

**Institut Universitaire Européen de la Mer
Université de Bretagne Occidentale,**

Place Nicolas Copernic, Technopole Brest-Iroise, 29280 Plouzané

HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

Titre des Travaux

Les bases zootechniques et biologiques de l'élevage des poissons marins

Soutenue le 23 janvier 2003

Par

Jeannine Person-Le Ruyet

Cadre de recherche II, Ifremer

Composition du Jury :

Nom et Prénom	Grade	Etablissement
Marcel Le Pennec (Président)	Professeur	Université de Brest
Nicole Devauchelle (Rapporteur)	Cadre de Recherche	Ifremer, Centre de Brest
Christian Déniel (Rapporteur)	Professeur	Université de Brest
Jean Paul Lagardère (Rapporteur)	Directeur de Recherche	CNRS, Créma La Rochelle
Pierre Bergot (Examineur)	Directeur de Recherche	Inra, St-Pée sur Nivelles
José-Luis Zambonino Infante (Examineur)	Cadre de Recherche	Ifremer, Centre de Brest

SOMMAIRE

ENCADREMENT	3
LISTE DES PUBLICATIONS	4
SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE	
<i>Cadre général des activités de recherche</i>	10
THEME 1 : BASES ZOOTECHNIQUES DES ELEVAGES DE POISSONS MARINS	
1.1. Production de proies vivantes : copépodes, brachions et artémies	12
1.2. Elevage des larves de l'éclosion à 1 mois, alimentation à partir de proies vivantes	
1.2.1. Ontogenèse et phases critiques de l'élevage des larves	13
1.2.2. Conditions générales d'élevage et d'alimentation des larves	14
1.2.3. Bilan du premier mois d'élevage chez les poissons marins	15
1.3. Sevrage des juvéniles de poissons marins un à deux mois après l'éclosion	16
1.3.1. Conditions générales du sevrage des juvéniles de poissons plats (turbot et sole)	
1.3.2. Aliments destinés au sevrage des poissons plats (turbot et sole)	
1.3.3. Bilan du sevrage des juvéniles de poissons marins	17
1.4. Pré-grossissement et grossissement des poissons plats	18
1.4.1. Résultats obtenus chez le turbot	
1.4.2. Résultats obtenus chez la sole	
1.5. Bilan des acquis zootechniques pour l'élevage des poissons marins	20
Illustrations : Fig. 1- 6 ; Tableau 1 (Annexe)	
THEME 2 : ALIMENTATION COMPOSEE DES JEUNES STADES	
2.1. Optimisation du sevrage chez le bar âgé d'un mois, amélioration du Sevbar®	22
2.2- Contraintes spécifiques du sevrage des larves	23
2.3. « Sevrage avancé » du bar à partir de substituts d'artémies	24
2.4. « Sevrage précoce » du bar à partir de substituts de brachions	26
2.5. Le sevrage du bar à différents âges, bilan et perspectives	27
Illustrations : Fig. 7 - 12 ; Tableaux 2 – 4 (Annexe)	
THEME 3 : CAPACITES ADAPTATIVES DES JUVENILES AU MILIEU	
3.1. Facteurs déterminants : température, salinité et photopériode	29
3.1.1. Température	30
3.1.2. Salinité	30
3.1.3. Photopériode	31
3.2. Facteurs limitants : azote ammoniacal, oxygène et pH-CO ₂	32
3.2.1. Azote ammoniacal total, AAT	32
3.2.2. pH-CO ₂	34
3.2.3. Oxygène	35
3.2.3.1. Hypoxie, niveau stabilisé	34
3.2.3.2. Hypoxie, niveau fluctuant	
3.2.3.3. Hyperoxie, niveau stabilisé	
3.3. Bilan des capacités adaptatives des juvéniles de turbot et de bar	36
Illustrations : Fig. 14 - 26 ; Tableaux 5 – 6 (Annexe)	
CONCLUSIONS GENERALES	40
PROSPECTIVES	43
REFERENCES citées dans le mémoire	46
PRESENTATIONS ET PRESENCE A DES CONGRES	49

Encadrement d'étudiants de DEA (durée 6 mois)

H. Grossel, 1978. Aquaculture du turbot : influence de la photopériode et du mode de distribution de la nourriture sur la croissance et la survie ; comparaison de trois aliments composés sur ces mêmes paramètres. Université de Paris VI.

M. F. Coustans, 1984. Influence de la température à deux niveaux de salinité sur la survie, la croissance et le métabolisme hydrominéral chez le juvénile de turbot (*Psetta maxima* Linné 1758) de 0.5 à 10 grammes. Université de Bretagne Occidentale.

V. Kastani, 1989. Mise au point de microparticules alimentaires pour larves de poissons. Université d'Aix-Marseille II.

C. Burel, 1994. Influence de la température sur la croissance du turbot (*Scophthalmus maximus*) : métabolisme, état physiologique et régulation hormonale. Université de Rennes I.

C. Delbard, 1995. Toxicité chronique de l'ammoniac sur le juvénile de turbot (*Scophthalmus maximus*). Université de Rennes I.

K. Pichavant, 1996. Influence de la photopériode sur la croissance des juvéniles de turbot (*Scophthalmus maximus* L.) : métabolisme, état physiologique et régulation hormonale. Université de Rennes I.

S. Loisel, 1997. Toxicité de l'ammoniac chez le turbot (*Scophthalmus maximus* L.) : stratégies adaptatives. Université de Rennes I.

C. Vacher, 1998. Influence d'une hyperoxie environnementale sur la croissance, l'état physiologique et la qualité de juvéniles de turbot. Université de Rennes I.

A. Lacut, 1999. Effets d'une hypoxie modérée et de chocs hypoxiques sur le métabolisme et la croissance du turbot juvénile (*Psetta maxima*). Université de Brest (IUEM).

K. Mahé, 2001. Effets de la température sur les performances de croissance de juvéniles de bar (*Dicentrarchus labrax*, L.) : détermination de l'optimum thermique. Université de Rouen (MST).

Encadrement d'élèves ingénieurs (durée 6 mois)

C. Mariojous, 1980. Influence de quelques facteurs externes (température et qualité de l'eau, forme des bacs d'élevage, alimentation) sur l'élevage de la larve et du juvénile de sole. Institut National Agronomique Paris-Grignon.

B. Brini, 1984. Contribution à la connaissance des conditions d'élevage et de l'alimentation des juvéniles de turbot (*Scophthalmus maximus* L. 1758). Institut National Agronomique de Tunis.

Encadrement d'étudiants IUT ou maîtrise (durée 2 à 6 mois)

A. Parizy, 1988; L. Le Ven, 1989; O. Paul, 1989; C. Fisher, 1989 ; L. Thébaud, 1990 ; G. Jorand, 1992 ; P. Kerbiquet, 1993 ; J.L. Thomas, 1993 ; R. Galand, 1994 ; S. Loisel, 1996.

Encadrement d'étudiants doctorants

P. Scherrer, 1984. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la consommation d'oxygène du juvénile de turbot, *Scophthalmus maximus* L. (phase nurserie). Université de Bretagne Occidentale.

Articles dans des revues à comité de lecture

- 1- **Person-Le Ruyet J.**, 1975. Techniques d'élevage en masse d'un rotifère (*Brachionus plicatilis* M.) et d'un crustacé branchiopode (*Artemia salina* L.). In : 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, 1975, G. Persoone et E. Jaspers Ed., 1, 331-343.
- 2- **Person-Le Ruyet J.**, Razouls C., Razouls S., 1975. Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de copépodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche. *Vie Milieu*, XXV, 2 B, 283-312.
- 3- **Person-Le Ruyet J.**, 1975. