

LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS DE TÉLÉOSTÉENS

Par Jean MELLINGER (*)

SOMMAIRE

| | Pages |
|--|-------|
| INTRODUCTION | 117 |
| I. - LES INCLUSIONS VITELLINES ET L'HUILE DES ŒUFS DE POISSONS..... | 118 |
| II. - L'HYDRATATION PRÉOVULATOIRE ET LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS DE POISSONS MARINS..... | 122 |
| III. - ORIGINE DES OSMOLYTES RESPONSABLES DE L'HYDRATATION PRÉOVULATOIRE | 126 |
| IV. - VARIATIONS DE LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS MARINS AU COURS DU DÉVELOPPEMENT | 128 |
| V. - LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS DE POISSONS D'EAU DOUCE | 130 |
| DISCUSSION ET CONCLUSIONS | 132 |
| BIBLIOGRAPHIE | 134 |

(1) Université de Reims Champagne-Ardenne, Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie Animale, B.P. 347, F-51062 Reims Cedex, France.

INTRODUCTION

Environ 9 000 espèces de poissons Téléostéens sur les 12 000 espèces marines décrites ont des œufs et des larves dits "pélagiques". Les autres pondent des œufs non pélagiques (soit benthiques, soit démersaux), mais leurs larves sont également pélagiques dans la majorité des cas. Cette remarquable évolution rappelle, en ce qui concerne les larves, le cas de nombreux Invertébrés, mais la flottabilité des œufs de ces Téléostéens constitue une exception. Elle permet sans doute leur dispersion à partir de frayères assez localisées. Mais, en contrepartie, ces œufs sont exposés à la prédation, aux rayons ultraviolets, à la violence des vagues et au transport (advection) par les courants vers des zones peu favorables. En ce qui concerne les larves, qui sont exposées aux mêmes dangers, elles doivent en outre dépenser une certaine énergie sous la forme de mouvements natatoires pour se maintenir à la bonne profondeur, du fait que leur densité est très généralement supérieure à celle de l'eau de mer environnante, et elles doivent pouvoir disposer d'une nourriture bien adaptée du point de vue de la taille des proies, de leur composition, de leur concentration, de leur distribution bathymétrique, et de leur accessibilité à la capture.

L'observation de *gouttelettes d'huile* dans une partie des œufs pélagiques marins et dans tous les œufs pélagiques d'eau douce incite à leur attribuer une importance décisive dans la flottabilité. En effet, lorsque l'œuf puis le sac vitellin de la larve contiennent une goutte d'huile relativement volumineuse, et de plus très visible à cause de sa forte réfringence, elle influence généralement leur équilibre hydrostatique en les faisant flotter à l'envers. Ce qui ne peut qu'impressionner les observateurs.

Or, dans le cas des œufs pélagiques marins, on sait depuis plus d'un siècle que leur flottabilité relève d'un autre mécanisme. Même lorsqu'ils sont particulièrement riches en lipides et munis de gouttelettes d'huile volumineuses (grenadier *Coryphaenoides rupestris*, grande lingue *Molva molva*, turbot *Scophthalmus maximus*), les recherches ont démontré que la contribution essentielle à la flottabilité n'est pas celle de l'huile mais qu'elle est due à un phénomène très particulier: l'hydratation préovulatoire de l'ovocyte. La présence de gouttelettes d'huile dans les œufs pélagiques marins est d'ailleurs inconstante. Par contre, elle semble absolument constante dans les œufs non pélagiques, marins ou d'eau douce, ainsi que dans les rares œufs pélagiques d'eau douce.

Après avoir examiné la nature et la composition chimique des inclusions vitellines, nous envisagerons successivement l'étude des mécanismes de la flottabilité des œufs en eau de mer, puis en eau douce, où il s'agit d'une adaptation tout à fait exceptionnelle.

I. - LES INCLUSIONS VITELLINES ET L'HUILE DES ŒUFS DE POISSONS

La flottabilité des œufs repose sur la composition particulière de leur vitellus, qui assure également leur équilibre osmotique, ainsi que la nutrition des embryons.

KILARSKI et GRODZINSKI (1969) ont caractérisé les divers types d'inclusions vitellines des Vertébrés (voir également WALLACE, 1978, et LANGE, 1985). Lorsqu'elles présentent une structure cristalline, ces inclusions sont appelées des *plaquettes vitellines*, et le vitellus est du type "solide". A défaut, on parlera de *globules vitellins*, et de "vitellus liquide". Beaucoup d'auteurs n'ont pas encore adopté cette distinction, bien qu'elle soit solidement établie grâce aux déterminations cristallographiques de LANGE et coll. (1983), LANGE (1985), RAAG et coll. (1988), BANASZAK et coll. (1991), TIMMINS et coll. (1992), et SHARROCK et coll. (1992).

La plaquette vitelline est un organite délimité par une membrane unitaire et contenant un cristal protéique, dans lequel des lipides sont séquestrés à l'intérieur de chacune des mailles. L'espace assez large qui sépare le cristal de la membrane est occupé par une substance fibreuse, non encore analysée. Le vitellus est essentiellement constitué de telles plaquettes chez tous les Vertébrés primitifs actuels. La structure du cristal est monoclinique chez les Agnathes, orthorhombique chez les Gnathostomes. Sous réserve de l'étude d'un plus grand nombre d'espèces, ce type de vitellus caractérise les Agnathes, Chondrichthyens, Sarcoptérygiens, Paléoptérygiens (Polyptérimorphes + Chondrostéens), Holostéens et Amphibiens. Les Téléostéens et les Reptiles sont partagés entre les deux types de vitellus, tandis que les Oiseaux et Mammifères Protothériens semblent n'avoir que du vitellus liquide.

Chez les Téléostéens, les plaquettes persistent chez les Cyprinidés (poisson rouge *Carassius auratus*, danio *Brachydanio rerio*), la loche franche *Noemacheilus barbatulus* (Balitoridés), le muge *Mugil cephalus* (Mugilidés), *Pelvicachromis pulcher* (Cichlidés), mais elles ont disparu chez le xipho *Xiphophorus helleri* (Poecilidés) et *Cyprinodon variegatus* (Cyprinodontidés) (LANGE et coll., 1983; SELMAN et WALLACE, 1989), sans doute également chez les Salmonidés et, apparemment, chez toutes les autres espèces marines étudiées jusqu'ici. D'autres auteurs donnent des indications contradictoires (voir BRUSLÉ, 1985, p. 688, pour d'autres références). Cependant, nos connaissances demeurent très fragmentaires, et la phylogénie de cette disparition reste à déterminer.

La remarquable conservation des structures cristallines au cours de centaines de millions d'années, aussi bien chez les Agnathes que chez les Gnathostomes, en dépit de très larges variations du nombre de protéines, de leurs masses moléculaires et de leurs séquences, impliquerait l'existence de contraintes physiologiques permanentes, qui restent à découvrir (LANGE et coll., 1983).

L'origine extraovulaire et la nature du matériel accumulé dans les plaquettes et les globules vitellins sont bien établies. Il s'agit en premier lieu d'un précurseur polypeptidique d'origine exclusivement hépatique, véhiculé par le plasma sanguin et capté uniquement par les ovocytes: la *vitellogénine*. Sa pénétration dans les ovocytes est due à un mécanisme d'endocytose pilotée par un récepteur membranaire spécifique. En subissant diverses modifications posttranscriptionnelles, ce précurseur devient une phosphoglycoprotéine calcique, porteuse de lipides, donc une *lipoprotéine*. L'origine de ces lipides reste inconnue: origine plasmatique, hépatique, ou mixte. Dans les ovocytes, la vitellogénine est partiellement hydrolysée, donnant des protéines caractéristiques appelées *vitellines*: lipovitelline, phosvitine, accessoirement des phosvettes. Les lipides sont liés de manière non covalente à la future lipovitelline.

Les vitellines dérivées de la vitellogénine sont classiquement considérées comme les principaux constituants du vitellus chez la plupart des Vertébrés, sauf les Oiseaux (WALLACE, 1978). En effet, l'œuf de la poule domestique (*Gallus domesticus*), analysé par centrifugations successives, contient 70% de solides appartenant à une fraction légère, dérivée de lipoprotéines du type VLDL (abréviation de *Very Low Density Lipoproteins*, en anglais), d'origine hépatique, 18% de phosvitine et de lipovitelline, 8% de protéines hydrosolubles ("livétines") correspondant à des protéines plasmatiques banales, et 4% de lipoprotéines dites "granulaires", bien que la localisation cellulaire de ces composantes reste mal précisée (WALLACE, 1978; KUKSIS, 1992). En 1988, les travaux de SCHNEIDER (1992) et de ses collaborateurs sur la vitellogenèse de la poule ont révélé que le récepteur membranaire des ovocytes possède une double spécificité, à la fois pour la vitellogénine et pour l'apoprotéine B des VLDL, qui se trouve également clivée en plusieurs vitellines par une cathepsine spécifique. De nouvelles recherches seront nécessaires pour évaluer l'importance d'une éventuelle contribution des VLDL ou d'autres lipoprotéines à l'élaboration du vitellus des autres Vertébrés.

