminuée par la compétition. Les écarts de croissance expriment des potentialités différentielles liées au type de malformation

- les lordoses déforment la colonne vertébrale aux environs de la vertèbre 15 chez tous les alevins dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle et, aux environs de la vertèbre 9, chez les autres. Les déformations engendrées par l'absence de la vessie natatoire sont irréversibles, même en cas d'inflation tardive de cet organe. A l'inverse, chez les poissons possédant une vessie normalement conformée, elles s'atténuent, sans toutefois disparaître. Dans les deux cas, des conditions de nage intenses pendant la phase nurserie, augmentent la fréquence d'apparition des lordoses. Dans le cas des animaux dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle, elles aggravent aussi la courbure de la déformation.

Le recensement de l'essentiel des informations disponibles sur le problème des anomalies squelettiques nous a conduit à envisager l'hypothèse d'une origine commune aux différentes malformations squelettiques (operculaires, maxillaires et vertébrales), liée à des troubles de l'ostéogenèse. Les conditions hydrodynamiques des milieux

d'élevage ne constitueraient, dans le cas des malformations lordotiques, qu'un révélateur du problème. Une revue exhaustive des troubles connus de l'ostéogenèse des poissons, à l'origine de malformations vertébrales, montrent que ceux-ci sont principalement induits par des désordres nutritionnels ou par la toxicité de certains éléments ingérés. Ils affectent la trame osseuse elle-même, essentiellement en modifiant le métabolisme du collagène, ou perturbent les processus de fixation du calcium et du phosphore. Nous suggérons, sans écarter l'hypothèse d'une potentielle carence en vitamine C, qu'une hypervitaminose D pourrait entraîner la formation de calculs urinaires et l'apparition de malformations squelettiques (ostéomalassie) en provoquant un déséquilibre homéostatique du calcium et du phosphore.

Pour les problèmes liés aux anomalies de développement de la vessie natatoire, des solutions concrètes sont proposées qui permettent soit de trier les individus anormaux, soit d'améliorer le taux d'inflation primaire de cet organe, permettant ainsi de supprimer les lordoses qui leur sont associées.

Enfin, notre travail s'achève sur une étude de deux autres catégories de critères que nous avons retenus comme estimateurs potentiels de la qualité du cheptel :

- des critères éthologiques, qui reposent sur des descriptions précises de ce que doivent être la répartition spatiale, le comportement natatoire et le comportement trophique des larves aux différentes phases de l'élevage. Elles permettent d'estimer l'état de santé instantané du cheptel ou son avenir immédiat. La connaissance de l'évolution de l'équipement sensoriel des larves permet, quant à elle, de mieux comprendre certains de ces comportements et d'orienter la recherche de certaines conditions d'élevage néfastes au développement de la larve
- des critères morphométriques, qui correspondent aux standards de croissance en longueur, de croissance pondérale, de dispersion et de structure de populations élevées selon les normes de la technique intensive. Les niveaux de performance et de variabilité observés représentent l'état actuel du savoir-faire en zootechnie larvaire intensive pour le loup et la daurade.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	3
PRÉAMBULE	5
SOMMAIRE	7
INTRODUCTION GÉNÉRALE	9
partie I	17
MATÉRIEL ET MÉTHODES	
1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE	19
1.1. Reproducteurs	
1.2. Maturation et ponte	
1.3. Incubation des œufs	
2. STRUCTURES D'ÉLEVAGE	20
2.1. Structures expérimentales	
2.2. Structures de production pilote	
3. TRAITEMENT DE L'EAU	25
4. CARACTÉRISTIQUES DE LA NOURRITURE	26
4.1. Choix et distribution des proies	
4.2. Culture des proies	
4.3. Aliments artificiels	
5. TECHNIQUES D'ÉLEVAGE	30
5.1. Technique intensive	
5.2. Technique semi-intensive	
6. CONTRÔLE DE L'ENVIRONNEMENT	33
partie II	35
ÉVALUATION QUANTITATIVE DES POPULATIONS LARVAIRES	
INTRODUCTION	37

1. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE 40

- 1.1. Description
- 1.2. Étude de l'homogénéisation
- 1.3. Étude de la dilution
- 1.4. Étude de l'échantillonnage
- 1.5. Étude de la reproductibilité des comptages
- 1.6. Conclusions

2. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR LA MESURE DU VOLUME TOTAL 43

