

L'UTILISATION DES LIPIDES
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DES POISSONS

Par Jean MELLINGER (*)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION.....	137
I. — BESOINS ALIMENTAIRES EN ACIDES GRAS ESSENTIELS.....	139
Juvéniles.....	140
Larves.....	144
II. — BIOSYNTHÈSES LIPIDIQUES.....	149
III. — BESOINS SPÉCIFIQUES DE CERTAINS ORGANES.....	149
IV. — UTILISATION DES LIPIDES VITELLINS.....	151
Remarques méthodologiques.....	151
Part des lipides dans la fourniture d'énergie chimique.....	152
Résorption sélective des lipides homo- et hétérophasiques.....	155
Sélectivité dans l'utilisation des classes lipidiques.....	156
Sélectivité dans l'utilisation des acides gras.....	158
Formation de nouveaux dépôts lipidiques dans l'embryon et la larve.....	159
DISCUSSION ET CONCLUSIONS.....	160
RÉFÉRENCES.....	162

INTRODUCTION

Cette revue est la troisième et dernière partie d'une série parue dans ce même périodique, sur le rôle des lipides vitellins dans le développement des poissons (MELLINGER, 1994, 1995). Le *vitellus* a été défini comme l'ensemble des substances organiques préalablement stockées dans l'ovule (vitellogenèse) et ensuite

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

consommées au cours du développement embryonnaire et postembryonnaire pour satisfaire les besoins nutritionnels.

Il a fallu donner encore plusieurs autres définitions pour tenter de fixer un vocabulaire incertain. Les lipides vitellins forment deux compartiments distincts. Les *gouttelettes d'huile* sont des lipides homophasiques, déposés directement dans l'hyaloplasme. Au contraire, les lipides hétérophasiques sont associés aux lipoprotéines incorporées dans des organites spécialisés, les *vésicules vitellines*. La plus connue de ces lipoprotéines est la lipovitelline, un dérivé, par clivage protéasique, de la vitellogénine. Ce précurseur est sécrété par les hépatocytes et absorbé par les ovocytes en vitellogenèse. On ignore pour l'instant s'il y a d'autres lipoprotéines dans l'œuf des poissons, telles que les VLDL accumulées en grande quantité dans l'œuf des oiseaux.

La structure primitive du contenu des vésicules vitellines des Vertébrés est cristalline. Dans ce cas, les vésicules sont appelées *plaquettes vitellines*. On parle aussi de " vitellus solide ". Chez un certain nombre de Téléostéens, les vésicules vitellines apparaissent encore sous cette forme au début de la vitellogenèse, puis leur contenu devient amorphe (" vitellus liquide "): on les désigne alors sous le nom de *globules vitellins*. Lorsque ces globules fusionnent, ils forment une grande *vacuole vitelline*, mais il arrive qu'un certain nombre de globules subsistent encore au moment de la ponte (ou oviposition). Les travaux les plus récents ont révélé la diversité des modalités de la vitellogenèse des Téléostéens.

Le premier article rappelait que les lipides vitellins ne jouent pas un rôle essentiel dans la flottabilité des œufs pélagiques de Téléostéens, sauf en eau douce. Les œufs pélagiques produits par la plupart des espèces marines flottent grâce à l'*hydratation préovulatoire* de leur vacuole vitelline. Les gouttelettes d'huile peuvent y contribuer dans quelques espèces, mais font complètement défaut chez d'autres, et leur rôle est généralement négligeable.

Le deuxième article a décrit la grande diversité des œufs de poissons en ce qui concerne leur composition lipidique, la distribution des diverses classes de lipides entre les deux compartiments lipidiques, ainsi que leurs composition en acides gras. On trouvera dans cet article les connaissances de base sur les acides gras et leurs interconversions, indispensables à la compréhension de ce qui suit. Bien qu'il existe peu de travaux où la composition en acides gras ait été déterminée séparément dans les deux compartiments, il est clair que l'huile contient des *acides gras polyinsaturés* à longue chaîne carbonée (AGPI), dont certains ne peuvent pas être synthétisés par un animal. Ces *acides gras essentiels* (AGE) ne peuvent provenir que de l'alimentation maternelle. L'huile n'est donc pas, ou pas entièrement, synthétisée par l'ovocyte lui-même, comme on l'avait suggéré. Les gouttelettes d'huile apparaissent avant les vésicules vitellines. On ignore tout des mécanismes de pénétration de ces AGPI ou AGE dans l'ovocyte.

Le présent article traite principalement des acides gras nécessaires à la nutrition des embryons, des larves et des juvéniles de Téléostéens appartenant aux diverses espèces utilisées pour la production piscicole. Les graves échecs enregistrés dans les premières tentatives d'élevage larvaire en milieu marin sont attribués le plus souvent à la méconnaissance des besoins en AGE des différentes espèces.

La pisciculture des Téléostéens marins exige, à de rares exceptions près, le maintien en élevage des géniteurs, l'obtention d'œufs de qualité et leur fécondation artificielle, une bonne technique d'incubation des œufs, et un élevage des larves jusqu'au stade juvénile. Les plus fortes mortalités sont souvent enregistrées, comme en mer, au début de la phase exotrophique des larves, mais ici le jeûne, la prédation ou le cannibalisme n'en sont pas responsables. On donne à la jeune larve des proies de plus en plus grandes, qui sont elles-mêmes produites artificiellement : ce sont, presque toujours, le rotifère *Brachionus plicatilis*, suivi de larves du crustacé Branchiopode *Artemia salina*. La pauvreté en AGE de ces proies constitue un obstacle technique qu'il faut surmonter pour éviter des mortalités catastrophiques et pour assurer une bonne croissance des larves du poisson. Par ailleurs, les œufs ne

seront pas de bonne qualité si les femelles ont un régime déficient pour ces mêmes AGE, ce qui se traduit par une faible éclosabilité, une mortalité élevée, des malformations, et une mauvaise croissance larvaires aux stades où le vitellus est consommé (phase endotrophique, et phase mixte). Ces problèmes ont fait l'objet de très nombreuses publications, dont je ne citerai que certaines parmi les plus récentes.

I. — BESOINS ALIMENTAIRES EN ACIDES GRAS ESSENTIELS

Les AGE ont d'abord été définis comme des acides gras que l'organisme animal est absolument incapable de synthétiser. Ils sont bien identifiés chez l'homme et certains Mammifères, comme étant au nombre de deux : le linoléate 18:2n-6, et le linoléate 18:3n-3 (cf. MELLINGER, 1994). L'importance de ces deux AGPI est essentiellement liée à leur rôle de précurseurs d'autres AGPI des séries n-6 et n-3, dont certains sont des constituants majeurs des membranes cellulaires : l'arachidonate 20:4n-6, l'EPA (eicosapentaénoate) 20:5n-3 et le DHA (docosohexaénoate) 22:6n-3, surtout, — ou des précurseurs de substances régulatrices des fonctions cellulaires : l'arachidonate et accessoirement l'EPA. Il en serait de même chez les autres Métazoaires.

Les désaturases $\Delta 6$, $\Delta 5$ et, éventuellement, $\Delta 4$ permettent l'introduction des doubles liaisons supplémentaires. Toutefois, l'existence d'une désaturase $\Delta 4$ demeure incertaine, et la production de DHA à partir de l'EPA a lieu, du moins chez le rat, grâce à deux élongations préalables en 22:5n-3, puis 24:5n-3, suivies d'une désaturation en $\Delta 6$ qui donne 24:6n-3, lequel se trouve finalement rétroconverti en 22:6n-3 (VOSS et coll., 1991, cités par VOSS et coll., 1992). L'existence de cette voie n'est pas encore confirmée chez les Poissons ; c'est donc pour la simplicité de l'exposé que je ferai référence à une activité du type $\Delta 4$ dans ce qui suit.

Quoiqu'il en soit, la réduction ou la disparition de ces activités enzymatiques dans certaines espèces font apparaître un besoin en AGE correspondant à l'un des termes supérieurs de la série : par exemple, le besoin en arachidonate (20:4n-6) du chat domestique et du lion, dont les désaturases $\Delta 6$ et $\Delta 5$ ne sont plus assez actives. De même, la notion d'AGE a été étendue par les ichtyophysiologistes au cas des AGPI des séries n-3 dont la synthèse à partir du linoléate n'est plus assez active pour répondre aux besoins, dans les conditions de l'élevage.

Tous ces besoins en AGE s'expliquent par la nutrition hétérotrophe des Métazoaires concernés, qui peuvent se procurer ces molécules en consommant des plantes terrestres, du phytoplancton, ou des proies animales. Lorsque la chaîne alimentaire fournit directement, en quantités suffisantes et de manière permanente les AGPI 20:4n-6 (carnivores spécialisés : Félidés) ou 20:5n-3 et 22:6n-3 (poissons marins), la disparition ou la réduction de l'activité des désaturases correspondantes, au cours de l'Evolution, peut intervenir sans dommages pour l'espèce. Quantitativement, le besoin en AGE à chaîne C_{20} servant de précurseurs aux substances régulatrices, dites " eicosanoïdes ", est très faible, alors que celui des AGE précurseurs des AGPI membranaires et énergétiques est de l'ordre de quelques pour 100 de la ration, en poids sec.

Juvéniles.

L'identification des AGE pour une espèce donnée de poissons est faite sur des lots de juvéniles auxquels on donne un aliment granulé, composé à partir de différentes huiles ou, mieux, de tristéarine (glycérol estérifié par trois chaînes 18:0) additionnée ou non de divers AGPI tels que 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3 (EPA) ou 22:6n-3 (DHA), sous la forme d'esters de méthyle ou d'éthyle. L'expérience commence par une période de jeûne, suivie d'une période de privation de lipides, d'une durée suffisante pour réduire le plus possible les réserves corporelles de lipides. On offre ensuite l'aliment composé, en quantité définie, de telle sorte que sa consommation soit complète. Au bout de quelques mois, on sacrifie les poissons

pour les peser et les analyser quantitativement, y compris la détermination de leur profil en acides gras. En fait, ce protocole est rarement respecté, sauf dans le travail dont l'analyse va suivre.

Ainsi, chez le milkfish *Chanos chanos* en eau de mer (salinité de 32‰, température de 28-29°C), un régime sans lipides ou sans AGPI aboutit à une assez forte mortalité (22 ou 15 pour 100), à une croissance (gain de poids quotidien, en pourcentage) réduite, et à des indices de consommation (IC = poids d'aliment sec consommé/gain de poids) de 3,6 ou 3,0, excessifs. La supplémentation par le linoléate à raison de 2 pour 100 améliore ces résultats, en particulier pour ce qui est de la mortalité, abaissée à 5 pour 100. Mais les meilleurs résultats sont obtenus avec un mélange de 5 pour 100 de tristearine, 1 pour 100 de linoléate, 0,5 pour 100 d'EPA et 0,5 pour 100 de DHA (IC 1,75). Une supplémentation réduite au linoléate seul est moyennement efficace. Les principaux AGPI de la série n-3 sont donc particulièrement utiles à ce poisson, dont la croissance semble freinée par une activité insuffisante des désaturases 6 à 4 (BORLONGAN, 1992).

Comme le milkfish est parfaitement euryhalin et peut être élevé dans des eaux de toutes salinités (0-100‰), il offre la possibilité de tester l'hypothèse, généralement admise, d'une exigence croissante en AGE n-3, par rapport aux n-6, en fonction de la salinité. La composition des lipides corporels a été examinée après 107 jours d'élevage, la moitié des poissons ayant été acclimatés à l'eau douce (BORLONGAN et BENITEZ, 1992). La teneur en lipides est la même, mais les proportions de phospholipides, d'acides gras insaturés, et particulièrement d'acides gras n-3, diminuent en eau douce. Le rapport n-3/n-6 n'est pas modifié de manière significative dans les dépôts d'huile, mais passe de 3 à 1,6 dans les lipides des branchies (7,9 à 2,9 dans les phospholipides), de 5,3 à 1,7 dans les lipides rénaux (3,9 à 2,7 dans leurs phospholipides), de 6,7 à 3,3 dans les phospholipides intestinaux, et de 8,2 à 4,5 dans les phospholipides hépatiques. La proportion de DHA baisse considérablement dans les phospholipides de tous les organes examinés, et dans les lipides totaux des branchies. L'acide gras 22:5n-3, qui est généralement plus abondant que le DHA chez ce poisson, fait de même, sauf dans l'intestin. L'EPA baisse seulement dans les lipides rénaux et hépatiques, ainsi que dans les phospholipides de ces mêmes organes, mais pas ailleurs. Cependant, il ne semble pas que ce changement de composition, assez limité, corresponde à une modification quantitative ou qualitative des besoins alimentaires en AGE.

