

# 12

## ONTOGENÈSE, DÉVELOPPEMENT ET PHYSIOLOGIE DIGESTIVE CHEZ LES LARVES DE POISSONS

Chez les poissons, le terme de larve désigne les plus jeunes individus entre le moment où ils sont capables d'ingérer de la nourriture exogène et celui où ils prennent la forme de l'adulte (fig. 12.1). Le stade larvaire suit le stade embryonnaire et précède le stade juvénile. Il correspond à une période de transformation morphologique et physiologique continue de l'animal. La larve partage avec l'embryon certaines caractéristiques comme une très petite taille, un taux de croissance spécifique très élevé et une différenciation incomplète de certains organes. Cependant, elle est déjà capable de capturer et digérer des proies.

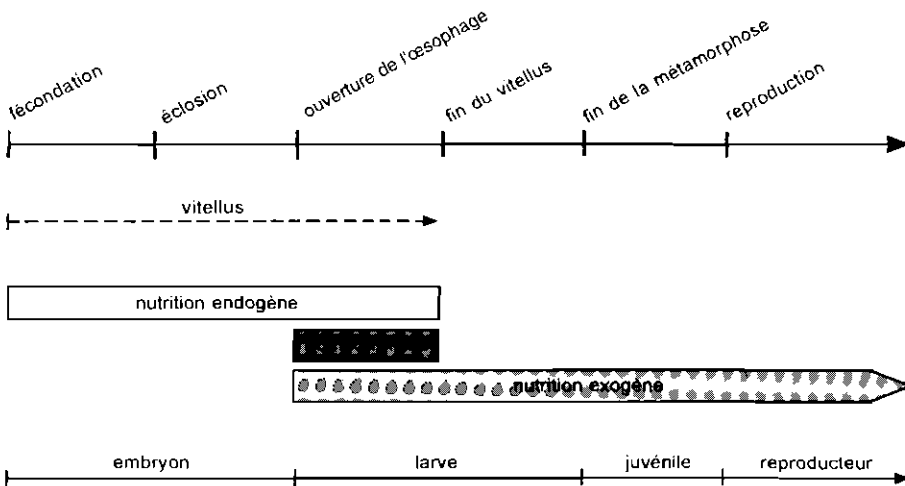


Figure 12.1. Stades de développement et modes de nutrition au cours de la vie des poissons.

## Développement prélarvaire

Le développement embryonnaire mérite d'être considéré car il conditionne certaines caractéristiques importantes des larves et en particulier la taille au moment du premier repas.

### Utilisation des réserves vitellines

La vie embryonnaire se déroule d'abord dans le milieu clos délimité par le chorion de l'œuf, puis, après éclosion, dans le milieu extérieur. L'embryon est alors appelé soit « vésiculé » car la vésicule vitelline forme une proéminence ventrale bien visible, soit « libre » car il bénéficie d'une certaine capacité de déplacement autonome, même si ses performances de nage sont encore très mauvaises.

D'un point de vue nutritionnel, l'embryon couvre ses dépenses de croissance et d'entretien en utilisant les réserves vitellines d'origine maternelle qui sont présentes dans l'œuf au moment de la fécondation. La question de l'existence d'autres sources alimentaires a été posée. L'hypothèse d'un apport trophique par absorption de matière organique dissoute a été avancée pour expliquer la croissance des larves dites leptocéphales que l'on rencontre chez certaines espèces comme l'anguille. Ces larves très particulières manifestent une grande activité au cours de leur phase migratoire, et leur longueur augmente jusqu'à

**Tableau 12.1.** Quantité initiale de vitellus (mg de matière fraîche) et masse maximale des larves à jeun (mg de matière sèche de l'individu entier) chez quelques poissons.

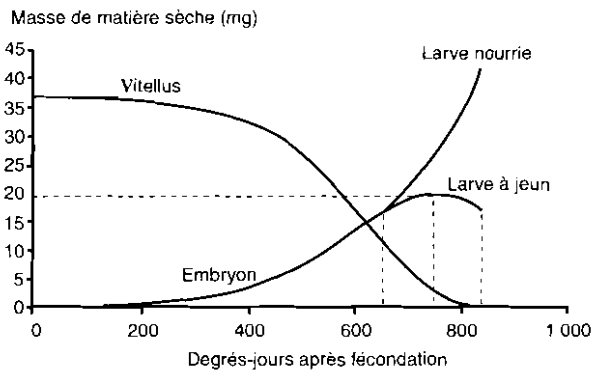
Espèce	Quantité initiale de vitellus	Masse maximale des larves à jeun
Saumon quinnat <sup>1</sup>	164	112( 6 °C) 104( 8 °C) 98(10 °C) 80(12 °C)
Truite fario <sup>2</sup>	38	19
Flétan <sup>3</sup>	1,4	0,75
Poisson-chat africain <sup>4,5</sup>	0,4	0,30
Carppe <sup>6</sup>	0,23	0,12
Turbot <sup>7</sup>	0,04	0,02

<sup>1</sup>Heming, 1981. <sup>2</sup>Escaffre, Bergot, 1990. <sup>3</sup>Finn *et al.*, 1995. <sup>4</sup>Kamler *et al.*, 1994. <sup>5</sup>Verreth, 1994. <sup>6</sup>Kamler, 1976. <sup>7</sup>Quantz, 1985.

atteindre cent fois le diamètre de l'œuf sans que l'on puisse observer d'activité prédatrice. La capacité d'absorber des acides aminés (AA) par voie trans-épi-théliale a été démontrée chez l'embryon et la larve de carpe ou de corégone par des expériences de baignation : il y a synthèse de protéines à partir d'AA marqués dissous dans le milieu. Cependant les possibilités de « dopage » des larves par des bains nutritifs ont été peu explorées et l'on considère que, dans les conditions ordinaires d'élevage, l'apport autre que celui des réserves vitelli-nes est négligeable.

Les réserves initiales sont par définition limitées et, compte tenu de la petite taille des œufs de la plupart des espèces, elles ne permettent la formation que d'un organisme de petite taille. De grandes différences existent d'ailleurs entre les espèces de poissons (tabl. 12.1). L'embryon de turbot dispose initialement d'environ 1 Joule de réserves, soit 8 fois moins que celui de carpe et 4800 fois moins que celui de saumon quinnat. Chez les animaux maintenus à jeun, les masses respectives de la matière sèche du vitellus et de l'organisme proprement dit (embryon ou larve) évoluent de manière similaire dans les différentes espèces (fig. 12.2). Seuls les paramètres des équations des courbes semblent différer selon l'espèce, la quantité initiale de vitellus et la température.

L'éclosion a lieu pendant la phase de croissance quasi exponentielle qui suit la fécondation. La masse de l'embryon au moment de l'éclosion n'est pas constante pour une espèce donnée mais dépend de la température d'incubation. L'ouverture de l'œsophage a lieu après le point d'inflexion de la courbe de la masse corporelle de l'embryon et avant que la masse maximale de la larve laissée à jeun ne soit atteinte. À ce stade, il reste encore du vitellus dont l'utilisation couvre les dépenses d'entretien. Ensuite la biomasse décroît et le vitellus finit par disparaître. Dans la mesure où la composition de la matière sèche de l'embryon et celle du vitellus varient peu au cours de la résorption, des courbes similaires à celles des masses corporelles décrivent les variations des contenus énergétiques respectifs de l'embryon et du vitellus. Par ailleurs, pour une



**Figure 12.2.** Évolution de la masse de matière sèche (mg) du vitellus et du corps chez la truite commune (d'après Escaffre et Bergot, 1990).

température donnée, la consommation d'oxygène de l'embryon ou de la larve par unité de temps apparaît directement proportionnelle à la masse corporelle, et non à la masse corporelle élevée à la puissance 0,7-0,8 comme chez les juvéniles. Elle présente donc les mêmes variations que la masse de l'embryon. Après l'éclosion la consommation d'oxygène peut être accrue par des facteurs externes comme l'éclairement qui augmente l'agitation et les dépenses de nage des larves.

Pour des espèces très différentes, tant par la quantité initiale de vitellus que par la température d'incubation, la matière sèche maximale des larves à jeun représente de 50 à 70 % de la quantité initiale de vitellus. Ce rapport, élevé et assez constant, permet de prévoir, à partir du vitellus de l'œuf, la taille maximale des larves à jeun et celle des larves capables de se nourrir, qui est inférieure mais proche de la précédente. Chez la truite, la taille des alevins issus d'une même femelle est, à un stade de développement précis, directement proportionnelle à celle des œufs. L'éclosion a lieu en même temps indépendamment de la taille des œufs, mais la masse maximale à jeun est atteinte légèrement plus tard par les alevins issus des plus gros œufs. Dans un organe comme le foie, les gros alevins ont des cellules de même taille mais deux fois plus nombreuses que celles des alevins qui sont deux fois plus petits. Maintenus à jeun, les gros alevins atteignent le stade 50 % de mortalité plus tard que les petits alevins.

Beaucoup de difficultés d'élevage étant liées à la petitesse des larves, il semble avantageux de choisir des œufs contenant beaucoup de vitellus. Quand l'espace périvitellin est réduit, le volume du vitellus correspond approximativement à celui de l'œuf dont la taille peut servir de critère de sélection. Pour une espèce donnée, la taille de l'œuf varie suivant les femelles. En général, les œufs provenant de la première ponte (première année de ponte chez les espèces à cycle annuel ou première ponte de la saison chez les espèces à ponte fractionnée) sont plus petits que ceux des pontes suivantes. La taille des œufs a aussi tendance à décroître chez les femelles très âgées et pour les dernières pontes d'une saison.

Pour une même quantité de vitellus initial, il est également intéressant d'optimiser le rendement de la transformation de vitellus en embryon, c'est-à-dire le rapport entre la masse maximale à jeun et la masse initiale de vitellus. Ce rapport dépend de facteurs externes et en particulier de la température. Des œufs de saumon quinnat incubés à 6, 8, 10 ou 12 °C donnent des alevins dont la masse maximale à jeun est d'autant plus élevée que la température est plus basse, la différence de masse des alevins atteignant 40 % entre 6 et 12 °C. De façon générale, il semble exister pour chaque espèce une température pour laquelle la vitesse de croissance de l'embryon est maximale, et une autre température, inférieure à la précédente, qui optimise le rendement de l'utilisation du vitellus et donne la masse maximale de la larve à jeun la plus élevée.