- 2.1. Description
- 2.2. Étude de la variation de la taille des œufs
- 2.3. Effet du formol sur la taille des œufs
- 2.4. Effet de la salinité sur la flottabilité des œufs
- 2.5. Amélioration de la technique volumétrique
- 2.6. Conclusions

3. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR LA PESÉE GLOBALE 50

- 3.1. Description
- 3.2. Détermination de la densité des œufs
- 3.3. Amélioration de la technique de pesée
- 3.4. Conclusions

4. COMPARAISON DES MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE, DE PESÉE ET DE VOLUMÉTRIE 59

1. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DANS UNE CUVE DE COLLECTE 64

- 1.1. Description
- 1.2. Étude de l'homogénéisation
- 1.3. Étude de l'échantillonnage et de la reproductibilité des comptages
- 1.4. Conclusions

2. UNE MÉTHODE FONDÉE SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DANS UN BASSIN D'ÉLEVAGE 66

- 2.1. Bassins expérimentaux
- 2.2. Bassins de production
- 2.3. Conclusions

ch a p i t r e 3 69

ESTIMATION D'UNE POPULATION DE POSTLARVES

1. UNE MÉTHODE PHOTOGRAPHIQUE 70

- 1.1. Description de l'appareil
- 1.2. Photographie des alevins
- 1.3. Comptage
- 1.4. Échantillonnage et stratégie de comptage
 - 1.4.1. Étude de la microrépartition
 - 1.4.2. Principe de l'échantillonnage
 - 1.4.3. Réalisation pratique du comptage
 - 1.4.4. Conclusions

2. COMPARAISON DES MÉTHODES PHOTOGRAPHIQUE, DE PESÉE ET DE COMPTAGE VISUEL TOTAL 80

- 2.1. Précision
- 2.2. Efficacité
- 2.3. Conclusions

p a r t i e I I I 83

ÉVALUATION QUALITATIVE DES POPULATIONS LARVAIRES

INTRODUCTION 85

ch a p i t r e 1 87

CRITÈRES MORPHOANATOMIQUES

1. CHRONOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT 88

2. MALFORMATIONS A L'ÉCLOSION 90

- 2.1. Torsions du corps

	2.2. Décrochement du globule lipidique	
3. CALCULS URINAIRES		92
4. MALFORMATIONS DE LA VESSIE NATATOIRE		95
	4.1. Description	
	4.2. Conséquences	
	4.2.1. Croissance	
	4.2.2. Mortalité	
	4.3. Solutions	
	4.3.1. Amélioration du taux d'inflation primaire de la vessie natatoire	
	4.3.2. Tri des poissons dépourvus de vessie natatoire fonctionnelle	
5. MALFORMATIONS SQUELETTIQUES		116
	5.1. Malformations des mâchoires et des opercules	
	5.1.1. Description	
	5.1.2. Conséquences	
	5.1.3. Origine	
	5.2. Malformations de la colonne vertébrale	
	5.2.1. Lordose associée à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle	
	5.2.2. Lordose non associée à l'absence de vessie natatoire fonctionnelle	
	5.3. Discussion	
	chapitre 2	141
	CRITÈRES ÉTHOLOGIQUES	
1. COMPORTEMENT PENDANT LA PHASE ENDOTROPHIQUE		142
	1.1. A l'éclosion	
	1.2. De l'éclosion à l'ouverture de la bouche	
	1.3. A l'ouverture de la bouche	
2. COMPORTEMENT PENDANT LA PHASE EXOTROPHIQUE		144
2.1. Entrée dans la vie trophique		
	2.2. Stade postlarvaire	
3. CONCLUSIONS		147

chapitre 3	149
CRITÈRES MORPHOMÉTRIQUES	
<hr/>	
1. CROISSANCE	150
1.1. Mesure	
1.2. Échantillonnage	
1.3. Normes	
<hr/>	
2. DISPERSION ET STRUCTURE	151
2.1. Coefficient de variation	
2.2. Coefficients de structure	
2.3. Relations entre croissance, dispersion et structure	
<hr/>	
4. ANOMALIES DE CROISSANCE	157
4.1. Influence des facteurs abiotiques et biotiques	
4.2. Influence de l'alimentation	
4.2. 1. Nutrition	
4.2. 2. Alimentation	
<hr/>	
5. CONCLUSIONS	163
<hr/>	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	165
<hr/>	
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	173
<hr/>	
RÉSUMÉ	187
<hr/>	
TABLE DES MATIÈRES	193