Des transformations biochimiques semblables ont été obtenues chez un autre poisson euryhalin, le guppy (*Poecilia reticulata*), où l'on note toutefois que la teneur en lipides totaux augmente, après un transfert d'eau douce en eau de mer, dans les organes qui sont impliqués dans l'osmorégulation (branchies, reins, intestin) (DAIKOKU et coll., 1982).

Parmi les espèces diadromes, on a relevé des changements spectaculaires de la composition corporelle, vérifiant cette même règle, à la fois chez l'ayu (*Plecoglossus altivelis*), une espèce amphidrome, lorsque ses juvéniles remontent en eau douce depuis la mer (OTA, 1976), et chez un saumon anadrome, *Oncorhynchus masu*, lors de l'avalaison des smolts (OTA et TAGAKI, 1977).

Ces observations faites sur quelques espèces particulières sont en accord avec les nombreuses analyses d'huiles de poissons déjà publiées, qui ont mis en évidence des différences très significatives du rapport n-3/n-6 selon leur provenance : 1,7 à 3,5 pour les espèces d'eau douce, 7,5 à 19,5 pour des espèces marines (réfs. in BORLONGAN, 1992). La composition en acides gras des huiles, du corps entier, ou des différents organes d'un poisson ne permet cependant pas de déterminer les besoins en AGE propres à chaque espèce. Des expériences de nutrition lipidique contrôlée restent nécessaires, comme celles qui ont été pratiquées par BORLONGAN sur le milkfish en eau de mer. De plus, pour chaque AGE, il faut déterminer son pourcentage optimal d'incorporation dans un aliment composé bien adapté à l'élevage des juvéniles. Mais ce pourcentage augmente avec la richesse de l'aliment en lipides. D'autres auteurs, sur des espèces différentes, l'ont donc

déterminé pour toute une gamme d'aliments composés, dans laquelle ils faisaient varier la teneur en lipides et en protéines. Ils ont également cherché quel était le régime capable d'éviter l'apparition de tout signe de carence en AGE : lordose, érosion des nageoires, malformations pigmentaires, surcharge lipidique du foie, etc. Ces signes de carence n'apparaissent pas dans toutes les espèces.

Le tableau I indique quels sont les AGE ainsi identifiés et les pourcentages pondéraux recommandés pour la ration de diverses espèces.

TABLEAU I
Besoins en acides gras essentiels des juvéniles de quelques Téléostéens.

Espèces	Milieu	Acides gras essentiels	Réf.
Milkfish (<i>Chanos chanos</i>)	EM	18:3n-3 (1%) + EPA (0,5%) + DHA (0,5%)	(1)
Truite arc-en-ciel (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	ED	18:3n-3 (20% des lipides) ou EPA+DHA (10%)	(2)
Saumon coho (<i>Oncorhynchus kisutch</i>)	ED	18:3n-3 (1-2,5%)	(2)
Saumon kéta, ou chum (<i>Oncorhynchus keta</i>)	ED	18:2n-6 (1%) + 18:3n-3 (1%)	(2)
Carpe commune (<i>Cyprinus carpio</i>)	ED	18:2n-6 (1%) + 18:3n-3 + EPA + DHA (1%)	(3)
Carpe herbivore (<i>Ctenopharyngodon idella</i>)	ED	18:2n-6 (1%), 18:3n-3 (1%) ou EPA+DHA (0,5%)	(4)
Anguille du Japon (<i>Anguilla japonica</i>)	ED	18:2n-6 (0,5%) + 18:3n-3 + EPA + DHA (0,5%)	(5)
Tilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>)	ED	18:2n-6 (1%)	(6)
Sériole (<i>Seriola quinqueradiata</i>)	EM	mélange d'n-3 : EPA, DHA, etc. (22% des lipides)	(7)
Turbot (<i>Scophthalmus maximus</i>)	EM	mélange d'n-3 : EPA, DHA, etc.	(8)
“ “ “	EM	20:4n-6 (1%)	(15)
Daurade géante (<i>Pagrus major</i>)	EM	mélange d'n-3 : EPA, DHA, etc. (20% des lipides)	(9)
Caranx rayé (<i>Pseudocaranx dentex</i>)	EM	DHA (1,7%), EPA (= < 0,8%)	(10)
Corégone (<i>Coregonus lavaretus maraena</i>)	ED	mélange d'n-3 : EPA, DHA, etc. (>=1%)	(11)
Barbue de rivière (<i>Ictalurus punctatus</i>)	ED	mélange d'n-3 : EPA, DHA, etc.	(12)
Grogneur rouge (<i>Sciaenops ocellatus</i>)	ES	mél. d'n-3 : EPA, DHA, etc. (0,5%)(7% des lipid.)	(13)
Bar hybride (<i>Morone chrysops x M. saxatilis</i>)	ED	mélange d'n-3 : EPA+DHA (20% des lipides)	(14)

Le milieu était soit l'eau de mer (EM), soit l'eau douce (ED), soit de l'eau saumâtre (ES). Les besoins sont exprimés en pourcentages pondéraux d'acides gras, soit par rapport à la ration, soit par rapport aux lipides totaux de la ration.

Références (Réf.) : (1) BORLONGAN, 1992 ; (2) WATANABE, 1982 ; (3) TAKEUCHI et WATANABE, 1977 ; (4) TAKEUCHI et coll., 1991 ; (5) TAKEUCHI et coll., 1980 ; (6) TAKEUCHI et coll., 1983 ; (7) TAKEUCHI et coll., 1992c ; (8) BELL et coll., 1985 ; (9) TAKEUCHI et coll., 1992a ; (10) TAKEUCHI et coll., 1992b ; (11) WATANABE et coll., 1989b ; THONGROD et coll., 1989 ; (12) SATOH et coll., 1989 ; (13) LOCHMANN et GATLIN, 1993 ; (14) NEMATIPOUR et GATLIN, 1993 ; (15) CASTELL et coll. (1994).

L'exigence portant sur les AGPI de la série n-3 est particulièrement répandue, et semble souvent satisfaite par l'addition d'un mélange commercial des esters à chaîne longue (C₂₀ et C₂₂), riches en EPA (60 pour 100) et DHA (25 pour 100), ou bien par l'addition de ces deux derniers AGPI, pratiquement purs. Certains auteurs ont pu montrer que le DHA est préférable à l'EPA, et que ce dernier peut être néfaste à dose trop élevée (TAKEUCHI et coll., 1992b, chez le caranx rayé). Bien entendu, le pourcentage global des AGPI n-3 dans l'aliment constitue une évaluation grossière, et il vaut mieux exprimer le besoin en pourcentage pondéral par rapport aux lipides totaux de la ration. L'optimum est de l'ordre de 20 pour 100, dans ce cas, chez plusieurs espèces, mais seulement de 7 pour 100 chez le grogneur rouge. Dès qu'on le dépasse, le taux de croissance diminue.

Le cas de la truite arc-en-ciel, dont la croissance optimale peut être obtenue, au choix, par un aliment contenant, soit du linoléate à raison de 20 pour 100 de la masse des lipides, soit EPA + DHA à 10 pour 100 seulement de cette masse, montre bien que la notion d'AGE doit être complétée par celle de l'*efficacité métabolique relative* des divers AGE (WATANABE, 1982).

Cette exigence en DHA + EPA, ou DHA seul, correspond sans doute à une activité insuffisante des désaturases Δ^6 à Δ^4 , mais l'adjonction de linoléate demeure encore favorable dans certaines espèces. Il faudrait pouvoir évaluer plus précisément l'importance de cette déficience partielle en fonction du rythme de croissance. Il est possible que cette déficience apparaisse uniquement en élevage, du fait que la croissance est poussée au maximum, et que les activités d'élongation et de désaturation à partir du linoléate soient suffisantes dans les conditions naturelles.

On pourrait croire que le remplacement d'un AGE par un autre, plus ou moins efficace, n'est possible qu'au sein de la même série. Pourtant, l'ajout simultané de linoléate et de linoléate est bénéfique chez le grogneur rouge, mais moins efficace que celui de DHA et EPA (LOCHMANN et GATLIN, 1993). Ce type d'observation ne contredit pourtant pas la règle de l'indépendance des séries d'acides gras n-6 et n-3, pas plus que l'absence d'un besoin clairement reconnu en linoléate ou en linoléate (tableau I) ne contredit la notion d'un besoin général des animaux pluricellulaires pour ces deux AGE fondamentaux. Cela signifie sans doute que les besoins pour l'un de ces AGE sont couverts par les réserves corporelles, qu'il est impossible d'épuiser complètement par un jeûne préalable. Les différences entre espèces sont d'abord, de ce point de vue, d'ordre quantitatif. Comme on l'a vu pour les Mammifères, les besoins pour l'un des deux AGE fondamentaux peuvent être minimes.

Néanmoins, on constate qu'il y a de grandes différences entre les espèces, chez les juvéniles des Téléostéens. Cela pose un problème qu'il faudra résoudre par des études plus approfondies des taux de renouvellement des divers acides gras. Il est surprenant que certaines espèces, comme le tilapia, n'exigent pas d'AGE n-3, alors que le besoin constaté en 18:2n-6 ne peut guère être interprété, dans l'état actuel des connaissances, qu'en fonction de la biosynthèse ultérieure de l'arachidonate (20:4n-6), lui-même en principe localisé pour l'essentiel dans les phosphatidylinositols (PI) et voué uniquement à la production d'eicosanoïdes, ce qui devrait correspondre à un besoin très faible.

On ne peut pas évaluer l'activité des diverses voies métaboliques en se fondant uniquement sur la composition corporelle en acides gras : même si cette composition est influencée dans une certaine mesure par celle de l'aliment, le rôle de certains acides gras comme les AGPI n-3 dans le maintien de l'intégrité de certains tissus est vitale, de telle sorte que leurs concentrations y sont relativement stables. Les pourcentages des acides gras saturés sont également stables. D'autre part, l'accumulation excessive de certains acides gras en cas de déficience, en particulier celle de l'eicosatriénoate (20:3n-9), nuisible à la stabilité des membranes, n'est pas générale (LOCHMANN et GATLIN, 1993 ; NEMATIPOUR et GATLIN, 1993).

Enfin, l'efficacité d'une supplémentation par des AGPI purifiés du commerce peut se révéler moindre que l'utilisation d'une huile de poissons, comme l'huile de menhaden (*Brevoortia tyrannus*), sans qu'on parvienne à l'expliquer (LOCHMANN et GATLIN, 1993).

Larves.

Comme il est généralement impossible, du moins pour l'instant, de nourrir les larves fraîchement écloses par des aliments composés, sous forme de microgranulés, on essaie de satisfaire leurs besoins en AGE en choisissant des proies assez riches en AGE, ou — ce qui est moins commode et plus onéreux — en offrant à ces proies un aliment plus riche en AGE, sous la forme d'émulsion de certaines huiles de poissons marins ou de seiches, ou d'huiles ordinaires additionnées d'AGE pratiquement purs. Il y a bien quelques exceptions parmi les espèces d'eau douce, telles que les corégones (cf. ROJAS BELTRAN et CHAMPIGNEULLE, 1992) et certains Cyprinidés (cf. KAMLER, 1992).

Les larves des Téléostéens se nourrissent d'abord de leur vitellus. L'alimentation des larves commence à l'issue de cette phase endotrophique, qui se termine peu de temps après la perforation de l'orifice buccal. Elle deviennent alors aptes à la chasse, et capturent les proies vivantes une par une. La persistance d'une partie des réserves vitellines, encore consommées en même temps que les proies au cours de la phase dite mixte, peut compliquer l'interprétation des résultats de l'élevage. Après la résorption complète du sac vitellin, la nutrition est purement exotrophique, c'est-à-dire qu'elle ne comporte plus que des proies.

Les performances de l'élevage sont exprimées le plus souvent par les valeurs moyennes de la croissance en longueur des larves, et par la réduction de leur mortalité. Quelques prélèvements en cours d'expérience permettent un suivi plus précis. La plupart des auteurs se contentent d'un bilan terminal. Les expériences sont complétées par des analyses lipidiques, souvent limitées à la détermination du profil des acides gras dans les proies et les larves, pour vérifier les effets de l'enrichissement des proies en AGPI. Les variations les plus significatives sont celles des teneurs en EPA et DHA, qui paraissent déterminantes. En ce qui concerne l'influence du profil des acides gras de la ration, sur celui des divers tissus, il convient de distinguer, d'une part l'effet sur les lipides de réserve et, d'autre part, l'effet éventuel sur la composition en acides gras des membranes, en particulier ceux des glycérophospholipides.

La mortalité peut varier en fonction du stade. Il existe évidemment dans toutes les espèces un stade sensible au jeûne lorsque la résorption du vitellus s'achève (transition vers l'exotrophie pure). Mais on connaît quelques espèces où la sensibilité à une carence en AGE n'apparaît qu'à la métamorphose, et persiste ensuite. Ceci correspondrait à une brusque augmentation des besoins, en rapport avec l'intensité de l'organogenèse. On explique ainsi les mortalités massives, mais tardives, des larves de bar rayé (*Morone saxatilis*), de bar hybride (*M. saxatilis* x *M. chrysops*) (TUNCER et HARRELL, 1992), et de barramundi (*Lates calcarifer*) (DHERT et coll., 1990), carencées en AGE.

Le diamètre buccal est faible, mais il augmente peu à peu. On donne souvent, pour commencer, des rotifères du type brachion (*Brachionus plicatilis*), puis des larves fraîchement écloses (nauplius) d'artémia (*Artemia salina*), et ensuite les stades successifs du développement de ce crustacé, qui présente l'avantage d'une euryhalinité considérable. Ses œufs enkystés se conservent indéfiniment à sec, et éclosent en peu de temps. On dispose de souches très variées, d'origines diverses, dont les kystes, et par conséquent les nauplius, ont des tailles différentes. En eau douce, le brachion *Brachionus calyciflorus* est utilisable à la place du précédent (AWAISS et coll., 1992).

L'addition de micro-algues à l'eau d'élevage ("eaux vertes") au moment de l'alimentation par le rotifère améliore les performances de l'élevage, par exemple pour le muge *Mugil cephalus* (TAMARU et coll., 1994), malgré l'élévation de la

concentration d'ammoniac que cela entraîne. L'explication la plus plausible de cet avantage est que les brachions sont eux-mêmes en mesure de s'alimenter, avant d'être consommés, comme le montre l'étude de REITAN et coll. (1993) sur un élevage larvaire de turbot (*Scophthalmus maximus*) : sans l'addition de micro-algues, les brachions souffrent d'une baisse de leur réserves lipidiques, et deviennent stériles ; au contraire, la consommation de micro-algues les enrichit en AGE, dont les larves vont bénéficier. D'autres effets peuvent s'y ajouter : effet antibactérien, atténuation de la lumière ambiante rendant la chasse plus efficace.

L'effet bénéfique d'un enrichissement des proies, rotifères ou artémias, en EPA et DHA, est attesté par de nombreux essais. Il s'agissait en général d'espèces marines, mais les larves du bar rayé, anadrome, doivent être élevées en eau douce (WEBSTER et LOVELL, 1990 ; LEMM et LEMARIE, 1991 ; CLAWSON et LOVELL, 1992). Les larves du bar rayé et du bar hybride élevées en eau douce, nourries de nauplius d'artémias jusqu'à la métamorphose (26-28 jours), ne survivent qu'avec des proies enrichies en AGPI n-3, à raison de 5,7 mg par g de matière sèche. L'enrichissement portait essentiellement sur EPA et DHA, ce dernier étant absent des autres nauplius (TUNCER et HARRELL, 1992). Chez le barramundi, il en est de même, bien que la croissance et la survie soient normales avant la métamorphose (19 jours) (DHERT et coll., 1990).

On note toutefois la persistance de certains phénomènes pathologiques, comme le défaut de développement ou de gonflement de la vessie natatoire chez la plupart des larves de bar rayé (LEMM et LEMARIE, 1991). Ce défaut compromet souvent l'élevage des Téléostéens physoclistes, dépourvus de canal pneumatophore à l'état adulte, mais encore physostomes (donc pourvus de ce canal) à l'état larvaire, et dont la première prise d'air se fait avec difficulté dans les conditions de l'élevage. Le mauvais développement de la vessie natatoire du bar rayé ne serait donc pas d'origine alimentaire. Même si la vitesse de la nage n'est pas affectée (MENG, 1993), la dépense énergétique est accrue, ce qui conduit à l'épuisement. De même, le développement insuffisant de la vessie des larves du lieu d'Alaska (*Theragra chalcogramma*) se traduit par une nage continue, au lieu d'être intermittente, et les épuise (DAVIS et OLLA, 1992) ; toutefois, contrairement au cas du bar rayé, il est possible dans cette espèce que ce défaut soit la conséquence d'un déficit en AGE (EPA et DHA), car il n'apparaît pas avec des proies naturelles, ou avec des artémias enrichies en AGE. Il en serait de même pour un certain nombre d'autres d'espèces. Même lorsqu'elles survivent, les larves à vessie malformée ne sont pas compétitives, ne résistent pas au stress occasionné par une simple manipulation, et meurent avant la métamorphose. Elles présentent souvent une déformation du corps du type lordose. Il arrive aussi que leur vessie natatoire soit hypertrophiée, ce qui les fait flotter en surface.

Le mode d'action des AGE sur les performances des élevages larvaires demeure controversé. Chez la daurade commune (*Sparus aurata*), KOVEN et coll. (1992) ont pris soin d'analyser les effets de doses croissantes d'AGE, en fournissant aux larves des artémias plus ou moins enrichies. Ils ont ainsi pu observer une corrélation linéaire entre les concentrations d'AGE n-3 et les performances, représentées par le taux de croissance relative, la longueur du corps, et la biomasse finale dans chaque bassin. Au contraire, le taux de survie augmente d'abord avec la dose, puis se stabilise. Les performances doublent lorsque la concentration des AGE n-3 passe de 2,6 à 29,8 mg par g de matière sèche des proies. Lorsqu'on étudie la distribution des poids corporels des larves, très dispersés (poids frais : 5 à 41 mg), on constate que l'accroissement des performances correspond au renforcement progressif des classes de poids les plus élevées. La composition des phospholipides larvaires ne dépend pas du poids ou de la taille, mais est proportionnelle à la richesse du régime en AGE n-3 ; on observe une diminution corrélative du rapport oléate/AGE n-3. Au contraire, la teneur en eau diminue et la teneur en lipides augmente avec la taille, quel que soit le régime alimentaire.

Ces résultats suggèrent donc que, du moins chez les larves de daurade, l'appétit d'une proportion croissante de larves se trouve stimulé lorsqu'on met à leur disposition des artémias de plus en plus riches en AGE n-3. Cela stimule la croissance de ces larves et leur permet d'accumuler des réserves lipidiques aux dépens de l'eau corporelle. Les autres larves, faibles consommatrices, ne bénéficient pas de ce changement de la composition corporelle, bien que leurs phospholipides membranaires incorporent des AGE n-3 dans les mêmes proportions que ceux de toutes les larves recevant les mêmes proies. L'action des AGE n-3 serait donc purement externe, sensorielle, et non pas interne, membranaire, ce qui contredit beaucoup d'idées reçues.

Le besoin quantitatif en EPA et DHA confondus semble varier selon le type d'aliment distribué aux larves de daurade commune : 0,5 pour 100 de la biomasse des brachions enrichis (KOVEN et coll., 1990), mais 5,5 pour 100 de celle des nauplius d'artémia enrichis (RODRIGUEZ et coll., 1994), et un peu plus de 2 pour 100 de la masse humide des microgranulés distribués en même temps que des brachions non enrichis en EPA et DHA (SALHI et coll., 1994). Il semble que l'influence de ce facteur n'ait pas été prise en compte par les auteurs de ces expériences.

D'après une expérience antérieure, l'EPA avait été proposé comme étant l'AGE le plus important pour les larves de daurade commune (KOVEN et coll., 1990). Les teneurs en EPA et DHA, en principe facilement interconvertibles, sont considérées actuellement comme les facteurs limitants de la valeur alimentaire des brachions et des artémias distribués aux larves de Téléostéens marins, dans la mesure où l'apport protéique est plus aisément satisfait. L'absence totale du DHA, contrairement à l'EPA, dans les souches d'artémias inutilisables sans enrichissement préalable, le fait que l'enrichissement met en œuvre conjointement l'EPA et le DHA, et l'abondance particulière du DHA dans le système nerveux comme dans le vitellus, ont particulièrement attiré l'attention sur cet acide gras. De plus, chez les larves de daurade géante (*Pagrus major*) nourries de brachions enrichis de divers AGE n-3, le DHA s'est révélé beaucoup plus efficace que l'EPA ou qu'un mélange d'AGE n-3, dans la prévention de l'œdème sous-cutané et coelomique ("hydrops"), de la sensibilité au stress de manipulation, et cet AGE a permis d'obtenir une meilleure croissance (WATANABE et coll., 1989a). L'analyse des larves indique une meilleure incorporation du DHA dans les lipides corporels, et suggère l'absence de toute rétroconversion du DHA en EPA. Ce dernier serait transformé en 22:5n-3, mais plus difficilement en DHA. Le besoin global en AGE n-3 de ces larves est faible (0,4 pour 100 du poids frais des rotifères : IZQUIERDO et coll., 1989). Le vitellus contient principalement les acides gras 16:0, 18:1n-9 et 22:6n-3.

Les larves du flet du Japon (*Paralichthys olivaceus*) exigent au moins 1,8 pour 100 d'AGE n-3 par rapport à la matière sèche des artémias ; leur croissance est encore améliorée pour des taux allant jusqu'à 3,5 pour 100 (IZQUIERDO et coll., 1992).

DICKEY-COLLAS et GEFFEN (1992) estiment que l'on a exagéré l'importance du DHA en tant qu'AGE pour les larves, en particulier chez le turbot (*Scophthalmus maximus*), la plie (*Pleuronectes platessa*) et la sole (*Solea solea*), où il peut être remplacé par l'EPA. La croissance des larves de plie est bonne lorsqu'on les nourrit uniquement d'artémias non enrichies, qui ne contiennent que 1,9 pour 100 d'EPA dans leurs lipides, et pas de DHA ; elle n'est pas améliorée par des artémias enrichies en EPA et DHA. Ces proies contiennent beaucoup plus de lipides (15,7 pour 100 de la matière sèche) que la proie naturelle dominante, qui est l'appendiculaire *Oikopleura dioica* (avec seulement 4 à 5 pour 100 de lipides).

Cependant, la croissance et la composition des larves de daurade commune (*Sparus aurata*), nourries de brachions enrichis en AGPI par la consommation (a) d'une algue unicellulaire riche en EPA mais dépourvue de DHA, ou (b) d'une préparation commerciale beaucoup plus riche en DHA, ou encore d'un mélange (a+b), durant les deux premières semaines, sont optimales avec le régime (b). Cela

fait ressortir leur besoin d'un pourcentage élevé de DHA (3 pour 100 de la matière sèche). Apparemment, la conversion d'EPA en DHA n'est pas possible à ce stade : les performances sont moins bonnes avec le régime (a) (MOURENTE et coll., 1993).

Les besoins en AGE pourraient varier au cours de la vie du poisson, mais on a jusqu'ici peu d'indications sur ce point, d'autant plus que les expériences ne sont pas forcément reproductibles.

II. — BIOSYNTHÈSES LIPIDIQUES

Le métabolisme des acides gras polyinsaturés (AGPI) des Poissons suit probablement les mêmes voies d'élongation et de désaturation que celui des Mammifères. Peu de travaux l'ont analysé, et jamais chez les larves. Les modifications de la composition des larves ou des juvéniles en fonction de celle des proies ne permettent pas de décrire quantitativement les activités d'élongation et de désaturation propre à chaque espèce. Pour cela, des expériences d'administration de traceurs radioactifs sont nécessaires, soit à l'animal entier (in vivo), soit à des cellules en culture (in vitro).

L'étude des Mammifères a montré que les désaturases $\Delta 6$, $\Delta 5$ et $\Delta 4$ font preuve d'une relative spécificité en faveur de certains acides gras. En général, les acides gras de la série n-3 sont désaturés de préférence à ceux de la série n-6. L'activité des différentes enzymes impliquées dans la biosynthèse des acides gras, et leur abondance dans la cellule, sont étroitement régulées. En présence d'un apport alimentaire suffisant, certaines biosynthèses sont complètement arrêtées.

Les activités de désaturation d'ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus*) nourris durant trois mois d'une ration comportant, pour les uns, 1 pour 100 d'AGPI, et aucun de ces composés pour les autres, ont été comparées (OLSEN et RINGØ, 1992). Après l'injection de ^{14}C -18:2n-6 ou de ^{14}C -18:3n-3, on n'observe pas l'apparition de ^{14}C -22:5n-6 en quantités appréciables, alors que les dérivés de la série n-3 se forment, y compris le DHA. Le terme ultime de la série n-6 est l'arachidonate. Les analyses vérifient également que la désaturation opère sur des radicaux d'AGE déjà incorporés dans les phospholipides, ou en voie d'y être, alors que les traceurs sont stockés tels quels dans les triglycérides, donc les lipides de réserve.

Chez des juvéniles de daurade commune (*Sparus aurata*), injectés des mêmes traceurs, ainsi que de ^{14}C -20:4n-6 (arachidonate) et ^{14}C -20:5n-3 (EPA), on n'observe qu'une activité réduite d'élongation, et l'activité de la désaturase $\Delta 5$ semble particulièrement faible (MOURENTE et TOCHER, 1993). Ceci confirme les besoins en EPA et DHA préformés, mis en évidence dans les études nutritionnelles. L'arachidonate marqué est spécifiquement incorporé dans les phosphatidylinositols (PI) membranaires, ce qui suggère que cette espèce a également besoin de cet acide gras dans son alimentation.

III. — BESOINS SPÉCIFIQUES DE CERTAINS ORGANES

Les AGPI ont tous des points de fusion inférieurs à 0°C, et l'intérêt des termes supérieurs des différentes séries ne réside pas dans une augmentation de la fluidité des membranes cellulaires, mais dans les conformations particulières des molécules de phospholipides qu'ils permettent d'éduquer (SARGENT et coll., 1990). Les relations entre leur structure moléculaire (conformation) et leurs fonctions dans la membrane sont encore obscures. Les membranes cellulaires constituent un milieu complexe, dans lequel cohabitent des molécules variées, et les méthodes permettant une analyse in situ de leur comportement n'ont pas encore permis de caractériser nettement le rôle des divers AGPI. C'est grâce à la composition très particulière de certaines membranes qu'un rôle spécial peut être envisagé. Par exemple, les membranes internes du cil visuel des Vertébrés sont particulièrement riches en glycérophospholipides contenant deux molécules de DHA, ainsi qu'en

phosphatidylcholines (PC) contenant un DHA et une autre chaîne d'acide gras, encore beaucoup plus longue (réfs. in SARGENT et coll., 1990). Ces phospholipides semblent indispensables à la vision.

Au cours du développement normal du hareng atlantique (*Clupea harengus*), on observe une augmentation du pourcentage des lipides totaux dans l'encéphale : il s'élève à 25 pour 100 du poids sec de l'encéphale chez les larves après la résorption du vitellus, 33 pour 100 chez les juvéniles, 38 pour 100 chez les adultes. Les phospholipides sont moins abondants chez les larves (52 pour 100) qu'aux stades ultérieurs (72-74 pour 100 des lipides). Ce changement correspond sans doute à la myélinisation, compte tenu de la forte augmentation de la teneur en cérébrosides et sulfatides. Dans chacune des classes lipidiques, le profil des acides gras est caractéristique, et demeure stable, mais il ne diffère pas fondamentalement du profil d'autres organes. En particulier, le DHA y est abondant, ce qui ne signifie pas qu'il ait un rôle spécifique dans les fonctions neurales (MOURENTE et TOCHER, 1992a).

Au contraire, dans une étude similaire portant sur l'encéphale de turbots (*Scophthalmus maximus*) juvéniles en élevage, passant d'un régime à base d'artémias à un autre régime formé par des granulés beaucoup plus riches en AGPI (surtout DHA), MOURENTE et coll. (1991) ont mis en évidence une accumulation spécifique de DHA au cours de la croissance, dans un certain nombre de phospholipides. Au cours d'un tel "sevrage", la matière sèche de l'encéphale augmente de 22 pour 100, la proportion des PC augmente, celle des PI diminue. Ces changements compensent probablement les carences subies par les larves nourries d'artémias, et constituent un argument en faveur d'un rôle particulier du DHA dans le tissu nerveux du turbot, en plein accord avec les études faites sur d'autres Vertébrés (MOURENTE et TOCHER, 1992b).

L'incubation de cellules cérébrales en suspension, avec des acides gras marqués par ¹⁴C (linoléate, EPA et DHA), chez des turbots juvéniles de 1-3 mois, n'a pas permis d'observer d'incorporation réellement sélective du DHA dans les diverses classes de lipides (TOCHER et coll., 1992). Cet acide gras peut être synthétisé à partir du linoléate, mais très faiblement (1,1 pour 100 en 24h) par rapport à l'élongation-désaturation qui se produit à partir de l'EPA (8,5 pour 100 en 24h).

Les études portant sur l'altération de la composition lipidique du système nerveux et des yeux de larves et juvéniles en cas de régime déficient sont encore rares. En comparant des larves de hareng nourries d'artémias enrichies ou non en EPA et DHA, on a enregistré un déficit très net en AGPI au 30ème jour après l'éclosion, en particulier dans les yeux, où le déficit en DHA était particulièrement marqué dans les phosphatidyléthanolamines (PE) (NAVARRO et coll., 1993). La manifestation de ces déficiences dans le comportement des larves (NAVARRO et SARGENT, 1992) ne semble pas avoir encore été décelée d'une manière convaincante.

IV. — UTILISATION DES LIPIDES VITELLINS

Remarques méthodologiques.

La composition des œufs et des larves de poissons aux divers stades du développement, ainsi que les variations de l'intensité respiratoire et de l'excrétion azotée, ont été décrites chez un certain nombre de Téléostéens (cf. KAMLER, 1992). Mais la découverte récente (cf. MELLINGER, 1994) du rôle privilégié des acides aminés libres (AAL) du vitellus des Téléostéens marins à œufs pélagiques, comme source d'énergie au cours du développement embryonnaire, a montré qu'il fallait se garder de généraliser les résultats obtenus sur quelques espèces d'eau douce. L'ensemble des analyses nécessaires pour pouvoir identifier et évaluer quantitativement toutes les sources d'énergie et de matière utilisées au cours du développement devrait inclure la détermination de la masse de matière sèche, des cendres et, par différence, de la matière organique ; l'analyse quantitative des protéines, lipides, glucides et AAL. Il conviendrait de séparer le vitellus du reste de l'embryon ou de la larve, et d'exclure le chorion des analyses. Pour les lipides, les

résultats devraient être exprimés en microgrammes (μg) par œuf ou larve, et non pas en μg par unité de masse de matière humide (" poids frais ") ou de matière sèche (" poids sec "), puisque la masse varie beaucoup au cours du développement. Les résultats exprimés en pourcentages pondéraux ou, mieux, molaires ne sont guère utilisables en dehors d'un constat portant sur le degré de " conservation ", toute relative, d'un constituant biochimique au cours du développement. Pour ce faire, la détermination du profil global des acides gras et de ses variations au cours du développement demeure utile.

Diverses techniques sont disponibles pour quantifier les différentes classes de lipides, après leur séparation chromatographique, elle-même plus ou moins complète. Toutes comportent des risques d'erreur. La détermination du profil des acides gras dans chaque classe s'impose, chacune d'entre elles ayant des fonctions différentes.

L'incubation artificielle des œufs de Téléostéens, suivie de l'élevage des jeunes larves mais sans distribution d'aliment (survie en état de jeûne jusqu'à l'épuisement du vitellus), permet d'étudier les changements de la composition lipidique du système embryonnaire (embryon + syncytium vitellin + vitellus) et des larves consommant uniquement leur vitellus. Plusieurs espèces ont été étudiées de cette manière, en particulier la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*, syn. *Salmo gairdneri*) (HAYES et coll., 1973), le grogneur rouge (*Sciaenops ocellatus*) (VETTER et coll., 1983), le hareng atlantique (*Clupea harengus*) (TOCHER et coll., 1985a et b) et la morue atlantique (*Gadus morhua*) (FRASER et coll., 1988). Dans ces conditions, il est bien entendu impossible d'étudier la transition vers l'exotrophie. Il arrive même que la larve meure avant d'avoir complètement épuisé ses réserves vitellines.

D'autres auteurs ont pu disposer d'élevages larvaires avec distribution d'aliment, mais interrompus à la fin de la phase mixte. Des études ont été réalisées dans ces conditions chez le black bass (*Micropterus salmoides*) (LAURENCE, 1969), le bar rayé (*Morone saxatilis*) (ELDRIDGE et coll., 1982), le bar méditerranéen, ou loup (*Dicentrarchus labrax*) (PIONETTI, 1984 ; PIONETTI et coll., 1986), la grande coryphène (*Coryphaena hippurus*) (OSTROWSKI et DIVAKARAN, 1991), le turbot (*Scophthalmus maximus*) (PLANAS et coll., 1993a et b), la plie (*Pleuronectes platessa*) (RAINUZZO et coll., 1993) et la daurade commune (RØNNESTAD et coll., 1994). L'utilisation des réserves vitellines est alors modifiée, car l'ingestion de proies assure la croissance de la larve, en général dès le début de la phase mixte, et entraîne une épargne très marquée dans la consommation du vitellus, plus spécialement de la gouttelette d'huile, présente dans toutes ces espèces, sauf la plie.

Enfin, les résultats obtenus à partir d'œufs provenant de femelles sauvages diffèrent souvent de ceux que fournissent les œufs de femelles issues de la pisciculture, comme on peut le voir en comparant les résultats obtenus par FRASER et coll. (1988) et par LIE (1993) sur la morue.

Part des lipides dans la fourniture d'énergie chimique.

Deux méthodes différentes ont été employées pour établir le budget énergétique des œufs de poissons. La première est celle du bilan du développement, où l'on se contente de comparer la composition chimique du nouveau-né à celle de l'œuf non développé ; elle a l'avantage de la simplicité, mais souffre de la persistance d'une grande partie du vitellus chez la jeune larve des Téléostéens, et également chez les nouveau-nés des Chondrichthyens. On peut tenter d'y remédier en utilisant, à la place des nouveau-nés, des individus laissés sans alimentation jusqu'à l'épuisement complet du vitellus, ce qu'il est possible de contrôler sur des larves bien transparentes, mais ce n'est pas toujours le cas.

La deuxième méthode, qui suppose un développement parfaitement synchrone, consiste à sacrifier des lots successifs d'embryons, puis de larves, à intervalles réguliers, et à examiner quelles sont les modifications intervenues dans la composition chimique du système embryonnaire durant chaque période ; les résultats peuvent être exprimés en consommations journalières des divers

constituants organiques du vitellus. Les valeurs énergétiques correspondantes sont ensuite calculées.

Dans les deux cas, on raisonne sur les valeurs moyennes. Les résultats seront différents selon la méthode choisie, et selon qu'on a entamé, ou non, la distribution d'aliments aux descendants avant l'épuisement du vitellus, ce qui est le plus souvent indispensable pour assurer leur survie. Par ailleurs, il importe que la température soit aussi proche que possible de la température naturelle, car la vitesse d'utilisation des réserves y est très sensible.

Les glucides sont très minoritaires : 1 à 6 pour 100 de la matière sèche des œufs de Téléostéens, d'après HEMING et BUDDINGTON (1988). De plus, ces glucides se localisent en grande partie dans les granules corticaux et le chorion, donc en dehors du vitellus. On ne leur attribue que peu d'importance comme source d'énergie. SANTOS et VINAGRE (1991), chez une athérine (*Odonthestes humensis*), ont montré que les quantités de glycogène et de glucose par œuf sont constantes pendant le développement embryonnaire et augmentent seulement à partir de la première prise de nourriture chez les larves. Chez la rousette (*Scylliorhinus canicula*), le seul Sélacien étudié jusqu'ici, la teneur du vitellus en glycogène est très faible, et l'accumulation progressive de glucides observée dans l'embryon est due à la gluconéogenèse (DIEZ et DAVENPORT, 1990).

Restent donc les AAL, les protéines et les lipides. Le rôle des AAL est connu seulement depuis 1987. La prédominance des lipides en tant que source d'énergie pour l'embryon ou la larve endotrophe n'est pas générale chez les Téléostéens d'eau douce ; ainsi, chez les corégones (*Coregonus albula*, *C. lavaretus*, etc.), la majeure partie de l'énergie provient d'abord des protéines chez l'embryon, puis des lipides aux approches de l'éclosion et chez la larve endotrophe (cf. KAMLER, 1992).

Chez la truite arc-en-ciel (HAYES et coll., 1973), le poids sec du système embryonnaire avait diminué d'un tiers entre l'éclosion (34^e jour, à 10-12°C) et la fin de l'expérience (69^e jour, où il ne restait que 6 pour 100 du vitellus). L'alimentation devait normalement commencer vers le 54^e jour. Les lipides vitellins étaient consommés à partir du 40^e jour, et leur accumulation dans la larve devint alors plus rapide ; mais, sans doute en raison du jeûne, cette accumulation cessa à partir du 60^e jour. Près de 60 pour 100 de la masse sèche des lipides vitellins avait disparu à la fin de l'expérience, alors que la perte protéique était évaluée à 21 pour 100 seulement : le développement de la truite utiliserait donc les lipides vitellins comme une source d'énergie dominante. Apparemment, les phospholipides étaient utilisés aussi bien que les triglycérides. Cependant, à la lumière d'autres travaux (SRIVASTAVA et BROWN, 1991, sur le saumon *Salmo salar*), il apparaît que le bilan chimique du développement des Salmonidés reste à préciser.

Chez le grogneur rouge (VETTER et coll., 1983), les lipides se trouvent catabolisés à raison de 30 pour 100 durant le développement embryonnaire, et couvrent pratiquement tous les besoins en énergie. L'utilisation des triglycérides, des cérides et du glycogène est simultanée. Les protéines ne sont pas utilisées. On ignore si des AAL sont présents.

Chez la grande coryphène (*Coryphaena hippurus*), une espèce tropicale, la consommation d'AAL n'est pas mesurable aux stades embryonnaires, tandis que la masse des lipides baisse continuellement depuis le début du développement jusqu'au 3^e jour après l'éclosion, sauf aux alentours de l'éclosion. Ils fournissent l'essentiel de l'énergie, la masse des protéines étant stable (OSTROWSKI et DIVAKARAN, 1991).

Chez la plie (RAINUZZO et coll., 1993), comme chez les autres espèces marines à œufs pélagiques, les protéines vitellines, qui sont, en fait, des lipoprotéines, ne sont pas consommées durant le développement embryonnaire. La masse de l'ensemble des protéines de l'œuf embryonné, y compris celles du chorion, du liquide périvitellin et des enzymes d'éclosion, baisse brusquement après l'éclosion, puis se stabilise en attendant la première prise de nourriture. La masse des lipides du système embryonnaire et de la larve demeure stable, puis diminue sensiblement, jusqu'à la

reprise de la croissance. C'est seulement durant cet intervalle (6 jours, à 10°C) que les lipides seraient utilisés, en particulier les AGPI n-3.

C'est la daurade commune (RØNNESTAD et coll., 1994) qui a fait l'objet de l'étude la plus détaillée, malgré l'absence de données sur la composition de l'œuf et sur les stades précédant la fin de l'épibolie. Les AAL (à l'exception de la taurine, de la tyrosine et de la phosphosérine, non consommées) fournissent 60 à 70 pour 100 de l'énergie avant l'éclosion, de telle sorte que leur stock s'épuise rapidement après celle-ci, en même temps que le vitellus lipoprotéique contenu, comme les AAL et la gouttelette d'huile, dans la vacuole vitelline. L'oxydation des lipides neutres (LN), qui était discrète avant l'éclosion, fournit une part croissance de l'énergie, allant jusqu'à 80 pour 100. En y ajoutant la faible fraction des phospholipides qui se trouvent consommés simultanément, la contribution calorifique totale des lipides (essentiellement, des acides gras) atteint 85 pour 100 chez la larve. Les LN sont presque entièrement épuisés lorsque l'ingestion de nourriture commence, alors que les phospholipides sont, pour l'essentiel, incorporés dans le corps de la larve. Le relai dans la fourniture d'énergie est ensuite pris par les protéines. Mais les protéines du vitellus ne sont pratiquement pas utilisées dans le métabolisme oxydatif, semble-t-il. La protéosynthèse, déjà décelable durant les stades embryonnaires, utilise d'abord une petite partie des AAL, et recycle ensuite les acides aminés résultant de la résorption du vitellus lipoprotéique, de telle sorte que la masse totale des protéines du système embryonnaire diminue à peine.

En consultant les graphiques très bien documentés de ces derniers auteurs, on note que la décroissance du volume de la gouttelette d'huile, juste après l'éclosion, est moins rapide que celle du stock de LN, alors que, plus tard, au moment sa disparition complète, il reste encore des LN, devenus sans doute tissulaires. On peut faire une autre remarque : le cholestérol et ses esters, non dosés, constituent sans doute une fraction des LN (de l'ordre de 5 pour 100), et comme ils doivent se trouver, en principe, réemployés dans les membranes cellulaires de l'embryon et de la larve, ils font sans doute partie des LN restants. Ces constatations soulignent le fait que l'utilisation des différentes catégories chimiques et morphologiques de lipides n'est pas encore décrite complètement: le vitellus lipoprotéique contient sans doute, à la fois, des LN (au moins des triglycérides) et des phospholipides ; l'huile ne contient sans doute que des LN, mais ces derniers comprennent des triglycérides, des cérides, du cholestérol et des esters de cholestérol. La description de l'utilisation de toutes ces catégories impliquerait un effort d'analyse considérable.

Résorption sélective des lipides homo- et hétérophasiques.

Chez les Téléostéens, lorsque l'œuf, qu'il soit pélagique ou démersal, contient des gouttelettes d'huile bien visibles, on observe en général que le vitellus lipoprotéique est résorbé en priorité. Ces deux parties du vitellus, apparues au cours de la vitellogenèse dans deux compartiments distincts de l'ovocyte (hyaloplasme et vésicules vitellines), sont maintenant logées ensemble dans le sac vitellin (SV), syncytial, intra-abdominal. Néanmoins, leur résorption par le syncytium vitellin, et leur utilisation finale, diffèrent complètement. La résorption de l'huile est tardive, de telle sorte que la jeune larve, à un stade suffisamment avancé, n'a plus que de l'huile dans son sac vitellin. Ce décalage dans l'utilisation des lipides des deux compartiments cellulaires est particulièrement net dans les espèces qui ont une gouttelette d'huile unique, volumineuse. Il y a cependant une exception : le menhaden atlantique *Brevoortia tyrannus*, un Clupéidé pêché au large des côtes des USA ; l'huile y est résorbée en même temps que le vitellus lipoprotéique, d'après RØNNESTAD et coll. (1994, p. 194).

Chez les Chondrichthyens et le coelacanthé, cette succession n'existe pas, car le vitellus est transféré globalement depuis le sac vitellin externe (SVE) jusque dans l'intestin, où il est digéré. Un organe de stockage intra-abdominal provisoire, le sac vitellin interne (SVI), se forme sur le trajet du canal vitellin, dans la plupart des cas. Le SVE est une annexe embryonnaire, dont la paroi est formée par l'ectoblaste, le mésoblaste, l'endoblaste, alors que le SV des Téléostéens n'est revêtu que par la

paroi abdominale de la larve, provisoirement dilatée. Mais, comme dans le cas du SV, le vitellus contenu dans le SVE de ces poissons est logé dans un syncytium dont les noyaux se trouvent localisés sous la membrane plasmique (LECHENAULT et MELLINGER, 1993). L'éventualité d'une résorption partielle du vitellus dans le SVE est discutée, en particulier chez les espèces ovipares de Chondrichthyens, telles que la roussette, dont la vascularisation vitelline serait essentiellement respiratoire (MELLINGER et WRISEZ, 1989 ; LECHENAULT et coll., 1993 ; WRISEZ et coll., 1993).

L'intérêt des œufs de Téléostéens contenant une gouttelette d'huile unique, relativement volumineuse, est de permettre l'étude de la vitesse d'utilisation de cette huile grâce à des mesures de son diamètre sous le microscope, et au calcul de son volume. Elle persiste durant la phase mixte. Celle-ci sera d'autant plus longue que la larve se trouve abondamment nourrie (cas du bar rayé, par exemple).

L'huile est intéressante par sa haute densité énergétique, mais aussi par son activité calorigène modérée (" action dynamique spécifique "), bien inférieure à celle des protéines si l'on se réfère aux observations des nutritionnistes sur l'homme et sur diverses espèces animales. Le rendement brut de production, c'est-à-dire l'énergie consommée, divisée par l'énergie des tissus produits, calculé pour la période où cette gouttelette existe, atteint des valeurs particulièrement élevées par rapport à la période suivante, et également par rapport aux performances de la croissance d'autres animaux aquatiques. Chez le black bass, ce rendement est de 35 pour 100 jusqu'à l'éclosion, 44 pour 100 jusqu'à la première prise de nourriture (LAURENCE, 1969). Chez le bar rayé, il est de 38 resp. 44 pour 100 pour ces mêmes intervalles de temps (ELDRIDGE et coll., 1982).

Chez le bar rayé, l'huile représente 55 pour 100 du poids de l'œuf, mais 71 pour 100 de son contenu énergétique ; au contraire, le vitellus lipoprotéique ne contient que 3,8 pour 100 de lipides par rapport à sa matière sèche (ELDRIDGE et coll., 1982). La première prise de nourriture (7ème jour) coïncide avec l'épuisement du vitellus lipoprotéique. L'huile subsiste jusqu'au 20ème jour. Le budget énergétique, établi en calories par individu et par jour, pour chaque jour du développement, met en évidence la prépondérance de l'apport calorique dû à l'huile au cours des six premiers jours. Au cours de la période de reprise de croissance (du 7ème au 12ème jour) qui suit l'éclosion, les apports respectifs de l'huile et de la nourriture sont pratiquement les mêmes.

Chez le turbot, la gouttelette d'huile fournirait 90 pour 100 de l'énergie nécessaire durant la période de transition vers l'exotrophie, prenant ainsi le relais des AAL (RØNNESTAD et coll., 1992).

Bien que sa gouttelette d'huile soit relativement importante, l'œuf de turbot ne contient, en moyenne, que 7,7 µg de lipides, contre 27 µg de protéines (PLANAS et coll., 1993a). Le glycogène (1,3 µg) serait sa principale source d'énergie au début de l'embryogenèse, ensuite remplacé par les AAL, et enfin par les triglycérides. L'oxydation des triglycérides commencerait avant celle des cérides. La gouttelette d'huile disparaît au 7ème jour de la vie larvaire (à 15-17°C), alors que la capture des proies commence dès le 3ème jour.

Dans les élevages larvaires du germano *Siganus guttatus*, la fin de la résorption de l'huile se traduit par un arrêt de croissance des larves, et une forte mortalité, bien que leurs entérocytes paraissent déjà pleinement fonctionnels et que les proies soient effectivement digérées (AVILA et JUARIO, 1987).

Sélectivité dans l'utilisation des classes lipidiques.

Les classes de lipides ont été séparées chez deux espèces, hareng (TOCHER et coll., 1985a et b) et morue (FRASER et coll., 1988), de souches sauvages. La principale observation réalisée est celle d'une consommation préférentielle du stock de phosphatidylcholines (PC), qui constitue la classe prédominante de lipides vitellins de ces poissons (62 pour 100 chez le hareng, 66 pour 100 chez la morue). Les stérols et les PE sont conservés. Triglycérides (TG) et esters de stérols sont consommés à partir de l'éclosion (20-21ème jours) et ont disparu complètement à la fin de la période étudiée (35ème jour, à 6-8°C), du moins chez la morue, dont le

vitellus est dépourvu de gouttelettes d'huile. Le vitellus du hareng conserve encore son huile au 36ème jour (à 8-10°C). On n'observe aucun effet de l'éclosion (aux 20-21èmes jours, quelle que soit l'espèce) sur la vitesse de la résorption des PC. Cependant, on notera que les résultats étaient exprimés en valeur absolues pour la morue (μg par œuf ou larve), mais seulement en pourcentages chez le hareng, ce qui est critiquable.

D'autres analyses ont été effectuées par LIE (1993) sur des œufs de morue provenant d'une pisciculture, et leurs résultats sont différents. Les LN, PC, PE (phosphatidyléthanolamines), PI (phosphatidylinositols) et PS (phosphatidylsérines) ont été séparés par HPLC (chromatographie liquide à haute pression), au lieu de la chromatographie sur couches minces de silice, et leurs pourcentages évalués à partir de leur teneurs en acides gras. La période embryonnaire fut la seule étudiée. Durant cette période, les PC passent de 40 à 50 pour 100, les LN de 45 à 25 pour 100, les PE de 9 à 17 pour 100, et les PI de 3 à 6 pour 100. Les PS (3 pour 100) sont stables. La détermination du profil des acides gras pour chacune de ces classes confirme la localisation de l'arachidonyle dans les PI : il représente 10 pour 100 de la masse des acides gras dans cette classe particulière de lipides, mais moins de 1 pour 100 ailleurs. L'EPA est abondant (15 pour 100) dans toutes les classes, sauf les PS.

Chez la sole du Sénégal (*Solea senegalensis*), contrairement au cas de la morue et du hareng, les PC ne font pas l'objet d'une consommation spécifique ; celle-ci porte sur les lipides neutres, plus particulièrement les TG et les esters de stérols (VÁZQUEZ et coll., 1994), dont on peut supposer qu'ils forment la gouttelette d'huile.

Le turbot (*Scophthalmus maximus*) ne consomme pas non plus ses PC au cours de la phase endotrophique, contrairement au flétan (*Hippoglossus hippoglossus*), à la plie, et la morue (FALK-PETERSEN et coll., 1989 ; RAINUZZO et coll., 1992). Il semble donc que les œufs à phospholipides prédominants consomment leurs PC, tandis que les œufs à LN prédominants disposent là d'une autre source d'énergie.

**RØNNESTAD (I.), FINN (R.N.), LEIN (I.), LIE (Ø.), 1995. — Compartmental changes in the contents of total lipid, lipid classes and their associated fatty acids in developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Aquaculture Nutrition*, 1, 119-130.

Les conséquences physiologiques de la consommation spécifique des PC a donné lieu aux hypothèses suivantes (TOCHER et coll., 1985a ; FRASER et coll., 1988). Les PC représentent de loin la classe de phospholipides la plus abondante, et lorsque ces derniers prédominent dans le vitellus (rotengle, hareng, morue, aiglefin, flétan, colin, merlan : cf. MELLINGER, 1994b, tableau I), il paraît normal que le stock de PC soit hydrolysé en priorité. L'hydrolyse des phospholipides fournit à l'embryon et à la larve des groupements phosphates, nécessaires à la biosynthèse de divers constituants de l'embryon, comme l'ADN (YAMAGAMI, 1960a et b). L'hydrolyse des PC produit de la choline, dont l'utilisation n'a pas encore été étudiée.

Une utilisation préférentielle des phospholipides a été mise en évidence pour l'embryon de roussette (*Scyliorhinus canicula*) (WRISEZ et coll., 1993), qui tire des lipides la plus grande partie de son énergie (DELHAYE et coll., 1992).

Sélectivité dans l'utilisation des acides gras.

Le profil des acides gras est souvent déterminé globalement pour l'ensemble des lipides. La prédominance des acides gras 22:6n-3 (DHA), 18:1n-9 (oléate), 16:0 (palmitate) et 20:5n-3 (EPA) est triviale.

En gros, les mêmes acides gras prédominent dans le vitellus et dans les tissus embryonnaires. Leurs taux peuvent varier considérablement selon l'origine des prélèvements. Par exemple, pour la morue, on pourrait comparer les données de FRASER et coll. (1988), à celles de KLUNGSØYR et coll. (1989), et de RAINUZZO et coll. (1992). Cette dernière publication, qui porte également sur trois autres espèces (turbot, plie et flétan), montre bien les variations qui existent dans les résultats d'analyses obtenus à partir de lots différents. On peut attribuer ces variations à la fois aux techniques d'analyse et à la variabilité naturelle des profils d'acides gras.

Dans l'état actuel des travaux, il semble donc qu'aucun acide gras ne fasse l'objet d'une consommation particulière au cours du développement. Les changements observés, tant au niveau du vitellus, logé dans le cytoplasme du syncytium vitellin, que dans les tissus embryonnaires, reflètent sans doute la poursuite des activités de synthèse totale, d'élongation, de désaturation, et peut-être de rétroconversion, en même temps que le catabolisme de l'ensemble des acides gras. Compte tenu de l'orientation des voies métaboliques vers la désaturation, l'observation d'une lente diminution du pourcentage pondéral des acides gras monoinsaturés et, corrélativement, d'un accroissement de la teneur en polyinsaturés, n'a rien de surprenant. En principe, ces transformations se produisent à des vitesses différentes selon les classes de lipides, comme le montrent bien les résultats obtenus par LIE (1993) sur l'œuf et l'embryon de la morue d'élevage : on relève dans les LN une diminution des teneurs en monoinsaturés (18:1n-9, 16:1n-11, 20:1n-9, 22:1n-11) au profit des AGPI n-3 (DHA, EPA) ; dans les PC, au contraire, une grande stabilité des pourcentages, sauf peut-être EPA ; dans les PE, 16:0 et 16:1n-7, comme 16:1n-11 et 18:1n-9 diminuent, le DHA augmente ; dans les PI, les acides gras en C₁₄ et C₁₆ diminuent, 18:0 double, 18:1n-9 et 18:2n-6 diminuent, tandis que les pourcentages de l'EPA et du DHA augmentent fortement ; les PS se modifient à peu près de la même manière que les PI.

Mais les travaux dont nous disposons se contentent le plus souvent d'une détermination du profil des acides gras dans les deux grandes catégories de lipides : lipides neutres et lipides polaires (phospholipides). Malheureusement, l'expression habituelle de ces résultats en pourcentages d'acides gras masque l'évolution réelle des réserves lipidiques, qui sont en voie de résorption. Le tableau auquel on aboutit est souvent confus, dépourvu d'informations significatives. Pour avoir une image fidèle de ces transformations, rendues visibles graphiquement, sous la forme d'une variation chronologique de la masse de chaque acide gras par individu, nous disposons toutefois du travail de RØNNESTAD et coll. (1994) sur la daurade commune (*Sparus aurata*), déjà cité. Les LN contiennent, dans l'ordre décroissant, oléate, palmitate, DHA, linoléate et EPA, qui sont tous catabolisés au même rythme. Dans les phospholipides, DHA et palmitate dominent ; les valeurs obtenues étant assez fluctuantes, il n'est pas certain qu'ils soient catabolisés plus vite que les autres acides gras.

Dans un autre taxon de poissons, les Chondrichthyens, dont le cas a déjà été évoqué (MELLINGER, 1995), le profil des acides gras ne change pas au cours du développement de la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*). Dans le foie du centrophore (*Centrophorus* sp.), qui était le seul organe analysé, seul le pourcentage du DHA diminue, parmi la cinquantaine d'acides gras identifiés par ailleurs dans le vitellus, et qui ne varient guère.

Formation de nouveaux dépôts lipidiques dans l'embryon et la larve.

Chez la roussette, la taille des nouveau-nés rend leur dissection aisée, et il est possible de peser et d'analyser séparément le sac vitellin interne (SVI), le foie, l'intestin spirale, et ce qui reste du corps (" carcasse "). On constate, en moyenne, que les lipides du nouveau-né, évalués par rapport à la masse initiale des lipides vitellins, se répartissent à raison de 10 pour 100 dans le SVI (vitellus non encore consommé ; soit 17,9 pour 100 des lipides restants), 26,5 pour 100 dans le foie (47,4 pour 100 des lipides restants), 17,5 pour 100 dans la carcasse (31,3 pour 100 des lipides restants), et 1,8 pour 100 dans l'intestin. On a estimé que 44 pour 100 des lipides, mais 71 pour 100 des phospholipides, étaient catabolisés durant le développement (WRIZEZ et coll., 1993). Ceux du SVI sont utilisés durant la première semaine après l'éclosion, en cas de jeûne. Cet exemple montre que la formation de nouveaux dépôts lipidiques joue un grand rôle dans l'utilisation des lipides au cours du développement des Chondrichthyens, qui est du type direct. Chez ces poissons, le foie semble atteindre son plein développement dès la naissance, et se charge alors de lipides et, éventuellement, d'hydrocarbures comme le squalène. En

l'absence de vessie natatoire chez ces poissons, le foie joue un rôle important dans la flottabilité du corps, mais cela dépend des espèces.

Il ne semble pas que le foie des Téléostéens remplisse les mêmes fonctions. Il se charge d'abord de glycogène (MANI-PONSET et coll., 1994, recherches sur le sandre, *Stizostedion lucioperca*, et le loup, communication orale). NURSALL (1989) a rapporté le cas de la larve de la blennie récifale *Ophioblennius atlanticus*, dépourvue de vessie natatoire, mais dont le foie se développe considérablement avant la métamorphose en accumulant des lipides, de telle sorte que la densité du corps entier dans l'eau de mer devient plus faible que celle des adultes. Ces derniers sont d'ailleurs exceptionnellement denses. Les réserves lipidiques de la larve sont épuisées lors de la métamorphose.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les lipides sont par excellence des molécules biologiques multifonctionnelles, utilisables aussi bien comme des éléments structuraux des membranes, des connecteurs permettant l'insertion membranaire de certaines protéines, des métabolites particulièrement riches en énergie lorsqu'il s'agit des acides gras, et comme les précurseurs immédiats d'un grand nombre de messagers intra- et extracellulaires (eicosanoïdes, diacylglycérol, phosphoinositides, stéroïdes). Les nutritionnistes s'intéressent presque uniquement aux acides gras, libérés par l'hydrolyse des lipides pendant la digestion. Leur biosynthèse par les animaux pluricellulaires est caractérisée par l'absence d'interconversions entre les séries n-3, n-6, n-9, etc. De plus, les précurseurs en C₁₈ des séries n-3 et n-6 (AGE fondamentaux) ne sont synthétisés que par les organismes chlorophylliens, et sont transmis aux animaux à travers les chaînes trophiques.

Les besoins en AGE des Téléostéens juvéniles, mis en évidence par l'élevage piscicole, sont très différents d'une espèce à l'autre (tableau I). Contrairement à certaines généralisations antérieures (WATANABE, 1982), il ne semble pas que cette diversité s'explique par la salinité du biotope, la température ambiante, ou l'appartenance systématique. Il conviendrait d'en analyser les raisons, en étudiant les taux de renouvellement des divers acides gras, et le rendement de leur assimilation à partir des proies naturelles. L'intégration dans les chaînes trophiques issues du plancton a été invoquée, avec vraisemblance, pour expliquer l'abondance des acides gras polyinsaturés à très longue chaîne (C₂₀ à C₂₂, les "highly unsaturated fatty acids", ou HUFA, des auteurs de langue anglaise), dans le corps des poissons, alors que ces acides gras sont rares dans le corps des Vertébrés terrestres. Cette intégration se traduit également au niveau de certaines classes de lipides, surtout celle des cérides, dont l'abondance croît avec la latitude (SARGENT et coll., 1990).

Mais l'intégration dans les chaînes trophiques n'explique en rien la diversité interspécifique des proportions des différentes classes lipidiques dans le vitellus des Téléostéens, qui contraste avec la relative uniformité de leur composition en acides gras. D'après les exemples que nous connaissons, cette diversité des œufs de poissons ne reflète pas non plus la composition des dépôts somatiques maternels de lipides, bien que la mobilisation de ces dépôts chez les femelles adultes se produise surtout au moment de la vitellogenèse.

On doit donc envisager une autre interprétation, qui est celle d'une "stratégie du développement" propre à chaque espèce. Pour l'essentiel, les variations de la composition lipidique des œufs de Téléostéens dépendent du pourcentage de lipides neutres (LN), donc de l'abondance de l'huile. On peut attribuer à cette huile deux fonctions : contribuer à la flottabilité de l'œuf ou de la larve, et faciliter la transition de la larve vers l'exotrophie.

Même lorsqu'elle est faible (cf. MELLINGER, 1994), la contribution des LN à la flottabilité des œufs en eau de mer peut être déterminante. Elle est évidemment essentielle en eau douce. Il importe donc que les LN se soient pas trop fortement catabolisés avant que le système embryonnaire puisse s'alléger, en se débarrassant

du chorion, au moment de l'éclosion. En effet, le chorion représente pour l'œuf un véritable lest. Après l'éclosion, la plupart des œufs marins démersaux ou benthiques libèrent des larves pélagiques (harengs, gobies, etc.). A ma connaissance, tous les œufs pélagiques donnent naissance à des larves pélagiques. On peut ainsi comprendre les raisons du retard qui se manifeste dans l'utilisation des lipides par rapport aux AAL des œufs pélagiques: leur fonction première est d'assurer la flottabilité du système embryonnaire, puis de la larve, ce qui devient plus facile après l'éclosion et permet alors une résorption complète des réserves vitellines. Les causes de la flottabilité des larves qui ne disposent plus de leur gouttelette d'huile n'ont pas été étudiées ; il est possible que leurs capacités natatoires plus développées leur permettent de compenser une densité corporelle supérieure.

La deuxième fonction possible de l'huile est celle d'une réserve énergétique, utilisable par la jeune larve, qu'elle soit démersale ou pélagique. Un certain consensus existe pour attribuer à la résorption tardive de cette huile un rôle éminent dans la survie des larves d'espèces variées. Par exemple, dans une étude des diverses caractéristiques biométriques individuelles favorisant la survie des larves, normalement endogées, du capelan (*Mallotus villosus*) en état de jeûne, CHAMBERS et coll. (1989) n'en ont trouvé qu'une seule dont l'effet était significatif : le volume de la gouttelette d'huile au moment de l'éclosion. Ce trait varie selon les femelles. Ni le volume initial du vitellus, ni la taille du sac vitellin, ni la longueur de la larve fraîchement éclosue n'avaient d'influence positive sur cette survie.

Lorsque l'élevage des larves est difficile, alors que la qualité des œufs n'est pas en cause et que les techniques aquariologiques sont irréprochables, on effectue en général des essais de complémentation des proies ou des granulés par des AGE. Cette voie de recherche s'est révélée concluante et a permis d'obtenir la production en masse de plusieurs espèces marines ayant des œufs et des larves pélagiques, d'un élevage délicat. Certains travaux (KOVEN et coll., 1992) indiquent toutefois que ce problème n'est pas purement nutritionnel, mais que les proies enrichies par une émulsion riche en " HUFA " stimulent l'appétit des larves, selon des modalités d'action vraisemblablement sensorielles. Dans ces conditions, il est surprenant que des spécialistes cherchent encore à déterminer la teneur optimale de l'aliment en EPA et DHA, sans tenir compte du type d'aliments : microgranulés, nauplius d'artémia, ou brachions.

Le " stade sensible " évoqué par beaucoup de pisciculteurs et d'écologistes pour expliquer la mortalité massive des larves de Téléostéens, ne correspond pas toujours à la transition vers l'exotrophie pure. Nous avons vu, chez le barramundi (*Lates calcarifer*) et le bar rayé (*Morone saxatilis*), que la mortalité est accrue à partir de la métamorphose. Il faut donc préciser, dans chaque espèce, la nature des réserves vitellines, des sources d'énergie disponibles à chaque stade du développement, et les mécanismes d'apparition de telle anomalie qui compromet l'élevage des larves. Nous avons vu que les anomalies du développement de la vessie natatoire pourraient avoir des origines alimentaires, ou non .