L'origine de ces *lipides hétérophasiques* semble différente de celle des *lipides homophasiques* qui forment les gouttelettes d'huile, vraisemblablement endogènes puisqu'on les voit se former directement dans le cytoplasme de l'ovocyte avant les plaquettes ou globules. Les gouttelettes d'huile constituent la catégorie la plus simple d'inclusions vitellines; mais leur présence est inconstante. Elles ne sont pas entourées d'une membrane unitaire.

Chez les Téléostéens marins, dont le vitellus est - à ma connaissance - toujours du type liquide sauf chez le muge, les globules vitellins fusionnent en une seule masse de vitellus, homogène, que je propose d'appeler la *vacuole vitelline*.

Ce processus a lieu dans l'ovaire au moment de l'ascension polaire du noyau des ovocytes, chez la limande japonaise *Limanda yokohamae* (OSHIRO et HIBIYA, 1981). CAPORICCIO (1976) l'avait déjà décrit chez le bar (*Dicentrarchus labrax*), et ses illustrations (reproduites dans le traité de BARNABÉ, 1986) permettent aussi de constater la fusion préalable des gouttelettes d'huile, d'abord localisées autour du noyau. On obtient de cette manière une vacuole vitelline renfermant une seule gouttelette d'huile. Ces transformations semblent assez longues: le diamètre de l'ovocyte passe de 200 à 500 μm durant ce temps. La migration du noyau de l'ovocyte I vers la périphérie apparaît comme étant la conséquence de ces différentes fusions des inclusions vitellines. La formation de la vacuole a été également illustrée par SELMAN et WALLACE (1989) chez *Cyprinodon variegatus*. D'après eux, elle se produit à un stade plus ou moins précoce selon les espèces. KJESBU et KRYVI (1989, 1993) précisent, chez la morue (*Gadus morhua*), que la vacuole provient de fusion de véritables plaquettes vitellines, contenant du vitellus cristallin, qui passe alors à l'état amorphe.

L'absence de vacuole vitelline a été constatée chez les éperlans (*Osmerus*) (LAMS, 1903) et les harengs (en particulier *Clupea pallasii*, YAMAMOTO, 1958), et bien entendu chez tous les Téléostéens à vitellus solide, déjà cités, et dont on peut supposer qu'ils comprennent l'ensemble des Cyprinidés, Cobitidés + Balitoridés (loches), Cichlidés et Mugilidés.

Chez la blennie *Blennius pholis*, les gouttelettes d'huile forment d'abord une couche périnucléaire, puis fusionnent complètement, et cette huile se disperse entre les énormes globules vitellins. Ces derniers ne fusionnent pas en une masse unique, d'après SHACKLEY et KING (1977). On peut en conclure que la fusion des gouttelettes d'huile peut être complète, sans que celle des globules ou des plaquettes le devienne.

Dans un quart des 515 espèces de Téléostéens à œufs pélagiques examinées par AHLSTRÖM et MOSER (1980), il n'y avait pas de gouttelettes d'huile dans l'œuf, 60% des espèces en avaient une seule, 15% plusieurs. Leur nombre et leur taille varient d'ailleurs considérablement d'une espèce à l'autre, au sein d'une même famille (MOSER et coll., 1984; SELMAN et WALLACE, 1989).

LØNNING et coll. (1988) ont analysé les œufs de divers poissons marins des côtes norvégiennes. Le pourcentage de lipides ("lipides totaux", LT) par rapport au poids sec varie de 8 à 15% dans les œufs pélagiques (morue, flétan atlantique *Hippoglossus hippoglossus*, flétan nain *Hippoglossoides platessoides*, flet *Platichthys flesus*, plie *Pleuronectes platessa*), contre 16 à 26% dans les œufs démersaux (capelan *Mallotus villosus*, hareng *Clupea harengus*, cycloptère *Cyclopterus lumpus*).

Chez les espèces à œufs pélagiques mentionnées ci-dessus, ces pourcentages ne reflètent pas la présence ou l'absence de gouttelettes d'huile, plus ou moins volumineuses. Ainsi, l'œuf de morue (LT 10-12% d'après LØNNING et coll., 1988; 12% d'après CRAIK et HARVEY, 1987; 13% d'après TOCHER et SARGENT, 1984) en est dépourvu, alors que celui du flétan (LT 11-15% d'après LØNNING et coll., 1988; 17% d'après CRAIK et HARVEY, 1987; 12% d'après FALK-PETERSEN et coll., 1989) contient une grosse goutte d'huile.

La richesse en huile de l'œuf des Moronidés semble assez extraordinaire. Celui du bar (*Dicentrarchus labrax*) contient 31% de LT (DEVAUCHELLE et COVES, 1988). Le cas du bar rayé (*Morone saxatilis*), une espèce anadrome des côtes de l'Amérique du Nord, parfois confinée en eau douce, est à cet égard extrême: son énorme goutte d'huile représente 55% du poids de l'œuf (ELDRIDGE et coll., 1983), qui parvient ainsi à flotter en eau douce.

La répartition des différentes classes de lipides entre l'huile et le reste du vitellus (vacuole, globules, ou plaquettes) est souvent inconnue. On peut supposer *a priori* que les lipides neutres (triglycérides, diglycérides, cholestérol et ses esters, cérides, etc) sont contenus pour l'essentiel dans les gouttelettes d'huile.

Certains auteurs ont isolé l'huile du vitellus. LÉGER et coll. (1981), chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), n'y ont trouvé que des triglycérides, qui représentaient 2,3% du poids frais de l'œuf¹. Chez *Nothobranchius guentheri*, un Cyprinodontiforme annuel, la goutte d'huile contient 73% de triglycérides (BRIND et coll., 1982). Chez le bar rayé (ELDRIDGE et coll., 1983), il s'agit à 90% de cérides et de cholestérides (confondus), le reste étant formé de triglycérides; le reste du vitellus contient essentiellement des phospholipides. Chez un Percidé nord-américain, le

¹ La composition moyenne des œufs normaux (65 mg) était la suivante, selon ces auteurs: 60,3% d'eau, 8,6% de lipides, dont 2,3% dans l'huile et 6,3% dans la lipovitelline, qui contenait autant de triglycérides que l'huile.

doré (*Stizostedium vitreum*), les cérides et les cholestérides représentent environ 45% de l'huile, contre 55% pour les triglycérides (MOODIE et coll., 1989).

L'accumulation de cérides, uniquement composés d'alcools gras estérifiés par des acides gras, au lieu de triglycérides ne constitue pas une adaptation à la flottaison, la différence de leurs densités par rapport à l'eau pure étant relativement faible (0,8600 pour l'oléate d'oléyl à 30°C, contre 0,8988 pour la trioléine à 40°C). En ce qui concerne les œufs des espèces australiennes étudiées par ANDERSON et coll. (1990), leur flottabilité en eau douce est parfaite chez la "perche dorée" (*Macquaria ambigua*, syn. *Plectroplites ambiguus*; Percichthyidés) et coïncide effectivement avec une teneur élevée en cérides, mais les œufs semi-pélagiques de la "perche argentée" (*Bidyanus bidyanus*, Tétrapontidés) ne se distinguent pas des œufs benthiques pondus par les autres espèces du point de vue de leur composition lipidique. L'explication de l'abondance des cérides dans les œufs flottants du muge, du maquereau japonais (*Scomber japonicus*) et du gourami perlé (*Trichogaster leerii*), aussi bien que dans les œufs démersaux de la perche (*Perca fluviatilis*), et de la lote (*Lota lota*), est à rechercher ailleurs.

Selon NEVENZEL (1970), la signification biologique des cérides est celle d'une forme alternative de stockage d'énergie, comportant deux avantages par rapport aux triglycérides: conserver le glycérol disponible comme substrat pour le métabolisme énergétique, et échapper aux régulations physiologiques affectant les triglycérides. Cela n'aurait aucun inconvénient, dans la mesure où l'interconversion triglycérides-cérides est aisée et ne consomme pas d'énergie.

II. - L'HYDRATATION PRÉOVULATOIRE ET LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS DE POISSONS MARINS

La flottabilité des œufs pélagiques marins n'est pas due à la présence de gouttelettes d'huile, puisqu'elles n'existent pas chez toutes les espèces. Par contre, elles existeraient constamment dans les œufs démersaux. La flottabilité des œufs pélagiques marins est due à une hydratation particulière, qui se produirait dans les ovaires au moment de la reprise de la méiose. Cette *hydratation préovulatoire* affecterait uniquement le vitellus.

FULTON (1891, 1898) a montré que les ovocytes des poissons marins ayant des œufs pélagiques subissent une hydratation considérable, qui triplerait ou quadruplerait le volume cellulaire au moment de l'ovulation. Une hydratation synchrone des ovocytes ferait, d'après les calculs de FULTON, éclater la femelle; ce qui entraîne obligatoirement l'existence d'une période de frai assez longue chez ces espèces, leur ponte étant fractionnée. L'hydratation coïncide avec la disparition des globules de vitellus, qui fusionnent. Ces deux événements, concomitants d'après cet auteur, sont responsables de la parfaite transparence des œufs pélagiques, et les rendent donc moins aisément détectables par les prédateurs. Cette forme de protection persiste pendant toute la durée de l'embryogenèse et jusqu'à l'éclosion, ou même au stade larvaire, grâce à l'absence de circulation vitelline, à l'inverse des œufs démersaux.

A volume égal, le contenu énergétique des œufs pélagiques est plus faible que celui des œufs démersaux, à cause de la grande quantité d'eau contenue dans leur

vitellus. FULTON cite le cas de la plie, dont le vitellus est plus volumineux que celui du diable de mer (*Myoxocephalus scorpius*). Or, la larve de plie éclôt au bout de 16 jours, mesure 4,1 mm et n'a pas encore de bouche, alors que celle du diable de mer éclôt au bout de 3-4 semaines, mesure 7,5 mm et posséderait une bouche fonctionnelle dès la naissance. FULTON insiste sur le fait qu'il s'agit d'un caractère évolué, et suppose que cette adaptation résulte d'une accentuation de l'hydratation modérée qu'on observerait déjà chez les espèces d'eau douce, dont les globules vitellins demeurent distincts.

Les travaux de FULTON, confirmés par ceux de MILROY (1898), sont d'une qualité remarquable et révélaient l'une des clés du succès évolutif des Téléostéens, tout comme ceux de SARS (1865), qui avait découvert l'existence d'œufs et de larves pélagiques. Plus récemment, cette extraordinaire adaptation a de nouveau fait l'objet d'une série de travaux.

La publication de LØNNING et coll. (1988) fait le point d'un ensemble de recherches, montrant qu'il existe des particularités propres à chaque espèce, et qu'elles peuvent être interprétées en fonction de son écologie. Le pourcentage d'eau varie de 87 à 91% dans les œufs pélagiques qu'ils ont analysés (morue, flétan atlantique, flétan nain, flet, plie), contre 74 à 80% dans les œufs démersaux (capelan, hareng, cycloptère). Chez ces derniers, ils notent que le chorion est généralement plus épais et comporte deux couches de textures différentes, l'une externe, feutrée, l'autre interne et plus épaisse, lamelleuse (absente chez le loup, *Anarhichas lupus*), alors que les œufs pélagiques n'ont qu'une couche lamelleuse, parfaitement transparente. Il n'y a pas de différences en ce qui concerne l'osmolalité interne des œufs, tous isosmotiques par rapport au milieu intérieur de la femelle (350-400 mOsm.kg⁻¹ d'eau), ni dans la taille des alvéoles corticales ou la largeur de l'espace périvitellin. La durée du développement embryonnaire, en élevage à 5°C, est assez uniforme pour les œufs pélagiques (14-15 jours chez le flétan nain et le flet, 17-19 jours chez la morue et le flétan atlantique), sauf chez la plie (23-26 jours). Cependant, la jeune larve issue du très gros œuf du flétan atlantique (3 mm) est particulièrement immature.

Les observations de FULTON ont sans doute été répétées par maints auteurs. Nous avons déjà cité le travail d'OSHIRO et HIBIYA (1981) sur la limande japonaise. Ces auteurs ont étudié les différentes étapes de l'hydratation dans l'ovaire de femelles traitées par la gonadotrophine chorionique. L'hydratation, qui globalement fait passer le pourcentage d'eau de 69% à 81%, intervient seulement 48 h après l'injection, pour l'essentiel, puisqu'on passe alors de 71% à 78% d'eau. Cette phase correspond bien à la fusion des globules vitellins en une seule vacuole.

CRAIK et HARVEY (1984) attribuent uniformément un pourcentage d'eau de 92% aux œufs pélagiques de plusieurs espèces (morue, aiglefin *Melanogrammus aeglefinus*, merlan *Merlangius merlangus*, et plie), et démontrent que cette teneur élevée suffit à elle seule pour assurer la flottaison des œufs en eau de mer. La phase d'hydratation des ovocytes, qui se situe au cours de leur maturation, est bien délimitée. L'espace périvitellin ne contribue pas à l'hydratation, puisqu'il apparaît seulement après l'oviposition. Au fur et à mesure de l'hydratation, le phosphate lié aux protéines est entièrement consommé, alors que la fraction liée aux lipides reste intacte ou n'est entamée que légèrement (plie). La teneur en phosphate inorganique

augmente moins fortement (3,4 fois) que la teneur en eau (5 fois, toujours chez la plie). Par contre, la concentration intracellulaire en potassium reste pratiquement constante. Elle forme un gradient élevé par rapport au milieu intérieur de la femelle, ce qui implique l'existence d'un transport actif vers l'ovocyte. Ces changements ne se retrouvent pas chez les poissons d'eau douce qu'ils ont étudiés (truite arc-en-ciel, lavaret *Coregonus lavaretus* et brochet *Esox lucius*).

CRAIK et HARVEY (1987) ont ensuite généralisé leurs observations à d'autres espèces marines ayant des œufs pélagiques: grenadier, boréogade éperlan (*Trisopterus esmarkii*), colin (*Pollachius virens*), limande (*Limanda limanda*), plie grise (*Glyptocephalus cynoglossus*), flétan nain, grande lingue, turbot, sole (*Solea solea*) et flétan atlantique. Par rapport aux espèces déjà examinées en 1984, ils confirment que la teneur en eau des ovocytes, toujours avant la ponte, se situe à 90-92%, sauf pour la lingue (89%) et le grenadier (81%). La teneur en lipides, exprimée en fonction du poids sec, était de 10-15% selon les espèces, sauf pour le turbot (16%), la lingue (27%) et le grenadier (35%), dont les œufs présentent des gouttelettes d'huile volumineuses. En tenant compte de la présence d'acides aminés libres (30-40% du poids sec) et des ions inorganiques (2-4% du poids sec), CRAIK et HARVEY ont calculé les contributions respectives de l'eau et des lipides à la flottabilité des œufs, en supposant que la composition globale ne change pas lorsqu'on passe de l'ovocyte à l'œuf pondu: l'eau y contribue pour les 9/10èmes (sauf chez la lingue, 78%, et le grenadier, 61%), le reste étant attribué aux lipides.

D'après ces auteurs, la quantité de lipides ne change pas durant l'hydratation préovulatoire (morue, plie). Par contre, celle des acides aminés libres augmente d'environ cinq fois, vraisemblablement par suite d'un phénomène de protéolyse partielle des vitellines. Les teneurs en potassium et en sodium augmentent encore davantage, surtout chez la plie. L'hydratation serait due à la pression osmotique développée par ces divers solutés.

En comparant quatorze espèces de Téléostéens d'eau de mer et d'eau douce ayant des types d'œufs variés, ils avaient par ailleurs mis en évidence une corrélation fortement positive entre l'importance de l'hydratation préovulatoire et la consommation du phosphore protéique (CRAIK et HARVEY, 1986). Il est possible que les phosphates ainsi mobilisés proviennent de la phosvitine et soient réutilisés pour produire de l'ATP, source d'énergie et substrat nécessaire à la phosphorylation de molécules acidosolubles. Mais ce chapitre de la chimie des œufs reste encore ouvert.

Le cas particulier des Clupéidés pondant des œufs demersaux, comme le hareng (*Clupea harengus*), mérite d'être examiné par comparaison avec ce qui précède. Chez le hareng du Pacifique (*Clupea harengus pallasii*), la teneur en eau passe seulement de 67 à 76% durant l'ovulation, puis à 83% après la fécondation (GILLIS et coll., 1990 a et b). Les œufs non fécondés réduisent ensuite leur taux d'hydratation à 74%. On note que le rapport gonosomatique (RGS, en %) des femelles passe de 15 à 27% avant l'ovulation, ce qui pourrait être attribué à l'hydratation et non pas à une "vitellogenèse finale" comme on le fait classiquement. Il semble donc que l'œuf de hareng ne parvienne pas à un taux d'hydratation suffisant pour pouvoir flotter. Sa larve est néanmoins planctonique, car le chorion, plus dense, est éliminé par l'éclosion.

Chez une espèce euryhaline comme le flet, les expériences montrent que la flottabilité de l'œuf dépend dans une certaine mesure de la salinité des eaux dans lesquelles la femelle a séjourné; mais les œufs des populations vivant dans la mer Baltique ont acquis, au cours de l'Evolution, une flottabilité plus grande, génétiquement fixée; cependant, dans les conditions actuelles les plus extrêmes (salinités de 5-7‰), cela ne leur permet plus de demeurer pélagiques (SOLEMDAL, 1967, 1971). Il en est de même chez la plie (SOLEMDAL, 1973).