## Utilisation du globule lipidique

Outre le vitellus, composé principalement de protéines, les réserves vitellines de certaines espèces (bar, daurade, turbot) contiennent un globule lipidique. Ce globule est absent chez d'autres espèces (carpe, flétan). Chez le corégone, il existe de nombreux petits globules lipidiques qui fusionnent progressivement en cours d'incubation pour former un seul gros globule chez la larve.

La résorption du globule lipidique est plus lente que celle du vitellus et il reste souvent une masse relativement importante de globule quand le vitellus est épuisé. Le globule est constitué de lipides apolaires (triacylglycérols et aussi cérides chez certains poissons marins). Etant dépourvu de protéines, il ne peut servir à la synthèse de nouveaux tissus chez les larves à jeun qui ont épuisé leur vitellus. Par contre il constitue une réserve d'énergie pouvant couvrir les dépenses de nage et éventuellement limiter le catabolisme oxydatif des protéines. Chez le corégone on constate qu'au moment où les larves à jeun commencent à mourir une partie d'entre elles possède encore un globule lipidique qui reste inutilisé. Certains auteurs ont suggéré que le globule lipidique, qui a une densité plus faible que celle des autres compartiments corporels, jouerait un rôle physique de flotteur, permettant l'équilibre de nage chez les larves qui ne possèdent pas encore de vessie natatoire.

## Passage de l'endotrophie à l'exotrophie

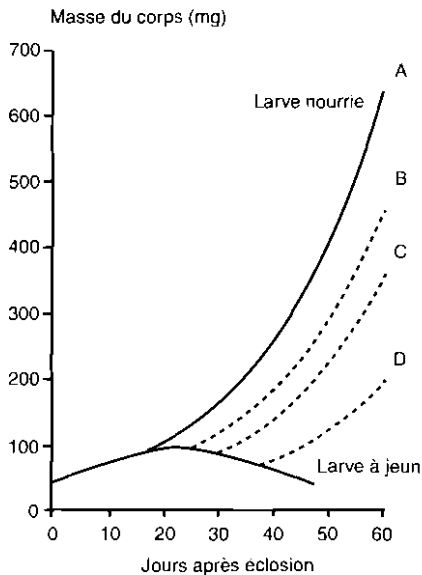
### Différenciation du tube digestif

La fin du stade embryonnaire est marquée par l'ouverture de l'œsophage, qui a lieu après celle de l'anus. Différentes études, en particulier chez le turbot et le poisson-chat africain, montrent qu'à ce moment les cellules épithéliales absorbantes de l'intestin des larves ont le même aspect que les entérocytes des animaux plus âgés. Dès la première prise de nourriture il est possible de distinguer une partie antérieure où les entérocytes manifestent une activité d'absorption des lipides et une partie postérieure où se produit une absorption de macromolécules protéiques. Chez la carpe, un segment distal, distinct du précédent et n'absorbant pas les macromolécules protéiques, est en outre présent. Cette distinction en segments spécialisés faite d'après l'aspect histologique des entérocytes est exactement celle qui peut être faite chez les poissons de grande taille (chap. 4).

L'ultrastructure des cellules hépatiques et pancréatiques est également identique à celle trouvée chez les juvéniles. La présence d'enzymes pancréatiques

peut être détectée dans les acinus pancréatiques avant même l'ouverture de l'œsophage. L'ensemble des données histologiques indique l'existence de structures fonctionnelles permettant la digestion et l'absorption des lipides dans l'intestin antérieur. Une activité trypsique est décelable dans le pancréas et la lumière intestinale, ce qui suggère une capacité de dégradation des protéines et l'absorption des produits de dégradation dans l'intestin antérieur. De plus, l'absorption par pinocytose et la dégradation intracellulaire de macromolécules protéiques par les enzymes cytosoliques peuvent être observées dans l'intestin postérieur. La capacité d'utilisation d'amidon gélatinisé a également été montrée chez la larve de carpe au niveau digestif (présence d'une activité amylasique) et métabolique (induction d'une hypertrophie du foie par l'addition d'amidon dans le régime).

Les différences importantes observées entre le système digestif des larves et celui des juvéniles, exception faite de l'absence d'estomac, ne sont pas d'ordre cytologique ni fonctionnel mais concernent la morphologie générale. Chez les larves, l'intestin est très court par rapport au corps. Il forme souvent un simple tube rectiligne, sans anses ni évaginations (caecums pyloriques) qui peuvent être présentes chez les adultes. L'épaisseur de la musculature est faible. La muqueuse ne forme pas les plis observés chez les juvéniles. Le foie est constitué initialement par un lobe unique, de même que le pancréas, alors que chez les juvéniles de plusieurs espèces, en particulier ceux des cyprinidés, ces deux organes sont intriqués l'un dans l'autre de façon complexe le long des anses intestinales. De plus le pancréas des plus jeunes larves ne présente pas de cellules adipeuses intercalées entre les acinus.



**Figure 12.3.** Évolution de la masse du corps chez la truite nourrie dès l'ouverture de l'œsophage (courbe A), de façon retardée (courbes B, C et D) ou gardée à jeun (d'après Escaffre, Bergot, 1985).

## Effet d'un retard d'alimentation

Le vitellus qui reste au moment de l'ouverture de l'œsophage permet aux larves de grandir encore un peu, même en l'absence de nourriture. Le taux de croissance spécifique des larves à jeun est réduit et devient négatif après le stade de la masse maximale. L'accès à la nourriture exogène permet aux larves de garder un taux de croissance spécifique élevé correspondant, au moins temporairement, à une croissance exponentielle. À âge égal, les alevins de truite nourris précocement présentent une supériorité de masse manifeste par rapport aux alevins nourris tardivement, même si ces derniers retrouvent, une fois qu'ils sont alimentés, le même taux de croissance spécifique que les premiers (fig. 12.3). Cependant, après un certain degré de jeûne, appelé « point de non retour », l'animal affaibli devient incapable de se nourrir et se trouve condamné à périr, même en présence de nourriture.

Les larves sont d'autant plus sensibles au jeûne qu'elles sont plus petites. Les larves de grande taille qui se développent en eau froide disposent de plusieurs jours, et même de plusieurs semaines dans le cas des salmonidés à gros œufs, pour trouver des proies et apprendre à les capturer avant de souffrir gravement du jeûne. Au contraire, les très petites larves vivant à température élevée se trouvent dans une situation difficile. L'échelle de temps de leur développement, exprimée en nombre de jours ou de périodes éclairées, est courte et elles ne disposent que d'un créneau temporel étroit pour se nourrir dans de bonnes conditions, surtout si leur alimentation est restreinte à la phase éclairée du cycle nyctéméral.

L'intestin et le foie sont deux organes rapidement affectés par une dénutrition. Des critères biochimiques (rapport ARN/ADN, composition en acides gras, niveau des activités enzymatiques) ou histologiques (hauteur de l'épithélium intestinal, volume des hépatocytes, taille des noyaux des hépatocytes) sont utilisés pour apprécier l'état nutritionnel des larves, c'est-à-dire leur degré de jeûne ou le niveau d'adéquation de la nourriture.

## Développement larvaire

### Particularités de la croissance et du développement

Les larves bien nourries présentent des taux de croissance spécifique bien supérieurs à ceux des poissons de plus grande taille. Ces taux dépendent de la température. Ils peuvent dépasser 60 % par jour chez certains poissons-chats africains élevés à 27-29 °C. Chez la carpe, à 24 °C, nourrie avec des artémias, le taux de croissance quotidien peut atteindre 40-50 % pendant les premiers

jours d'alimentation. Avec des aliments artificiels ce taux peut rester proche de 20-25 % pendant plusieurs semaines, jusqu'à une masse de 1 g, alors qu'il ne dépasse pas quelques % pour les animaux de plus de 1 kg. Les larves se conforment à une loi générale : le taux de croissance spécifique diminue inéluctablement quand la taille de l'animal augmente.

L'accroissement de la masse des larves est accompagné de modifications importantes de leur morphologie, de leur anatomie et de leur physiologie. Chez la carpe comme chez beaucoup d'espèces le corps de la larve devient proportionnellement moins allongé et plus massif. La hauteur du corps et son épaisseur augmentent plus vite que sa longueur, jusqu'aux proportions définitives du juvénile. Le coefficient  $b$  de la relation :  $\text{Log}(\text{masse}) = a + b \text{Log}(\text{longueur})$  est compris entre 4 et 5 chez les larves alors qu'il est voisin de 3 chez les poissons de plus de 1 g. Les segments extérieurs du corps (museau, partie caudale) grandissent plus vite que la partie centrale. Les nageoires se différencient pendant la phase larvaire. Ces modifications ont été reliées au changement du mode de nage et interprétées comme des adaptations aux lois de l'hydrodynamique qui régissent le milieu. Les forces de viscosité sont importantes pour les larves de petite taille se déplaçant lentement, alors que les forces d'inertie jouent davantage pour les poissons plus grands qui nagent rapidement. Des allométries de croissance (traduites par des valeurs différentes du coefficient  $b$  de l'équation ci-dessus), ont été observées pour divers tissus et organes des larves. Le tissu nerveux et les yeux, relativement développés au début, augmentent moins vite de volume que le tissu musculaire. La croissance du foie est particulièrement rapide. La surface d'échange respiratoire s'accroît beaucoup au cours du développement larvaire, avec la différenciation des lamelles branchiales et le déclin de la respiration cutanée initiale (disparition du muscle rouge embryonnaire superficiel). La surface de la muqueuse intestinale augmente du fait de l'allongement relatif de la longueur intestinale et du développement des plis du côté luminal. La différenciation de l'estomac chez les espèces qui en sont pourvues est souvent tardive et indicatrice de la fin de la période larvaire. Cependant, le début de la phase juvénile n'est pas strictement défini par un événement unique comparable à l'ouverture de l'œsophage pour la phase larvaire. Outre la

**Tableau 12.2.** Développement des larves de turbot. D'après Segner *et al.*, 1994.

Longueur de la larve (mm)	Événement
4	ouverture de l'œsophage
5	disparition du vitellus
5.5	développement de la vessie gazeuse
6	développement des rayons des nageoires
8	courbure de la notocorde
18	début de l'asymétrie
26	résorption de la vessie gazeuse et fin de la migration de l'œil



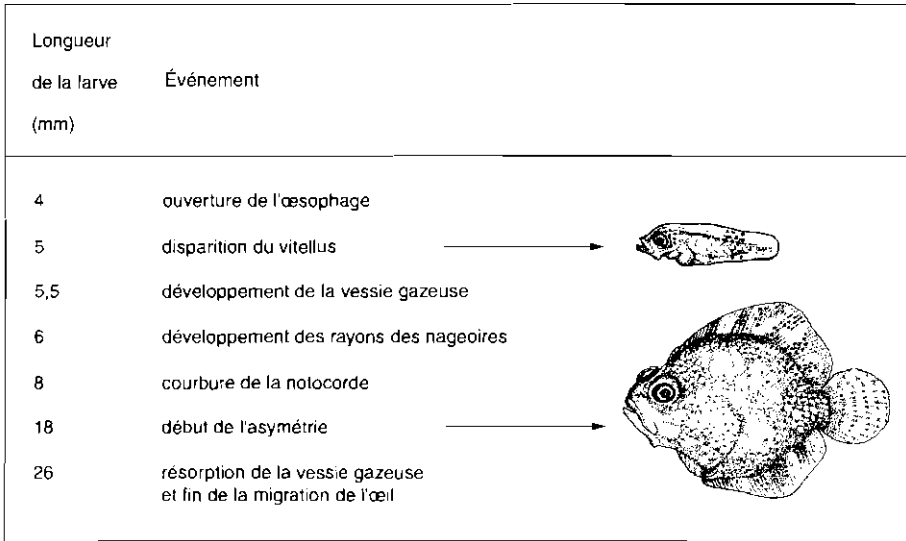


Figure 12.4. Développement des larves de turbot (d'après Segner *et al.*, 1994).

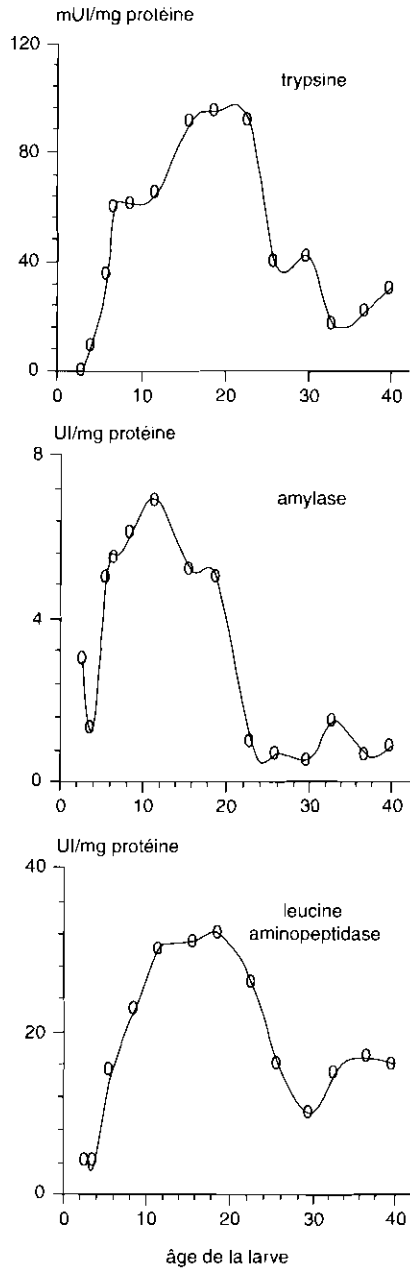
forme générale, des critères de pigmentation, de différenciation des nageoires et de mise en place des écailles sont utilisés.

Chez certaines espèces, comme les poissons plats (tabl. 12.2), la différence d'aspect entre la larve symétrique qui commence à s'alimenter et le juvénile asymétrique est spectaculaire et on parle de métamorphose pour désigner le passage d'une forme à l'autre (fig. 12.4). Pour d'autres espèces, dont les œufs contiennent beaucoup de réserves vitellines, l'animal possède déjà les caractéristiques du juvénile au début de la phase exotrophe et on considère que le stade larvaire n'existe pas. Une catégorie intermédiaire entre les précédentes est celle des saumons et des truites. Au moment du premier repas, leurs « larves » possèdent un estomac fonctionnel mais se distinguent malgré tout des juvéniles par leur morphologie. L'usage courant les désigne d'ailleurs sous le nom d'alevins plutôt que celui de larves.

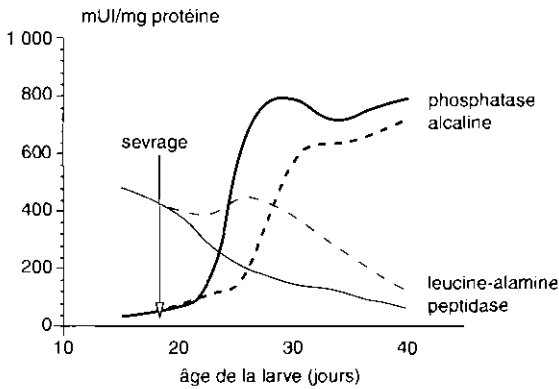
### Équipement enzymatique

#### **Variation de l'activité des enzymes digestives au cours du développement**

Chez la larve de bar, une forte augmentation de l'activité des enzymes pancréatiques comme l'amylase, la trypsine et la chymotrypsine est observée au moment de l'ouverture de la bouche, indépendamment de toute prise de nourriture. Les enzymes intestinales du cytosol (par exemple la leucine-alanine pepti-



**Figure 12.5.** Évolution de l'activité spécifique de quelques enzymes digestives chez les larves de poissons marins au cours du développement. UI : unité internationale de mesure de l'activité enzymatique ; mUI : milli-unité.



**Figure 12.6.** Variation de l'activité spécifique des enzymes des entérocytes au cours du développement des larves de poissons : augmentation d'une enzyme de la bordure en brosse, la phosphatase alcaline, et décroissance d'une enzyme cytosolique, la leucine-alanine peptidase chez des animaux nourris avec des proies vivantes (—) et des animaux sevrés avec un aliment composé (---).

dase) et de la bordure en brosse (comme la  $\gamma$ -glutamyl-transpeptidase, la maltose et la phosphatase alcaline) sont aussi décelées avant l'ouverture de la bouche, bien qu'à de faibles niveaux.

Toutes les enzymes étudiées, sauf la pepsine, montrent schématiquement le même profil de leur activité spécifique (activité de l'enzyme rapportée à la quantité de protéines) au cours du développement de la larve de bar (fig. 12.5) : une forte augmentation jusqu'au jour 12, un maintien des activités à un niveau élevé, puis, vers le jour 23, une chute de ces activités qui restent ensuite constantes jusqu'au jour 40. La chute des activités ne correspond pas à une diminution de la capacité digestive globale de la larve. En fait, de nouvelles enzymes apparaissent et l'importance relative des premières enzymes présentes diminue (l'activité spécifique correspond en effet à l'activité de l'enzyme étudiée rapportée aux protéines totales de l'échantillon). La pepsine ne peut être dosée qu'à partir du jour 25. Les activités spécifiques dosées dans une fraction purifiée des bordures en brosse des entérocytes augmentent régulièrement au cours du développement, indiquant que la muqueuse intestinale accroît son potentiel digestif au fur et à mesure que les microvillosités se multiplient. La présence d'enzymes cytosoliques dans les entérocytes a été révélée dès les premiers jours par immunohistochimie et certaines ont pu être récemment dosées. L'activité spécifique de ces enzymes du cytosol évolue en sens contraire de celle des enzymes de la bordure en brosse au cours du développement de la larve (fig. 12.6). La digestion au niveau intestinal chez les jeunes larves se caractérise par une intervention importante du cytosol des entérocytes alors que, chez les individus plus âgés, les enzymes de la bordure en brosse des entérocytes deviennent prépondérantes.

### ***Modulation des activités enzymatiques***

Dès le début de l'alimentation, les larves de poisson sont capables de moduler leurs activités enzymatiques en réponse à la composition biochimique de l'aliment. Ainsi, il a été montré chez la larve de bar qu'un régime contenant 12 % d'amidon induisait une très forte augmentation de l'activité de l'amylase, y compris pendant la phase lécitho-exotrophe. De la même manière, l'activité de la trypsine augmente en réponse à la présence d'AA libres dans le régime. Une augmentation de la phosphatase alcaline est aussi observée lorsque le régime contient des molécules phosphorylées, comme des phosphoprotéines.

D'autres stimulus affectent la sécrétion des enzymes pancréatiques. En effet, une sécrétion de trypsine a été mise en évidence chez la larve de hareng en réponse à un stimulus mécanique comme la distension de la paroi du tube digestif.

Les échecs obtenus lors des expériences de substitution d'aliment composé à des proies vivantes chez les larves de poissons marins ont longtemps été expliqués par l'hypothèse suivante : les jeunes larves synthétiseraient trop peu d'enzymes pour pouvoir digérer un aliment composé et les proies vivantes fourniraient directement ou indirectement un complément enzymatique indispensable à leur digestion par les larves. Les données récentes, qui montrent une grande capacité des larves à synthétiser des enzymes digestives, infirment cette hypothèse. De plus, l'apport direct d'enzymes par la proie vivante apparaît négligeable : le tube digestif d'une larve de bar de 20 jours ne peut contenir au même moment plus de 5 artémias, ce qui correspond à 2 % de l'activité tryptique dosée chez la larve. Enfin la supplémentation en enzymes des régimes n'a pas donné de résultats très concluants. Un résultat positif a été signalé sur des larves de daurade nourries avec des aliments composés enrichis en enzymes pancréatiques, mais un tel résultat semble être une exception.

Par ailleurs, il a été montré que la présence de pepsine consécutive à la formation de l'estomac n'était pas déterminante pour expliquer une bonne utilisation de l'aliment composé chez les larves de poissons. Les larves de carpe (espèce agastre) peuvent être nourries dès l'ouverture de la bouche avec des aliments composés.