L'utilisation préférentielle des phospholipides, surtout des PC, comme source d'énergie chimique par l'embryon de certaines espèces, telles que la roussette *Scyliorhinus canicula*, le hareng *Clupea harengus*, le flétan *Hippoglossus hippoglossus* et, d'après certains auteurs, la morue *Gadus morhua*, est en contradiction avec l'idée couramment avancée, d'une destinée purement membranaire de cette portion du vitellus lipoprotéique. En réalité, l'utilisation de phospholipides comme source d'énergie est un fait classique en physiologie comparée. Par exemple, les spermatozoïdes des oursins Echinoidea consomment des PC pour leur locomotion, tandis que ceux des Arbacoidea consomment des TG (MITA et coll., 1994).

Lorsque la composition lipidique de l'œuf, en raisons d'adaptations particulières telles que la flottabilité en eau douce, est par trop éloignée de celle de la larve, on peut également supposer la nécessité d'une transformation chimique du système embryonnaire en vue de rétablir un équilibre entre les phospholipides, les TG, le cholestérol et ses esters, etc. qui corresponde aux proportions normales de ces

constituants dans le corps d'un Vertébré. Ainsi, la quantité de cholestérol et de phospholipides par rapport à l'unité de biomasse humide est remarquablement constante chez les animaux (NES, 1974). Dans la larve de Téléostéen, les TG remplissent leur fonction de réserve énergétique dès le stade larvaire, et y sont déjà représentatifs de la " condition " du poisson (FRASER, 1989).

RÉFÉRENCES

- AVILA (E.M.), JUARIO (J.V.), 1987. — Yolk and oil globule utilization and developmental morphology of the digestive tract epithelium in larval rabbitfish, *Siganus guttatus* (Bloch). *Aquaculture*, **65**, 319-331.
- AWAISS (A.), KESTEMONT (P.), MICHA (J.C.), 1992. — Nutritional suitability of the rotifer, *Brachionus calyciflorus* Pallas for rearing freshwater fish larvae. *J. Appl. Ichthyol.*, **8**, 263-270.
- BELL (M.V.), HENDERSON (R.J.), PIRIE (B.J.S.), SARGENT (J.R.), 1985. — Effects of dietary polyunsaturated fatty acid deficiency on mortality, growth and gill structure in the turbot, *Scophthalmus maximus*. *J. Fish. Biol.*, **26**, 181-191.
- BORLONGAN (I.G.), 1992. — The essential fatty acid requirement of milkfish (*Chanos chanos* Forsskal). *Fish Biochem. Physiol.*, **9**, 401-407.
- BORLONGAN (I.G.), BENITEZ (L.V.), 1992. — Lipid and fatty acid composition of milkfish (*Chanos chanos* Forsskal) grown in freshwater and seawater. *Aquaculture*, **104**, 79-89.
- CHAMBERS (R.C.), LEGGET (W.C.), BROWN (J.A.), 1989. — Egg size, female effects, and the correlations between early life history traits of capelin, *Mallotus villosus*: an appraisal at the individual level. *Fish. Bull.*, **87**, 515-523.
- CLAWSON (J.A.), LOVELL (R.T.), 1992. — Improvement of nutritional value of *Artemia* for hybrid striped bass/white bass (*Morone saxatilis* x *M. chrysops*) larvae by n-3 HUFA enrichment of nauplii with menhaden oil. *Aquaculture*, **108**, 125-134.
- DAIKOKU (T.), YANO (I.), MASUI (M.), 1982. — Lipid and fatty acid composition and their changes in the different organs and tissues of guppy, *Poecilia reticulata* on seawater adaptation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73A**, 167-174.
- DAVIS (M.W.), OLLA (B.L.), 1992. — Comparison of growth, behavior and lipid concentrations of walleye pollock *Theragra chalcogramma* larvae fed lipid-enriched, lipid-deficient and field-collected prey. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **90**, 23-30.
- DELHAYE (E.), LECHENAULT (H.), WRISEZ (F.), LERAY (C.), HAYE (B.), MELLINGER (J.), 1992. — Localisation, composition et utilisation des lipides vitellins chez *Scyliorhinus canicula* (L.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **117**, 149-156.
- DHERT (P.), LAVENS (P.), DURAY (M.), SORGELOOS (P.), 1990. — Improved larval survival at metamorphosis of Asian seabass (*Lates calcarifer*) using 3-HUFA-enriched live food. *Aquaculture*, **90**, 63-74.
- DICKEY-COLLAS (M.), GEFFEN (A.J.), 1992. — Importance of the fatty acids 20:5w3 and 22:6w3 in the diet of plaice (*Pleuronectes platessa*) larvae. *Mar. Biol.*, **113**, 463-468.
- DIEZ (J.M.), DAVENPORT (J.), 1990. — Energy exchange between the yolk and embryo of dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.) eggs held under normoxic, hypoxic and transient anoxic conditions. *Comp. Biochem. Physiol.*, **96B**, 825-830.
- ELDRIDGE (M.B.), WHIPPLE (J.A.), BOWERS (M.J.), 1982. — Bioenergetics and growth of striped bass, *Morone saxatilis*, embryos and larvae. *Fish. Bull.*, **80**, 461-474.
- 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.
- FRASER (A.J.), 1989. — Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **46**, 1868-1873.

- FRASER (A.J.), GAMBLE (J.C.), SARGENT (J.R.), 1988. — Changes in lipid content, lipid class composition and fatty acid composition of developing eggs and unfed larvae of cod (*Gadus morhua*). *Mar. Biol.*, **99**, 307-313.
- HAYES (L.W.), TINSLEY (I.J.), LOWRY (R.R.), 1973. — Utilization of fatty acids by the developing steelhead sac-fry, *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45B**, 695-707.
- HEMING (T.A.), BUDDINGTON (R.K.), 1988. — Yolk absorption in embryonic and larval fishes. In: W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.), *Fish Physiology*, 11A, pp. 407-446. Academic Press, San Diego.
- IZQUIERDO (M.S.), WATANABE (T.), TAKEUCHI (T.), ARAKAWA (T.), KITAJIMA (C.), 1989. — Requirement of larval red sea bream *Pagrus major* for essential fatty acids. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 859-867.
- IZQUIERDO (M.S.), ARAKAWA (T.), TAKEUCHI (T.), HAROUN (R.), WATANABE (T.), 1992. — Effect of n-3 HUFA levels in *Artemia* on growth of larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture*, **105**, 73-82.
- KAMLER (E.), 1992. — *Early Life History of Fish. An energetics approach*. Chapman & Hall, London (etc.), 267 p.
- KLUNGSØYR (J.), TILSETH (S.), WILHELMSSEN (S.), FALK-PETERSEN (S.), SARGENT (J.R.), 1989. — Fatty acid composition as an indicator of food intake in cod larvae *Gadus morhua* from Lofoten, Northern Norway. *Mar. Biol.*, **102**, 183-188.
- KOVEN (W.M.), TANDLER (A.), KISSIL (G.W.), SKLAN (D.), FRIEZLANDER (O.), HAREL (M.), 1990. — The effect of dietary (n-3) polyunsaturated fatty acids on growth, survival and swim bladder development in *Sparus auratus* larvae. *Aquaculture*, **91**, 131-141.
- KOVEN (W.M.), TANDLER (A.), KISSIL (G.W.), SKLAN (D.), 1992. — The importance of n-3 highly unsaturated fatty acids for growth in larval *Sparus auratus* and their effect on survival, lipid composition and size distribution. *Aquaculture*, **104**, 91-104.
- LAURENCE (G.C.), 1969. — The energy expenditure of largemouth bass larvae, *Micropterus salmoides*, during yolk absorption. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **98**, 398-405.
- LECHENAULT (H.), MELLINGER (J.), 1993. — Dual origin of yolk nuclei in the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes). *J. Exp. Zool.*, **265**, 669-678.
- LECHENAULT (H.), WRIZEZ (F.), MELLINGER (J.), 1993. — Yolk utilization in *Scyliorhinus canicula*, an oviparous dogfish. *Environ. Biol. Fishes*, **38**, 241-252.
- LEMM (C.A.), LEMARIE (D.P.), 1991. — Survival and growth of larval striped bass (*Morone saxatilis*) fed *Artemia* enriched with highly unsaturated fatty acids (HUFA). *Aquaculture*, **99**, 117-126.
- LIE (Ø.), 1993. — Changes in fatty acid composition of neutral lipids and glycerophospholipids in developing cod eggs. In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 330-337. University of Bergen, Bergen (Norway).
- LOCHMANN (R.T.), GATLIN (D.M., III), 1993. — Essential fatty acid requirement of juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Fish Physiol. Biochem.*, **12**, 221-235.
- MANI-PONSET (L.), DIAZ (J.P.), SCHLUMBERGER (O.), CONNES (R.), 1994. — Development of yolk complex, liver and anterior intestine in pike-perch larvae, *Stizostedion lucioperca* (Percidae), according to the first diet during rearing. *Aquat. Living Resour.*, **7**, 191-202.
- MELLINGER (J.), 1994. — La flottabilité des œufs de Téléostéens. *L'Année Biol.*, **33**, 117-138.
- MELLINGER (J.), 1995. — Les réserves lipidiques de l'œuf des poissons. *L'Année Biol.*, **34**, 63-90.
- MELLINGER (J.), WRIZEZ (F.), 1989. — Biologie et physiologie comparées du développement de deux Sélaciens ovipares, les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *Scyliorhinus stellaris*. Evolution de la matière sèche, de l'eau et des ions (Cl⁻,

- Na⁺, K⁺) dans le vitellus de *S. canicula* au cours du développement. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **114**, 51-62.
- MENG (L.), 1993. — Sustainable swimming speeds of striped bass larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**, 702-708.
- MITA (M.), KUJIWARA (A.), DE SANTIS (R.), YASUMASU (I.), 1994. — High-energy phosphate compounds in spermatozoa of the sea urchins *Arbacia lixula* and *Paracentrotus lividus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **109A**, 269-275.
- MOURENTE (G.), TOCHER (D.R.), SARGENT (J.R.), 1991. — Specific accumulation of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in brain lipids during development of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* L. *Lipids*, **26**, 871-877.
- MOURENTE (G.), TOCHER (D.R.), 1992a. — Lipid class and fatty acid composition of brain lipids from Atlantic herring (*Clupea harengus*) at different stages of development. *Mar. Biol.*, **112**, 553-558.
- MOURENTE (G.), TOCHER (D.R.), 1992b. — Effects of weaning onto a pelleted diet on docosahexaenoic acid (22/6N-3) levels in brain of developing turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture*, **105**, 363-377.
- MOURENTE (G.), TOCHER (D.R.), 1993. — Incorporation and metabolism of ¹⁴C-labelled polyunsaturated fatty acids in juvenile gilthead sea bream *Sparus aurata* L. in vivo. *Fish Physiol. Biochem.*, **10**, 443-453.
- MOURENTE (G.), RODRIGUEZ (A.), TOCHER (D.R.), SARGENT (J.R.), 1993. — Effects of dietary docosahexaenoic acid (DHA; 22:6n-3) on lipid and fatty acid compositions and growth in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) larvae during first feeding. *Aquaculture*, **112**, 79-98.
- NAVARRO (J.C.), SARGENT (J.R.), 1992. — Behavioural differences in starving herring *Clupea harengus* L. larvae correlate with body levels of essential fatty acids. *J. Fish Biol.*, **41**, 509-513.
- NAVARRO (J.C.), BATTY (R.S.), BELL (M.V.), SARGENT (J.R.), 1993. — Effects of two *Artemia* diets with different contents of polyunsaturated fatty acids on the lipid composition of larvae of Atlantic herring (*Clupea harengus*). *J. Fish Biol.*, **43**, 503-515.
- NEMATIPOUR (G.R.), GATLIN (D.M., III), 1993. — Requirement of hybrid striped bass for dietary (n-3) highly unsaturated fatty acids. *J. Nutr.*, **123**, 744-753.
- NES (W.R.), 1974. — Role of sterols in membranes. *Lipids*, **9**, 596-612.
- NURSALL (J.R.), 1989. — Buoyancy is provided by lipids of larval redlip blennies, *Ophioblennius atlanticus* (Teleostei: Blenniidae). *Copeia*, **1989**, 614-621.
- OLSEN (R.E.), RINGØ (E.), 1992. — Lipids of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). II. Influence of dietary fatty acids on the elongation and desaturation of linoleic and linolenic acid. *Fish Physiol. Biochem.*, **9**, 393-399.
- OSTROWSKI (A.C.), DIVAKARAN (S.), 1991. — Energy substrates for eggs and prefeeding larvae of the dolphin (*Coryphaena hippurus*). *Mar. Biol.*, **109**, 149-155.
- OTA (T.), 1976. — Lipids and masu salmon. IV. Changes of lipid composition and fatty acid composition in flesh lipids of juvenile masu salmon in the stages of seawater life. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **27**, 30-36.
- OTA (T.), TAGAKI (T.), 1977. — Comparative study on the lipid class composition and fatty acid composition of sweet smelt (*Plecoglossus altivelis*) from marine and freshwater habitat. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **28**, 47-56.
- PIONETTI (J.M.), 1984. — Le métabolisme énergétique au cours du développement embryonnaire et prélarvaire de poissons marins: le loup, *Dicentrarchus labrax*. *Recherches Biologiques en Aquaculture*, **1**, 29-39.
- PIONETTI (J.M.), CARRIÈRE (S.), QUESSADA (J.) 1986. — Evolution des réserves énergétiques lors de l'entrée dans la vie trophique de poissons marins. *Océanis*, **12**, 251-260.
- PLANAS (M.), LABARTA (U.), FERNANDEZ-REIRIZ (M.J.), FERREIRO (M.J.), MUNILLA (R.), GARRIDO (J.L.), 1993a. — Chemical changes during development in turbot (*Scophthalmus maximus*) eggs and larvae. In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 269-278. University of Bergen, Bergen (Norway).

- PLANAS (M.), GARRIDO (J.L.), LABARTA (U.), FERREIRO (M.J.), FERNANDEZ-REIRIZ (M.J.), MUNILLA (R.), 1993b. — Changes of fatty acid composition during development in turbot (*Scophthalmus maximus*) eggs and larvae. In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 323-329. University of Bergen, Bergen (Norway).
- RAINUZZO (J.R.), REITAN (K.I.), JØRGENSEN (L.), 1992. — Comparative study on the fatty acid and lipid composition of four marine fish larvae. *Comp. Biochem. Physiol.*, **103B**, 21-26.
- RAINUZZO (J.R.), FARESTVEIT (R.), JØRGENSEN (L.), 1993. — Fatty acid and amino acid composition during embryonic and larval development in plaice (*Pleuronectes platessa*). In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 290-295. University of Bergen, Bergen (Norway).
- REITAN (K.I.), RAINUZZO (J.R.), ØIE (G.), OLSEN (Y.), 1993. — Nutritional effects of algal addition in first-feeding of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae. *Aquaculture*, **118**, 257-275.
- RODRIGUEZ (C.), PEREZ (J.A.), LORENZO (A.), IZQUIERDO (M.S.), CEJAS (J.R.), 1994. — n-3 HUFA requirement of larval gilthead seabream *Sparus aurata* when using high levels of eicosapentaenoic acid. *Comp. Biochem. Physiol.*, **107A**, 693-698.
- ROJAS BELTRAN (R.), CHAMPIGNEULLE (A.), 1992. — Studies on the improvement of the first feeding on a dry diet for *Coregonus lavaretus* L. larvae. *Aquaculture*, **102**, 319-331.
- RØNNESTAD (I.), FYHN (H.J.), GRAVNIGEN (K.), 1992. — The importance of free amino acids to the energy metabolism of eggs and larvae of turbot (*Scophthalmus maximus*). *Mar. Biol.*, **114**, 517-525.
- RØNNESTAD (I.), KOVEN (W.M.), TANDLER (A.), HAREL (M.), FYHN (H.J.), 1994. — Energy metabolism during development of eggs and larvae of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Mar. Biol.*, **120**, 187-196.
- SALHI (M.), IZQUIERDO (M.S.), HERNÁNDEZ-CRUZ (C.M.), GONZÁLEZ (H.), FERNÁNDEZ-PALACIOS (H.), 1994. — Effect of lipid and n-3 HUFA levels in microdiets on growth, survival and fatty acid composition of larval gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, **124**, 275-282.
- SANTOS (E.A.), VINAGRE (A.S.), 1991. — Carbohydrate metabolism during embryonic and larval development of *Odonthestes humensis* (De Buen, 1953) (Pisces—Atherinidae). *J. Fish Biol.*, **39**, 239-244.
- SARGENT (J.R.), BELL (M.V.), HENDERSON (R.J.), TOCHER (D.R.), 1990. — Polyunsaturated fatty acids in marine and terrestrial food webs. In: J. Mellinger (ed.), *Animal Nutrition and Transport Processes. 1. Nutrition in Wild and Domestic Animals*, pp. 11-23. Karger, Basel.
- SATOH (S.), POE (W.E.), WILSON (R.R.), 1989. — Effect of dietary n-3 fatty acids on weight gain and liver polar lipid fatty acid composition of fingerling channel catfish. *J. Nutr.*, **119**, 23-28.
- SRIVASTAVA (R.K.), BROWN (J.A.), 1991. — The biochemical characteristics and hatching performance of cultured and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Can. J. Zool.*, **69**, 2436-2441.
- TAKEUCHI (T.), WATANABE (T.), 1977. — Requirement of carp for essential fatty acids. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **43**, 541-551.
- TAKEUCHI (T.), ARAI (S.), WATANABE (T.), SHIMMA (Y.), 1980. — Requirement of eel, *Anguilla japonica* for essential fatty acids. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **46**, 345-353.
- TAKEUCHI (T.), SATOH (S.), WATANABE (T.), 1983. — Requirement of *Tilapia nilotica* for essential fatty acids. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **49**, 1127-1134.
- TAKEUCHI (T.), WATANABE (K.), YONG (W.Y.), WATANABE (T.), 1991. — Essential fatty acids of grass carp *Ctenopharyngodon idella*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 463-473.

- TAKEUCHI (T.), SHIINA (Y.), WATANABE (T.), 1992a. — Suitable levels of n-3 highly unsaturated fatty acids in diet for fingerlings of red sea bream. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 509-514.
- TAKEUCHI (T.), ARAKAWA (T.), SATOH (S.), WATANABE (T.), 1992b. — Supplemental effect of phospholipids and requirement of eicosapentaenoic acid and docosohexaenoic acid of juvenile striped jack. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 707-713.
- TAKEUCHI (T.), SHIINA (Y.), WATANABE (T.), SEKUYA (S.), IMAIZUMI (K.), 1992c. — Suitable levels of n-3 highly unsaturated fatty acids in diet for fingerlings of yellowtail. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 1341-1346.
- TAMARU (C.S.), MURASHIGE (R.), LEE (C.S.), 1994. — The paradox of using background phytoplankton during the larval culture of striped mullet, *Mugil cephalus* L. *Aquaculture*, **119**, 167-174.
- THONGROD (S.), TAKEUCHI (T.), SATOH (S.), WATANABE (T.), 1989. — Requirement of fingerling white fish *Coregonus lavaretus maranae* for dietary n-3 fatty acids. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 1983-1988.
- TOCHER (D.R.), FRASER (A.J.), SARGENT (J.R.), GAMBLE (J.C.), 1985a. — Lipid class composition during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Lipids*, **20**, 84-89.
- TOCHER (D.R.), FRASER (A.J.), SARGENT (J.R.), GAMBLE (J.C.), 1985b. — Fatty acid composition of phospholipids and neutral lipids during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *Lipids*, **20**, 69-74.
- TOCHER (D.R.), MOURENTE (G.), SARGENT (J.R.), 1992. — Metabolism of [1-¹⁴C]docosohexaenoate (22:6n-3), [1-¹⁴C]eicosapentaenoate (25:5n-3) and [1-¹⁴C]linolenate (18:3n-3) in brain cells from juvenile turbot *Scophthalmus maximus*. *Lipids*, **27**, 494-499.
- TUNCER (H.), HARRELL (R.M.), 1992. — Essential fatty acid nutrition of larval striped bass (*Morone saxatilis*) and palmetto bass (*M. saxatilis* x *M. chrysops*). *Aquaculture*, **101**, 105-121.
- VÁZQUEZ (R.), GONZÁLEZ (S.), RODRÍGUEZ (A.), MOURENTE (G.), 1994. — Biochemical composition and fatty acid content of fertilized eggs, yolk sac stage larvae and first-feeding larvae of the Senegal sole (*Solea senegalensis* Kaup). *Aquaculture*, **119**, 273-286.
- VETTER (R.D.), HODSON (R.E.), ARNOLD (C.), 1983. — Energy metabolism in a rapidly developing marine fish egg, the red drum (*Sciaenops ocellata*). *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **40**, 627-634.
- VOSS (A.), REINHART (M.), SPRECHER (H.), 1992. — Differences in the interconversion between 20- and 22-carbon (n-3) and (n-6) polyunsaturated fatty acids in rat liver. *Biochem. Biophys. Acta*, **1127**, 33-40.
- WATANABE (T.), 1982. — Lipid nutrition in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73B**, 3-15.
- WATANABE (T.), IZQUIERDO (M.S.), TAKEUCHI (T.), SATOH (S.), KITAJIMA (C.), 1989a. — Comparison between eicosapentaenoic and docosohexaenoic acids in terms of essential fatty acid deficiency in larval red seabream. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 1635-1640.
- WATANABE (T.), THONGROD (S.), TAKEUCHI (T.), SATOH (S.), KUBOTA (S.S.), FUJIMAKI (Y.), CHO (C.Y.), 1989b. — Effect of dietary n-6 and n-3 fatty acids on growth, fatty acid composition and histological changes of white fish, *Coregonus lavaretus maranae*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 1977-1982.
- WEBSTER (C.D.), LOVELL (R.T.), 1990. — Response of striped bass larvae fed brine shrimp from different sources containing different fatty acid composition. *Aquaculture*, **90**, 49-61.
- WRISEZ (F.), LECHENAULT (H.), LERAY (C.), HAYE (B.), MELLINGER (J.), 1993. — Fate of yolk lipid in an oviparous elasmobranch fish, *Scyliorhinus canicula* (L.). In: B.T. Walther and H.J. Fyhn (eds.), *Physiological and Biochemical Aspects of Fish Development*, pp. 315-322. University of Bergen, Bergen (Norway).

- YAMAGAMI (K.), 1960a. — Phosphorus metabolism in fish eggs. I. Changes in the contents of some phosphorus compounds during early development of *Oryzias latipes*. *Scient. Papers College Gener. Educ., Univ. Tokyo*, **10**, 99-108.
- YAMAGAMI (K.), 1960b. — Phosphorus metabolism in fish eggs. II. Transfer of some phosphorus compounds from egg yolk into embryonic tissues in *Salmo irideus* during development. *Scient. Papers College Gener. Educ., Univ. Tokyo*, **10**, 325-336.
-

RÉSUMÉ. - Cette troisième et dernière partie d'une mise au point sur le rôle des lipides dans le développement des poissons analyse les besoins en acides gras essentiels des juvéniles et des larves, en relation avec les performances des élevages piscicoles. Les lipides jouent un rôle important, à la fois comme source d'énergie et comme précurseurs des lipides tissulaires. Mais il y a des différences considérables dans les besoins nutritionnels des juvéniles des diverses espèces étudiées, sans qu'on puisse les expliquer clairement. Cette diversité spécifique se retrouve dans les proportions des classes lipidiques du vitellus, et dans la chronologie de leur utilisation comme sources d'énergie. L'auteur propose une explication fondée sur la nécessité du maintien de la flottabilité des œufs et des larves pélagiques de nombreux Téléostéens, définissant ainsi une " stratégie du développement " propre à chaque espèce.

ABSTRACT. - **Lipid utilization during fish development.** - A series of three review articles on the role of lipids in fish development ends up with this paper on lipid utilization. Essential fatty acids (EFA) requirements in juveniles and larvae differ according to species. The majority of farmed fish species only require n-3 highly unsaturated fatty acids (n-3 HUFA), specifically eicosapentaenoate (EPA) and docosahexaenoate (DHA). One species of tilapia only needs linoleate (18:2n-6). Several species need a mixture of linoleate and linolenate (18:3n-3). These differences seem to be only quantitative. They remain unexplained. Some experiments carried on with gilthead sea bream (*Sparus aurata*) larvae suggested that n-3 HUFA, particularly DHA, promote growth by stimulating feeding through some external action (chemosensory effect ?). Large differences in the percentage of various lipid classes are typical of teleost eggs. It is shown that eggs with a predominant phospholipid content use large amounts of phosphatidylcholine as a source of energy, while others use chiefly neutral lipids. Whenever neutral lipids are present under the form of large oil droplets, these are resorbed after hatching. This can be explained by the need for keeping the eggs of many teleosts buoyant. Even if oil does not provide the main uplift to marine planktonic eggs, its small contribution may be vital, until the dense chorion is shed. This constraint is also shown by species that produce planktonic larvae from demersal eggs. It is concluded that every fish species, particularly in teleosts, uses egg lipids in an integrated manner, according to its own 'developmental strategy'. By contrast, the fatty acid profile of lipids in the larval body remains very similar to the profile established during vitellogenesis in egg lipids.