SHELBOURNE (1956) avait souligné la nécessité absolue de l'osmorégulation hyposmotique pour les œufs pélagiques marins: leur flottabilité en dépend. Qu'il bénéficie ou non de l'appoint d'une ou plusieurs gouttelettes d'huile pour son hydrostasie, l'œuf pélagique sombre dès qu'il meurt, étant alors envahi par les ions présents dans l'eau de mer à forte concentration. Sa flottabilité s'explique donc essentiellement par sa faible concentration ionique par rapport à l'eau de mer.

III. - ORIGINE DES OSMOLYTES RESPONSABLES DE L'HYDRATATION PRÉOVULATOIRE

L'étude des mécanismes cellulaires responsables de l'hydratation vitelline est à peine entamée. Les expériences de GREELEY et coll. (1986), McPHERSON et coll. (1989) ont confirmé la réalité d'une protéolyse partielle, précoce, susceptible de fournir des acides aminés libres (AAL), déjà détectés par CRAIK et HARVEY (1987).

Confirmant les observations de CRAIK et HARVEY (1987), et limitant ensuite leurs analyses au véritable animal de laboratoire que constitue le choquemort (*Fundulus heteroclitus*) aux USA, GREELEY et coll. (1991) ont trouvé que les ions K^+ et Na^+ sont accumulés dans l'ovocyte en quantités supérieures à l'eau elle-même, et que l'accroissement de leurs concentrations contribue pour une large part au déclenchement de l'osmose préovulatoire. Na^+ suit son gradient de concentration, tandis que K^+ est l'objet d'un transport actif. La concentration des AAL (taurine exclue) augmente à peine, et leur molarité finale n'atteint que le quart de celle des ions K^+ . La concentration de la taurine décroît très fortement. Pourtant, l'ensemble de ces osmolytes ne contribuent qu'à 57% de l'osmolalité du follicule isolé, le reste étant probablement dû aux ions Cl^- (non dosés), à d'autres anions, à des peptides, à l'ammoniaque, etc. Le recensement des osmolytes dans l'ovocyte de ce poisson demeure donc incomplet.

Il faut cependant noter que les œufs du choquemort sont démersaux, et que leur taux d'hydratation (80% d'eau) est donc nettement plus faible que celui des œufs pélagiques (90-92%). Chez *Fundulus*, l'hydratation préovulatoire permettrait aux œufs de se développer hors de l'eau ou dans le sable des plages. Leur éclosion est strictement conditionnée par une nouvelle immersion, ce qui exige le retour des marées de vives eaux (cf. MARTEINSDÓTTIR et ABLE, 1992).

On trouvera dans les publications de LaFLEUR et THOMAS (1991), WALLACE et coll. (1992), un historique plus complet des travaux récents. Chez les espèces qu'ils ont étudiées, l'hydratation est toujours consécutive à une absorption d'ions K^+ , et à un moindre degré d'ions Na^+ , par l'ovocyte. Contrairement à deux espèces marines (les Sciaenidés *Micropogonias undulatus* et *Cynoscion nebulosus*) où ce transport ionique paraît dû à une Na^+,K^+ -ATPase, *Fundulus heteroclitus* utiliserait plutôt un

cotransporteur $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-2Cl}^-$, si l'on en juge d'après l'insensibilité du processus à l'ouabaïne dans cette dernière espèce.

La question des sources d'énergie et de matière organique au cours du développement a récemment bénéficié des recherches de H.-J. FYHN et de ses collaborateurs (FYHN et HAHNENKAMP, 1986; FYHN et SERIGSTAD, 1987; FYHN, 1989, 1990, 1993; THORSEN et FYHN, 1991; RØNNESTAD, 1992, 1993; RØNNESTAD et coll., 1993; THORSEN et coll., 1993; RØNNESTAD et NAAS, 1993; RØNNESTAD et FYHN, 1993; FINN et FYHN, 1993), montrant que les Téléostéens marins à œufs et larves pélagiques disposent dans leur vitellus d'un pourcentage particulièrement élevé d'AAL (30-50%) par rapport à la quantité totale d'acides aminés contenus dans l'œuf.

Ces solutés, qui proviendraient donc de la protéolyse partielle des vitellines au moment de l'hydratation préovulatoire, servent en priorité de sources d'énergie pour le développement embryonnaire et, dans une moindre mesure, de matériaux pour les biosynthèses protéiques. Ils contribuent du même coup à la régulation osmotique, puisque la diminution de leur concentration dans les œufs (morue) ou les larves (flétan, morue) contribue sans doute à la diminution de l'osmolalité interne, observée avant l'apparition des organes responsables de l'osmorégulation caractéristique des Téléostéens adultes (FYHN, 1993). Ces AAL contribuent également à la flottabilité des œufs, au moins chez la morue, comme source d'ions NH_4^+ qui se substituent progressivement aux ions K^+ , plus denses (FYHN, 1993).

La concentration finale des AAL était de 130-200 mmol.l^{-1} dans les œufs pélagiques de sept espèces, pour une osmolalité interne de 270-350 mOsm.l^{-1} : ils en assurent donc environ la moitié. Au contraire, les œufs démersaux de trois autres espèces de Téléostéens (cycloptère, choquemort et vieille commune *Labrus bergylta*) n'en contenaient que 15-40 mmol.l^{-1} (THORSEN et coll., 1993). Il est clair que l'accumulation d'AAL observable lors de l'hydratation des ovocytes du choquemort est tout à fait négligeable par rapport à celle que présentent les œufs pélagiques. De plus, les mêmes auteurs ont noté que les pourcentages des divers AAL sont très différents dans ces deux catégories d'œufs. Dans les œufs démersaux, la taurine domine très largement. Dans les œufs pélagiques, la taurine est minoritaire; le "profil" des AAL observé est par ailleurs assez uniforme. De plus, on note que le pourcentage de la sérine (environ 10%) est très inférieur à celui qui caractérise l'une des deux principales vitellines, la phosvitine (45-75%), et l'on en déduit que les AAL ne peuvent donc provenir que de l'hydrolyse partielle de la lipovitelline.

Les relations de cause à effet entre l'hydratation préovulatoire, la protéolyse partielle et l'apparition des AAL dans les ovocytes d'espèces à œufs pélagiques ne sont pas encore établies expérimentalement.

WALLACE et SELMAN (1985) avaient observé que l'accumulation des protéines dans l'ovocyte du choquemort continue après l'hydratation, ce qui est confirmé par THORSEN et coll. (1993). FYHN (1993) a récemment publié des graphes montrant qu'il existe, chez la morue, une relation de proportionnalité directe entre le volume de l'œuf fraîchement pondue et la quantité d'AAL qu'il contient, mais une relation de proportionnalité inverse entre ce même volume et la quantité de protéines. Chez les Téléostéens à œufs pélagiques, la protéolyse pourrait donc masquer la poursuite de

la vitellognèse, et il convient de mesurer aussi le poids sec des ovocytes pour pouvoir l'apprécier. C'est ce qu'on fait KJESBU et KRYVI (1993): les relations biométriques qu'ils ont obtenues, ainsi que leurs comptages de plaquettes et de globules vitellins, suggèrent que l'accumulation de matière sèche et même la fusion des plaquettes ou globules sont des phénomènes continus, tandis que la durée de la phase d'hydratation est brève.

Comme la reprise de méiose, l'hydratation peut être induite in vitro par une hormone stéroïde, mais, contrairement à la reprise de méiose, elle exige l'intégrité du follicule, dont le rôle n'est pas encore analysé. En effet, chez *Fundulus*, l'ovocyte extrait de son enveloppe folliculeuse ne s'hydrate plus. WALLACE et coll. (1992) ont émis l'hypothèse d'une participation des jonctions communicantes qui préexistent entre l'ovocyte et les cellules folliculeuses.

IV. - VARIATIONS DE LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

La mise au point par COOMBS (1981) d'une méthode de mesure précise de la densité des œufs pélagiques de poissons marins a permis d'envisager l'étude des variations de leur flottabilité au cours du développement embryonnaire. Cette méthode consiste à les introduire dans une colonne contenant un gradient linéaire de salinité, calibré par des bulles de verre de densité définie, codées par leur couleur. Un bain thermostatique permet de contrôler la température. Les œufs s'immobilisent en 1 ou 2 heures dans la zone isopycnique. Il convient également de tenir compte du coefficient d'expansion thermique des œufs, comparé à celui de l'eau de mer, ainsi que du diamètre des œufs, qui détermine les paramètres physiques de leur déplacement dans l'eau de mer. Quant à la pression hydrostatique, il a été démontré qu'elle ne modifie pas la flottabilité des œufs de morue (SUNDNES et coll., 1965).

Quelques auteurs ont utilisé la méthode de COOMBS, combinée à des déterminations de la distribution bathymétrique des œufs en fonction du stade du développement, ainsi qu'à des mesures de la salinité et de la température aux diverses profondeurs (HAUG et coll., 1986; NISSLING et WESTIN, 1991; PALOMERA, 1991; KJESBU et coll., 1992; OLLA et DAVIS, 1993). PAGE et coll. (1989) ont résumé les données préexistantes, concernant les variations de la densité, par rapport à l'eau de mer, des œufs pélagiques d'espèces courantes, et de leur distribution bathymétrique au cours du développement. Il n'a pas été possible d'en tirer une règle générale. TANAKA (1990) fait état de travaux plus anciens, selon lesquels la densité des œufs augmenterait au cours de leur développement chez de nombreuses espèces marines. Mais la modélisation effectuée par SUNDBY (1983) a mis en évidence l'importance prédominante de la turbulence due aux vents.

Les observations de PAGE et coll. (1989) sur les œufs d'aiglefin au-dessus du Browns Bank (USA) ont été effectuées en présence d'un gradient continu de salinité (32‰ en surface, 33‰ au fond à -65 m), et par une température assez homogène (3-4°C). Au début de leur développement, ces œufs sont d'abord concentrés à proximité de la surface, puis tendent à se distribuer de plus en plus uniformément dans la colonne d'eau. Leurs variations de densité n'ont pas été mesurées directement.

De son côté, TANAKA (1990) a effectué des mesures de densité sur des œufs d'anchois japonais (*Engraulis japonica*) fraîchement pondus et incubés au laboratoire. Leur densité demeure constante, sauf pendant les deux premières heures après le frai et les quatre heures précédant l'éclosion, où la densité augmente brusquement. Les œufs sont un peu moins denses que l'eau de mer au début, pratiquement aussi denses qu'elle durant la majeure partie du développement, qui dure 28 heures à 23°C, et un peu plus denses à la fin.

Le même schéma est valable pour les œufs de sprat (*Sprattus sprattus*) et de pilchard (*Sardina pilchardus*), mais leur flottabilité varie en fonction de la période de frai, et leur distribution verticale est généralement continue (COOMBS et coll., 1985). La densité des œufs du flétan atlantique, concentrés vers -300 m, augmente également au cours du développement, mais cela n'a qu'un effet très limité sur leur distribution (HAUG et coll., 1986).

Les œufs du Gadidé *Theragra chalcogramma*, l'espèce de Téléostéen la plus pêchée au monde (Pacifique Nord, mer de Bering), sont également bathypélagiques (vers -200 m), et leur densité diminue, puis augmente au cours du développement ; elle est altérée lorsqu'on la mesure à la lumière (OLLA et DAVIS, 1993).

La densité des œufs de maquereau (*Scomber scombrus*), étudiés au laboratoire par COOMBS (1981), baisse continuellement au cours de leur développement. Pondus près du fond (-150 à -180 m) dans un site de la mer d'Irlande, ils se répartissent rapidement dans toute la colonne d'eau, puis se concentrent dans les vingt premiers mètres sous la surface (RÖPKE, 1989). Les larves y remontent seulement durant la nuit. Elles se tiennent à -20 à -40 m durant le jour. Contrairement aux œufs, elles accompagnent le reste du plancton dans sa migration verticale circadienne.

La distribution bathymétrique des œufs de plie, observée en mer du Nord, varie selon les années, en fonction du brassage des eaux par les tempêtes. Ainsi, COOMBS et coll. (1990) les ont trouvés dispersés dans la colonne d'eau, sur des fonds allant de -20 à -40 m. Il n'y avait aucun tri par stade du développement. Pourtant, presque tous les œufs avaient une densité inférieure à celle de l'eau de mer, et les vitesses ascensionnelles observées au laboratoire variaient de 2 à 14 m h⁻¹, en accord avec la prévision théorique déduite de leur densité individuelle. Au cours d'une campagne précédente, par temps calme, on avait observé leur accumulation en surface.

Chez la morue des îles Lofoten, on décèle l'existence de variations biométriques très amples pour l'œuf et son chorion, en fonction de l'âge et de la taille des femelles, du rang de chacune des fractions de ponte, et de la salinité locale. La modélisation des effets possibles de ces divers paramètres dans les populations naturelles permet d'envisager que les œufs des plus grandes femelles soient bathypélagiques, car plus denses que les autres, et bénéficient d'une meilleure dispersion. Cela pourrait avoir d'importantes conséquences pour le recrutement (KJESBU et coll., 1992). Sur les seules frayères encore productives de la mer Baltique, les œufs sont isopycniques pour une salinité de 12-17 ‰ ; ailleurs, ils coulent et meurent (NISSLING et WESTIN, 1991). Chez la morue de Terre-Neuve et du Labrador, les œufs remontent vers la surface, où ils peuvent être pris dans la glace, mais ils échappent à la congélation

grâce à l'absence de propagation de la formation de cristaux de glace à travers leur chorion (VALERIO et coll., 1992).

Dans la région nord du courant de Californie, il y a 25 espèces bien identifiées et 3 genres (en tout, 22 familles) dont les œufs soient neustoniques, c'est-à-dire localisés en surface ou dans les 20 premiers centimètres, contre 46 espèces et 9 genres (24 familles) à larves neustoniques, (DOYLE, 1992). Les œufs dominants (56%) dans le neuston sont ceux des "sanddabs" (limandes de sable), du genre *Citharichthys* (Paralichthyidés). Loin derrière, on trouve les œufs de deux espèces mésopélagiques, de quelques Pleuronectidés, d'un trachyptère, d'un sébaste, et de l'anchois de Californie. Seul l'anchois *Engraulis mordax* possède à la fois des œufs typiquement neustoniques et des larves dont une partie remonte jusque dans le neuston. Les autres espèces ont des larves et des œufs dont la présence dans le neuston n'est jamais simultanée. Le neuston contient également de nombreuses larves issues d'œufs démersaux.

La distribution des œufs de l'anchois méditerranéen (*Engraulis encrasicolus*) paraît également neustonique, à en juger d'après les données de PALOMERA (1991).

En-dehors de ces cas particuliers, il semble donc que les œufs pélagiques tendent à se distribuer dans toute la colonne d'eau, du moins sur les plateaux continentaux.

V. - LA FLOTTABILITÉ DES ŒUFS DE POISSONS D'EAU DOUCE

Les œufs des Téléostéens d'eau douce, même de faible diamètre, sont presque toujours démersaux, et leur flottaison, exceptionnelle, ne peut être obtenue que par l'accumulation d'une grande quantité d'huile.

L'hydratation préovulatoire du vitellus est très limitée chez les espèces d'eau douce: la teneur finale en eau des œufs atteint seulement 56% chez la truite arc-en-ciel, 66% chez le lavaret, et 72% chez le brochet, et ces teneurs ne diffèrent pas significativement de celles des ovaires immatures, légèrement inférieures (CRAIK et HARVEY, 1984). Le pourcentage d'eau est donc nettement inférieur à celui des œufs démersaux marins (74-83%).

L'adaptation d'espèces d'origine marine à la vie permanente en eau douce peut entraîner la perte de la flottabilité des œufs, si l'on se réfère au cas de la lotte, qui pond des œufs démersaux. Pourtant, parmi les autres Gadidés, tous marins, la morue du Pacifique (*Gadus macrocephalus*) pond également des œufs démersaux mais sur des fonds marins, et le poulamon atlantique (*Microgadus tomcod*), une espèce anadrome des côtes nord-américaines de l'océan Atlantique, pond des œufs adhésifs, aussi bien en eau douce qu'en milieu saumâtre.

Par contre, certains Percoïdes conservent des œufs flottants en eau douce, bien que l'hydratation soit inopérante pour assurer la flottabilité dans ce milieu. Chez un Centropomidé africain, la perche du Nil (*Lates niloticus*), une volumineuse goutte d'huile joue ce rôle (HOPSON, 1969; cf. LÉVÊQUE et coll., 1988, pour les autres Centropomidés africains). La flottabilité de l'œuf du bar rayé, une espèce anadrome des côtes d'Amérique du Nord, est assurée de la même manière. L'unique Sciaenidé d'eau douce, le malachigan (*Aplodinotus grunniens*) d'Amérique du Nord, présente la

même particularité (DAVIS, 1959). Il en est de même chez la perche de Chine (*Siniperca chua-tsi*), un Percoïde *incertae sedis*, dont les œufs sont entraînés par les eaux des fleuves. Sur trois espèces endémiques de Percoïdes du bassin Murray-Darling (sud-est de l'Australie), étudiées par LAKE (1967), deux conservent des œufs pélagiques ou semi-pélagiques, transparents, petits (1,1-1,2 mm de diamètre pour la cellule-œuf), munis d'une gouttelette d'huile de 0,8-0,5 mm: il s'agit de *Plectroplites ambiguus* (Percichthyidés) et *Bidyanus bidyanus* (Thérapontidés); la troisième, *Maccullochella macquariensis* (Percichthyidés), pond des œufs benthiques, adhésifs, mesurant 2,7 mm de diamètre avec une gouttelette d'huile de 0,75 mm, et un réseau de vaisseaux sanguins se développe sur le sac vitellin de sa larve. Dans les espèces d'eau douce précitées, dont les œufs sont flottants ou semi-flottants, les larves demeurent elles aussi planctoniques.

Les œufs et les larves des Clupéidés d'eau douce, apparemment non encore étudiés (LÉVÊQUE et coll., 1988), possèdent sans doute des caractéristiques semblables. Une famille voisine, celle des Hiodontidés, formée seulement de deux espèces actuelles, les laquaiches (*Hiodon* sp.) des eaux douces d'Amérique du Nord, il existe aussi des œufs semi-pélagiques et des larves pélagiques, du moins chez *H. alosoides* (BATTLE et SPRULES, 1960), la reproduction de l'autre espèce (*H. tergisus*) étant mal connue.

Les autres poissons d'eau douce susceptibles de pondre des œufs flottants font partie des Perciformes "Labyrinthidés", ainsi désignés à cause de leur appareil de respiration aérienne, le labyrinthe, qui a permis leur adaptation à des eaux chaudes, pauvres en oxygène. Les systématiciens y distinguent à présent trois sous-ordres: Channoïdes (Channidés), Anabantoïdes (Anabantidés, Bélontiidés, assez riches en espèces; Hélostomatidés et Osphronémidés, monotypiques) et Luciocéphaloïdes (Luciocéphalidés). Ces derniers pratiqueraient tous l'incubation buccale des œufs et des larves, que l'on rencontre aussi parmi les Belontiidés. Les Channoïdes comprennent les poissons-serpents ou ophicéphales (genre *Channa*) qui vivent dans les fleuves d'Asie et d'Afrique; leurs œufs sont flottants, mais retenus par les végétaux et gardés par les parents, les jeunes larves y restant également fixées.

Les Anabantidés ont semble-t-il tous des œufs flottants, riches en lipides. La perche grimpeuse, *Anabas testudineus*, abandonne ses œufs au gré des courants, généralement en eau saumâtre. Les cténopomes (*Ctenopoma*), poissons d'eaux douces stagnantes, ont deux modes de reproduction. Les uns, très féconds (jusqu'à 20 000 œufs chez *C. kingsleyae*, long de 20 cm), les abandonnent à eux-mêmes, tandis que les mâles d'autres espèces (en général de plus petite taille: environ 10 cm) construisent des nids de bulles flottants, plus ou moins associés à des débris végétaux ou amarrés à des plantes aquatiques. Le mâle déglutit pour cela des bulles d'air contenu dans son labyrinthe et enrobées de mucus, tout en les plaçant à la surface. Les œufs de ces espèces sont insérés dans ces "nids d'écume" par la femelle; celle de *C. ansorgei* y pond jusqu'à 400 œufs, en tournant son ventre vers la surface durant le frai (PETROVICKÝ, 1989).

On retrouve des œufs flottants, libres, nombreux (jusqu'à 5 000) chez *Helostoma temminckii*. Une partie d'entre eux peuvent toutefois demeurer attachés aux plantes en raison de leur forte adhésivité.

Certains Bélontiidés, vivant en eaux stagnantes, construisent des nids d'écume, et leurs œufs restent flottants chez les gouramis (*Colisa*, *Trichogaster*), tandis qu'ils ont perdu leur flottabilité dans d'autres espèces, en particulier chez les combattants (*Betta splendens* et espèces voisines); dans les deux cas, c'est au mâle qu'il incombe généralement de regrouper ou d'attraper au vol les œufs et de les placer dans le nid, qu'il garde jusqu'à l'éclosion. Parfois, la femelle pond directement dans le nid (*Betta imbecillis*). La femelle du gourami géant, *Osphronemus goramy*, l'unique représentant des Osphronémidés, fait de même. Il arrive aussi que la construction du nid soit facultative (*Colisa chuna*, *Belontia hasselti*), et que le mâle déplace régulièrement la ponte, flottante (PETROVICKÝ, 1989).

D'autres Bélontiidés, vivant en eaux courantes, pratiquent l'incubation buccale des œufs jusqu'à l'éclosion. Il s'agit essentiellement de *Betta pugnax* et espèces voisines, où le mâle ramasse les œufs un à un avec sa nageoire anale, les passe à la femelle, qui les renvoie dans la cavité buccale du mâle au fur et à mesure. Quelques Bélontiidés des eaux courantes, comme *Parosphromenus deissneri*, pondent des œufs adhésifs, sur les parois de cavités naturelles (PETROVICKÝ, 1989).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'acquisition d'œufs dits "flottants" a pu se produire à plusieurs reprises au cours de l'évolution des Téléostéens. En ce qui concerne les œufs marins, elle est conditionnée par l'existence d'une phase particulière d'hydratation préovulatoire, et par une salinité suffisante de l'eau de mer ambiante. En général, cette hydratation coïncide avec la fusion des plaquettes vitellines en une vacuole vitelline unique, phénomène marquant la fin de l'ovogenèse. Mais qu'en est-il des muges, dont l'œuf conserve ses plaquettes, bien qu'il soit "pélagique" ? La phylogénie de ces innovations remarquables reste entièrement à découvrir.

Par ailleurs, il conviendra d'étudier les adaptations permettant à de nombreux poissons marins, et même parfois d'eau douce (comme la blennie *Blennius fluviatilis*, d'après WICKLER, 1957), de pondre des œufs non pélagiques tout en ayant des larves planctoniques.

L'existence réelle de cette hydratation parmi les Téléostéens d'eau douce, et son éventuelle signification fonctionnelle, restent à étudier. Dans tous les cas, la flottabilité de leurs œufs, exceptionnelle, est due à la présence d'une ou plusieurs gouttelette d'huile. Au contraire, chez les Téléostéens marins, l'huile ne joue qu'un rôle d'appoint dans la flottabilité; elle peut manquer totalement. La présence d'une assez grande quantité d'huile semble typique de tous les œufs non pélagiques, mais devient de toute évidence facultative dans les œufs pélagiques, sauf en eau douce. L'huile est généralement résorbée après les autres constituants du vitellus, et pourrait donc fournir à la larve un supplément d'énergie métabolisable durant la phase critique du passage à l'exotrophie pure.

Du point de vue technique, il serait assez facile de vérifier la présence ou l'absence d'huile dans les œufs d'un grand nombre d'espèces. Il suffirait d'examiner des frottis d'ovocytes mûrs, ou de vitellus, colorés à l'Oil Red O. Le matériel biologique nécessaire ne manque pas, tant dans les ports de pêche que dans les aquariums, où de nombreuses espèces d'eau douce peuvent se reproduire.

Bien que l'exposition des œufs en surface (neuston) ou dans la partie supérieure de la colonne d'eau (plancton) puisse présenter des inconvénients pour les espèces qui la pratiquent, il existe au moins deux taxons dont le mode de reproduction a évolué vers la *flottaison des œufs en masse*, favorisant leur accès à l'oxygène.

Chez beaucoup d'Anabantoïdes, le procédé adopté est celui des *nids d'écume*, construits par les mâles grâce à l'extrusion de bulles d'air enrobées de mucus; il s'agit sans doute d'une innovation, apparue indépendamment dans les deux familles principales de ce sous-ordre, les Anabantidés et les Bélontiédés, et chez l'unique Osphronémidé, comme une conséquence de la présence d'une cavité respiratoire aérienne, le labyrinthe.

Le second cas est celui des Scorpaenidés, marins, dont on connaît douze espèces qui pondent des œufs enrobés dans des masses gélatineuses flottantes, sécrétées par les parois des ovaires (ERICKSON et PIKITCH, 1993). Il serait intéressant de déterminer quelle est la flottabilité des œufs isolés. D'autres espèces, vivipares, émettent des masses gélatineuses contenant des embryons. La fécondité de certaines d'entre elles est énorme.

La flottaison des œufs ou des larves, à l'état isolé ou en masse, en eau salée ou en eau douce, permet à la majorité des Téléostéens d'occuper et d'exploiter au mieux le milieu aquatique, tridimensionnel. Sur ce point, comme sur beaucoup d'autres, leur supériorité par rapport aux Agnathes et aux autres Poissons est particulièrement éclatante.

BIBLIOGRAPHIE

AHLSTRÖM (E.H.), MOSER (H.G.), 1980. - Characters useful in identification of pelagic marine fish eggs. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. R.*, **21**, 121-131.

ANDERSON (A.J.), ARTHINGTON (A.H.), ANDERSON (S.), 1990. - Lipid classes and fatty acid composition of the eggs of some Australian fishes. *Comp. Biochem. Physiol.*, **96B**, 267-270.