### ***Effet du sevrage avec un aliment de formulation classique***

Le passage d'une alimentation de type « proies vivantes » à une alimentation composée provoque, chez toutes les espèces de poissons, un retard de croissance d'autant plus important que le sevrage survient plus tôt. La survie des larves est, par contre, peu affectée, sauf lors de sevrages très précoces, par exemple avant le jour 15 chez le bar.

Une brusque augmentation des activités spécifiques de toutes les enzymes est observée pendant la première semaine qui suit le sevrage. Cette augmenta-

tion traduit une mobilisation des capacités enzymatiques de la larve pour utiliser au mieux l'aliment. Un retour à des valeurs identiques à celles trouvées chez des larves nourries avec des proies vivantes est ensuite constaté. Cependant, ce retour à la normale n'est pas observé chez les larves de bar sevrées avant le jour 20. Bien que les larves ingèrent effectivement les microparticules d'aliment, leurs profils enzymatiques restent proches de ceux qui sont observés lors de malnutrition ou de jeûne.

Cette modification des profils enzymatiques peut s'expliquer par le fait que le développement des fonctions digestives est encore inachevé chez la larve. Chez la plupart des espèces, la mise en place de certaines fonctions digestives s'effectue au cours du développement larvaire suivant une séquence génétiquement programmée, et ce n'est qu'après trois semaines que l'animal a acquis un mode de digestion de type adulte. Chez le bar, un sevrage au jour 10 affecte la sécrétion des enzymes pancréatiques, pourtant efficacement synthétisées. De la même façon, au niveau intestinal, un sevrage précoce perturbe l'apparition des enzymes de la bordure en brosse, tout en maintenant de forts niveaux d'enzymes cytosoliques. L'animal conserve alors une digestion de type larvaire et la mise en place d'une digestion de type adulte est différée ou annulée. Le sevrage avec un aliment mal adapté aux jeunes larves (avant 3 semaines) peut ainsi compromettre tout le développement ultérieur de l'animal (fig. 12.6).

### ***Adaptation de l'aliment aux spécificités digestives des larves***

L'absence de perturbation de la séquence normale d'apparition des différentes fonctions digestives constitue un critère de bonne adaptation de l'aliment aux larves. Des expériences récentes montrent que l'addition de 10 % d'acides aminés (AA) libres dans un aliment composé permet une amélioration sensible de la sécrétion des enzymes pancréatiques. Par ailleurs, l'incorporation dans l'aliment de 12 % d'hydrolysat protéique limite le retard d'apparition des enzymes de la bordure en brosse intestinale. La modification d'une partie de l'apport protéique de l'aliment permet ainsi une meilleure maturation des fonctions digestives de la larve, ce qui se traduit par un gain de masse corporelle (60 %) et de survie (30 %) par comparaison avec les larves sevrées avec un aliment contenant la protéine native. Il est possible également que la forme d'apport des lipides et des glucides alimentaires influence la maturation des fonctions digestives.

Les résultats obtenus au cours de ces dernières années montrent donc que la larve possède les capacités digestives suffisantes pour utiliser un aliment composé pour peu que celui-ci soit formulé en tenant compte des particularités digestives de cet organisme. Ce point de vue est confirmé par la démonstration récente qu'il est possible de nourrir des larves de bar dès le premier repas avec un aliment artificiel, sans apport de proies vivantes.

## Qualité des juvéniles produits

Dans le cas des élevages de larves, l'unité prise en compte est souvent le « lot » constitué par une population généralement nombreuse, de l'ordre de  $10^4$  à  $10^6$  individus, partageant le même bac et la même nourriture pendant plusieurs semaines. Un des buts recherchés de la production de juvéniles est l'obtention de lots homogènes dépourvus de poissons anormaux.

### Homogénéité des lots

Pour des larves issues de la même ponte et incubées dans les mêmes conditions, la variabilité initiale de la masse est faible et le coefficient de variation habituellement inférieur à 15 %. Ce coefficient augmente en cours d'élevage jusqu'à une valeur d'environ 30 % rencontrée chez la truite comme chez la carpe. Une alimentation de mauvaise qualité entraîne une augmentation du coefficient de variation. Le coefficient d'asymétrie de la masse est généralement nul ou légèrement négatif au départ. Il peut diminuer en début d'alimentation si une partie des larves ne grandit pas. Il augmente ensuite avec le temps, d'une part à cause de la mort des plus petites larves et, d'autre part, du fait de l'apparition d'un petit nombre d'animaux montrant des croissances très supérieures à celles de la moyenne de la population. L'apparition de ces animaux est souvent associée au cannibalisme. Ce comportement anormal traduit de mauvaises conditions d'élevage et en particulier un manque de nourriture ou une inadaptation de l'alimentation.

### Anomalies du développement

De nombreuses anomalies du développement peuvent être rencontrées dans les élevages. Elles ne sont pas observées dans la nature (ce qui ne signifie pas qu'elles n'existent pas), hormis dans des milieux très pollués. Les anomalies les plus graves disparaissent du lot par la mort des individus affectés. Par contre des anomalies sérieuses non létales peuvent se maintenir dans les milieux d'élevage protégés, en l'absence de prédation autre que le cannibalisme.

Dans certains cas la cause des anomalies a pu être identifiée. On distingue trois types de facteurs : les premiers sont d'ordre physico-chimique. Ainsi, le non-gonflement de la vessie gazeuse chez la larve de daurade et de bar peut être prévenu par le nettoyage de la surface de l'eau des bacs (suppression du film huileux). Cette absence de gonflement entraîne des lordoses chez les Perciformes. On sait aussi que des températures trop éloignées du *preferendum* de

l'espèce, surtout au stade embryonnaire, peuvent entraîner des déformations irréversibles chez les survivants de ces conditions limites.

Des carences nutritionnelles constituent un second type de facteurs d'anomalies. Le jeûne peut affecter non seulement l'appareil digestif mais aussi la morphologie externe, par exemple un aplatissement de la tête et une exophtalmie. Les anomalies pigmentaires des poissons plats semblent en grande partie dues à une mauvaise qualité alimentaire des artémias, bien que les nutriments en cause ne soient pas clairement identifiés. Une carence en phospholipides peut provoquer une scoliose chez l'ayu. Une carence en vitamine C chez la larve de carpe provoque des déformations branchiales et l'érosion de la nageoire caudale. Un excès d'apport de vitamine A provoque une compression des vertèbres du hiramé.

Enfin des infections microbiennes peuvent être à l'origine de malformations larvaires. C'est le cas d'un virus qui provoque une hyperplasie épidermique chez le hiramé. Des vibrions pathogènes peuvent également provoquer des nécroses intestinales et musculaires. D'autres bactéries telles que *Flexibacter ovolyticus* peuvent détruire le chorion de l'œuf, entraînant ainsi une éclosion prématurée d'embryons mal formés.

## Conclusion

L'étude de l'ontogenèse des poissons pendant la période larvaire a longtemps été la préoccupation des seuls biologistes. L'approche physiologique entreprise récemment a permis de voir sous un jour nouveau les problèmes de nutrition que l'on abordait jusqu'à une période très récente sous un angle très empirique. Les données récemment acquises devraient faciliter la tâche des nutritionnistes dans l'élaboration d'aliments adaptés aux poissons pendant ces stades.

## Références bibliographiques

- ALAMI-DURANTE H., 1990. Growth of organs and tissues in carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae. *Growth, development & aging*, 54, p. 109-116.
- ESCAFFRE A.-M., BERGOT P., 1984. Utilization of the yolk in rainbow trout alevins (*Salmo gairdneri* Richardson) : effect of egg size. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 24, p. 449-460.
- ESCAFFRE A.-M., BERGOT P., 1985. Effet d'une alimentation précoce ou retardée sur la croissance d'alevins de truites arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) issus d'oeufs de taille différente. *Bull. Fr. Pêche. Piscic.*, 296, p. 17-28.

- ESCAFFRE A.-M., BERGOT P., 1990. Résorption du vitellus chez les alevins de truite commune (*Salmo trutta* L.) gardés à jeun ou nourris. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 317, p. 58-67.
- ESCAFFRE A.-M., BERGOT P., SZLAMINSKA M., 1989. Site of absorption of protein macromolecules in the intestine of carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae and rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) fry. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 36, p. 263-271.
- FINN R.N., RONNESTAD I., FYNH H.J., 1995. Respiration, nitrogen, and energy metabolism of developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus Hippoglossus* L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, IIIA, p. 647-671.
- GATESOUBE F.J., 1994. Development of fish larvae and rearing conditions in hatcheries. In : B. Lahlou and P. Vitiello eds. *Coastal and Estuarine Studies. Aquaculture : fundamental and applied research*. American Geophysical Union, Washington DC, p. 159-172.
- HEMING T.A., 1982. Effect of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 39, p. 184-190.
- KAMLER E., 1976. Variability of respiration and body composition during early developmental stages of carp. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 23, p. 431-485.
- KAMLER E., 1992. *Early life history of fish. An energetic approach*. Chapman & Hall, London, 267 p.
- KAMLER E., SZLAMINSKA M., KUCZYNSKI M., HAMACKOVA J., KOURIL J., DABROWSKI R., 1994. Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. *J. Fish Biol.*, 44, p. 311-326.
- OSSE J.W.M., 1990. Form changes in fish larvae in relation to changing demand of function. *Neth. J. Zool.*, 40, p. 362-385.
- QUANTZ G., 1985. Use of endogenous energy sources by larval turbot *Scophthalmus maximus*. *Trans. Am. Fish Soc.*, 114, p. 558-563.
- SEGNER H., STORCH V., REINECKE M., KLOAS W., HANKE W., 1994. The development of functional digestive and metabolic organs in turbot, *Scophthalmus maximus*. *Mar. Biol.*, 119, p. 471-486.
- VERRETH J., 1994. Nutrition and related ontogenetic aspects in larvae of the African catfish, *Clarias lazera*. Thesis Univ. Wageningen. 205 p.
- ZAMBONINO INFANTE J.L., CAHU C., 1994. Development and response to a diet change of some digestive enzymes in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. *Fish Physiol. Biochem.*, 12, p. 399-408.