BANASZAK (L.), SHARROCK (W.), TIMMINS (P.), 1991. - Structure and function of a lipoprotein: lipovitellin. *Annu. Rev. Biophys. Biophys. Chem.*, **20**, 221-246.

BARNABÉ (G.), 1986. - L'élevage du loup et de la daurade. *In: Aquaculture*, G. Barnabé, coordonnateur. Technique et Documentation (Lavoisier), Paris, **2**, 627-666.

BATTLE (H.I.), SPRULES (W.M.), 1960. - A description of the semi-buoyant eggs and early developmental stages of the goldeye, *Hiodon alosoides* (Rafinesque). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **17**, 245-265.

BRIND (J.L.), ALANI (E.), MATIAS (J.R.), MARKOFFSKY (J.), RIZER (R.L.), 1982. - Composition of the lipid droplet in embryos of the annual fish *Nothobranchius guentheri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73B**, 915-917.

BRUSLÉ (S.), 1985. - Fine structure of oocytes and their envelopes in *Chelon labrosus* and *Liza aurata* (Teleostei, Mugilidae). *Zool. Sci.*, **2**, 681-693.

CAPORICCIO (B.), 1976. - Etude ultrastructurale et cytochimique de l'ovogenèse du loup (*Dicentrarchus labrax* L.). Thèse de doctorat de 3ème Cycle en Sciences Biologiques, Université de Montpellier II, XIV + 87 p., 35 fig., dactyl.

COOMBS (S.H.), 1981. - A density-gradient column for determining the specific gravity of fish eggs, with particular reference to eggs of the mackerel *Scomber scombrus*. *Mar. Biol.*, **63**, 101-106.

COOMBS (S.H.), FOSH (C.A.), KEEN (M.A.), 1985. - The buoyancy and vertical distribution of eggs of sprat (*Sprattus sprattus*) and pilchard (*Sardina pilchardus*). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **65**, 461-474.

COOMBS (S.H.), NICHOLS (J.H.), FOSH (C.A.), 1990. - Plaice eggs (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North Sea: abundance, spawning area, vertical distribution, and buoyancy. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **47**, 133-139.

CRAIK (J.C.A.), HARVEY (S.M.), 1984. - Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some marine and freshwater teleosts. *J. Fish. Biol.*, **24**, 599-610.

CRAIK (J.C.A.), HARVEY (S.M.), 1986. - Phosphorus metabolism and water uptake during final maturation of ovaries of teleosts with pelagic and demersal eggs. *Mar. Biol.*, **90**, 285-289.

CRAIK (J.C.A.), HARVEY (S.M.), 1987. - The cause of buoyancy in eggs of marine teleosts. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **67**, 169-182.

DAVIS (C.C.), 1959. - A planctonic fish egg from fresh water. *Limnol. Oceanogr.*, **4**, 352-355.

DEVAUCHELLE (N.), COVES (D.), 1988. - The characteristics of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) eggs: description, biochemical composition and hatching performances. *Aquat. Living Resour.*, **1**, 223-230.

DOYLE (M.J.), 1992. - Neustonic ichthyoplankton in the northern region of the California Current ecosystem. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. R.*, **33**, 141-161.

ELDRIDGE (M.B.), JOSEPH (J.D.), TABERSKI (K.M.), 1983. - Lipid and fatty acid composition of the endogenous energy sources of striped bass (*Morone saxatilis*) eggs. *Lipids*, **18**, 510-513.

ERICKSON (D.L.), PIKITCH (E.K.), 1993. - A histological description of shortspine thornyhead, *Sebastolobus alascanus* ovaries: structures associated with the production of gelatinous egg masses. *Environ. Biol. Fish.*, **36**, 273-282.

FALK-PETERSEN (S.), SARGENT (J.R.), FOX (C.), FALK-PETERSEN (I.B.), HAUG (T.), KJØRSVIK (E.), 1989. - Lipids in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs from planktonic samples in northern Norway. *Mar. Biol.*, **101**, 553-556.

FINN (R.N.), FYHN (H.J.), 1993. - Metabolic O:N ratios of developing halibut eggs (*Hippoglossus hippoglossus* L.). In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 338-340. University of Bergen, Bergen (Norway).

FULTON (T.W.), 1891. - The comparative fecundity of sea-fishes. *Fishery Bd. Scotland, 9th Ann. Rep.*, Part **1**, 243-628.

FULTON (T.W.), 1898. - On the growth and maturation of the ovarian eggs of teleostean fishes. *Fishery Bd. Scotland, 16th Ann. Rep.*, Part **3**, 88-124 (+ 1 Pl.h.t.).

FYHN (H.J.), 1989. - First-feeding in marine fish larvae: are free amino acids the source of energy? *Aquaculture*, **80**, 111-120.

FYHN (H.J.), 1990. - Energy production in marine fish larvae with emphasis on free amino acids as a potential fuel. In: J. Mellinger (ed.), *Nutrition in Wild and Domestic Animals*, pp. 176-192. Karger, Basel.

FYHN (H.J.), 1993. - Multiple functions of free amino acids during embryogenesis in marine fishes. In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 299-308. University of Bergen, Bergen (Norway).

FYHN (HJ), HAHNENKAMP (L), 1986. - Free amino acids as energy substrate in developing larvae of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. Abstract, 8th Conf. ESCPB, Strasbourg, 31/8-2/9/1986, p. 68.

FYHN (HJ), SERIGSTAD (B), 1987. - Free amino acids as energy substrate in developing eggs and larvae of the cod *Gadus morhua*. *Mar. Biol.*, **96** (3), 335-341.

- GILLIS (D.J.), McKEOWN (B.A.), HAY (D.E.), 1990 a. - Ultrastructural observations on the ovary and eggs, and the development of egg adhesion in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **47**, 1495-1504.
- GILLIS (D.J.), McKEOWN (B.A.), HAY (D.E.), 1990 b. - Physiological and histological aspects of late oocyte provisioning, ovulation, and fertilization in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **47**, 1505-1512.
- GREELEY (M.S., Jr.), CALDER (D.R.), WALLACE (R.A.), 1986. - Changes in teleost yolk proteins during oocyte maturation: correlation of yolk proteolysis with oocyte hydration. *Comp. Biochem. Physiol.*, **84B**, 1-9.
- GREELEY (M.S., Jr.), HOLST (H.), WALLACE (R.A.), 1991. - Changes in size, hydration and low molecular weight osmotic effectors during meiotic maturation of *Fundulus* oocytes in vivo. *Comp. Biochem. Physiol.*, **100A**, 639-647.
- HAUG (T.), KJØRSVIK (E.), SOLEMDAL (P.), 1986. - Influence of some physical and biological factors on the density and vertical distribution of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* eggs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **33**, 207-216.
- HOPSON (A.J.), 1969. - A description of the pelagic embryos and larval stages of *Lates niloticus* (L.) (Pisces: Centropomidae) from Lake Chad, with a review of early development in lower percoid fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, **48**, 117-134.
- KILARSKI (W.), GRODZINSKI (Z.), 1969. - The yolk of holostean fishes. *J. Embryol. Exp. Morph.*, **21**, 243-254.
- KJESBU (O.S.), KRYVI (H.), 1989. - Oogenesis in cod, *Gadus morhua* L., studied by light and electron microscopy. *J. Fish Biol.*, **34**, 735-746.
- KJESBU (O.S.), KRYVI (H.), 1993. - A histological examination of oocyte final maturation in cod (*Gadus morhua* L.). In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 86-93. University of Bergen, Bergen (Norway).
- KJESBU (O.S.), KRYVI (H.), SUNDBY (S.), SOLEMDAL (P.), 1992. - Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations. *J. Fish Biol.*, **41**, 581-599.
- KUKSIS (A.), 1992. - Yolk lipids. *Biochim. Biophys. Acta*, **1124**, 205-222.

LAFLEUR (G.J., Jr.), THOMAS (P.), 1991. - Evidence for a role of Na⁺:K⁺-ATPase in the hydration of Atlantic croaker and spotted seatrout oocytes during final maturation. *J. Exp. Zool.*, **258**, 126-136.

LAKE (J.S.), 1967. - Rearing experiments with five species of Australian freshwater fishes. II. Morphogenesis and ontogeny. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **18**, 155-173.

LAMS (H.), 1903. - Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule de téléostéens. *Arch. Anat. micr.*, **6**, 633-653.

LANGE (R.H.), 1985. - The vertebrate yolk-platelet crystal: comparative analysis of an in vitro crystalline aggregate. *Int. Rev. Cytol.*, **97**, 133-181.

LANGE (R.H.), RICHTER (H.P.), RIEHL (R.), ZIEROLD (K.), TRANDABURU (T.), MAGDOWSKI (G.), 1983. - Lipovitellin-phosvitin crystals with orthorhombic features: thin-section electron microscopy, gel electrophoresis, and microanalysis in teleost and amphibia yolk platelets and a comparison with other vertebrates. *J. Ultrastruct. Res.*, **83**, 122-140.

LÉGER (C.), FRÉMONT (L.), MARION (D.), NASSOUR (I.), DESFARGES (M.F.), 1981. - Essential fatty acids in trout serum lipoproteins, vitellogenin and egg lipids. *Lipids*, **16**, 593-600.

LEVÊQUE (C.), BRUTON (M.N.), SSENTONGO (G.W.), 1988. - *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. ORSTOM, Bondy, 508 p.

LØNNING (S.), KJØRSVIK (E.), FALK-PETERSEN (I.B.), 1988. - A comparative study of pelagic and demersal eggs from common marine fishes in northern Norway. *Sarsia*, **73**, 49-60.

MARTEINSDÓTTIR (G.), ABLE (K.W.), 1992. - Influence of egg size on embryos and larvae of *Fundulus heteroclitus* (L.). *J. Fish Biol.*, **41**, 883-896.

McPHERSON (R.), GREELEY (M.S. Jr.), WALLACE (R.A.), 1989. - The influence of yolk protein proteolysis on hydration in the oocytes of *Fundulus heteroclitus*. *Dev. Growth Differ.*, **31**, 475-483.

MILROY (T.H.), 1898. - The physical and chemical changes taking place in the ova of certain marine teleosts during maturation. *Fishery Bd. Scotland, 16th Ann. Rep.*, Part **3**, 135-152.

MOODIE (G.E.E.), LOADMAN (N.L.), WIEGAND (M.D.), MATHIAS (J.A.), 1989. - Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **46**, 516-521.

MOSER (H.G.), RICHARDS (W.J.), COHEN (D.M.), FAHAY (M.P.), KENDALL (A.W., Jr.), RICHARDSON (S.L.), eds., 1984. - *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., Special Publication N°1, 760 p.

NEVENZEL (J.C.), 1970. - Occurrence, function and biosynthesis of wax esters in marine organisms. *Lipids*, **5**, 308-319.

NISSLING (A.), WESTIN (L.), 1991. - Egg buoyancy of Baltic cod (*Gadus morhua*) and its implications for cod stock fluctuations in the Baltic. *Mar. Biol.*, **111**, 33-35.

OLLA (B.L.), DAVIS (M.W.), 1993. - The influence of light on egg buoyancy and hatching rate of the walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *J. Fish Biol.*, **42**, 693-698.

OSHIRO (T.), HIBIYA (T.), 1981. - Relationship of yolk globules fusion to oocyte water absorption in the plaice *Limanda yokohamae*, during meiotic maturation. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **47**, 1123-1130.

PAGE (F.H.), FRANK (K.T.), THOMPSON (K.R.), 1989. - Stage dependent vertical distribution of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs in a stratified water column: observations and model. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **46**, 55-67.

PALOMERA (I.), 1991. - Vertical distribution of eggs and larvae of *Engraulis encrasicolus* in stratified waters of the western Mediterranean. *Mar. Biol.*, **111**, 37-44.

PETROVICKÝ (I.), 1989. - *La grande encyclopédie des poissons d'aquarium*. Gründ, Paris, 503 p. (2ème édition).

RAAG (R.), APPELT (K.), XUONG (N.H.), BANASZAK (L.), 1988. - Structure of the lamprey yolk lipid-protein complex lipovitellin-phosvitin at 2,8 Å resolution. *J. Mol. Biol.*, **200**, 553-569.

RØNNESTAD (I.), 1992. - *Utilization of free amino acids in marine fish eggs and larvae*. Dr. Scient. thesis, Univ. of Bergen, 28 p. + Papers I-V reprinted.

RØNNESTAD (I.), 1993. - No efflux of free amino acids from yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **167**, 39-45.

RØNNESTAD (I.), FYHN (H.J.), 1993. - Importance of free amino acids in embryonic energy production of three marine flatfishes as revealed by measurements of oxygen consumption and ammonia production. *In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 285-289. University of Bergen, Bergen (Norway).

RØNNESTAD (I.), NAAS (K.E.), 1993. - Oxygen consumption and ammonia excretion in larval Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) at first feeding: a first step towards an energetic model. *In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 279-284. University of Bergen, Bergen (Norway).

RØNNESTAD (I.), GROOT (E.P.), FYHN (H.J.), 1993. - Compartmental distribution of free amino acids and protein in developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Mar. Biol.*, **116**, 349-354.

RÖPKE (A.), 1989. - Small-scale distribution of ichthyoplankton in the Celtic Sea in April 1986. *Meeresforschung*, **32**, 192-203.

SARS (G.O.), 1865. - Om Vinterstorskens (*Gadus morrhua*) Fortplanting og Utvikling. *Forhand. i Videnskabs-Selk. i Christiania*, **1865**, 237-249.

SCHNEIDER (W.J.), 1992. - Lipoprotein receptors in oocyte growth. *Clin. Investigator*, **70**, 385-390.

SELMAN (K.), WALLACE (R.A.), 1989. - Cellular aspects of oocyte growth in teleosts. *Zool. Sci.*, **6**, 211-231.

SHACKLEY (S.E.), KING (P.E.), 1977. - Oögenesis in a marine teleost, *Blennius pholis*. *Cell Tiss. Res.*, **181**, 105-128.

SHARROCK (W.J.), ROSENWASSER (T.A.), GOULD (J.), KNOTT (J.), HUSSEY (D.), GORDON (J.I.), BANASZAK (L.), 1992. - Sequence of lamprey vitellogenin. Implications for the lipovitellin crystal structure. *J. Mol. Biol.*, **226**, 903-907.

SHELBOURNE (J.E.), 1956. - The effect of water conservation on the structure of marine fish embryos and larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **35**, 275-286.

SOLEMDAL (P.), 1967. - The effect of salinity on buoyancy, size and development of flounder eggs. *Sarsia*, **29**, 431-442.

SOLEMDAL (P.), 1971. - Prespawning flounders transferred to different salinities and the effects on their eggs. *Vie et Milieu*, **22** (Suppl.), 409-423.

- SOLEMDAL (P.), 1973. - Transfer of Baltic flatfish to a marine environment and the long term effects on reproduction. *Oikos*, **15**, 268-276.
- SUNDBY (S.), 1983. - A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Res.*, **30**, 645-661.
- SUNDNES (G.), LEIVESTAD (H.), IVERSEN (O.), 1965. - Buoyancy determination of eggs from the cod (*Gadus morhua* L.). *J. Cons. int. Explor. Mer*, **29**, 249-252.
- TANAKA (Y.), 1990. - Change in the egg buoyancy of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* during embryogenic development. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 165.
- THORSEN (A.), FYHN (H.J.), 1991. - Osmotic effectors during preovulatory swelling of marine fish eggs. In: A.P. Scott, J.P. Sumpter, D.E. Kime and M.S. Rolfe (eds.), *Reproductive Physiology of Fishes*, pp. 312-314. University of Sheffield, Sheffield, U.K.
- THORSEN (A.), FYHN (H.J.), WALLACE (R.A.), 1993. - Free amino acids as osmotic effectors for oocyte hydration in marine fishes. In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 94-98. University of Bergen, Bergen (Norway).
- TIMMINS (P.A.), POLIKS (B.), BANASZAK (L.), 1992. - The localization of bound lipid in the lipovitellin complex. *Science*, **257**, 652-655.
- TOCHER (D.R.), SARGENT (J.R.), 1984. - Analyses of lipids and fatty acids in ripe roes of some northwest European marine fish. *Lipids*, **19**, 492-499.
- VALERIO (P.F.), GODDARD (S.V.), KAO (M.H.), FLETCHER (G.L.), 1992. - Survival of northern Atlantic cod (*Gadus morhua*) eggs and larvae when exposed to ice and low temperature. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 2588-2595.
- WALLACE (R.A.), 1978. - Oocyte growth in nonmammalian vertebrates. In: *The Vertebrate Ovary*, R.E. Jones, ed.. Plenum Press, New York, 469-502.
- WALLACE (R.A.), SELMAN (K.), 1985. - Major protein changes during vitellogenesis and maturation of *Fundulus* oocytes. *Dev. Biol.*, **110**, 492-498.
- WALLACE (R.A.), GREELEY (M.S.), McPHERSON (R.), 1992. - Analytical and experimental studies on the relationship between Na⁺, K⁺, and water uptake during volume increases associated with *Fundulus* oocyte maturation in vitro. *J. Comp. Physiol. B*, **162**, 241-248.

WICKLER (W.), 1957. - Die Larve von *Blennius fluviatilis* Asso 1784. *Biol. Zbl.*, **76**, 453-466.

YAMAMOTO (K.), 1958. - Studies on the formation of fish eggs. XII. On the non-massed yolk in the egg of the herring, *Clupea pallasii*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **8**, 270-277.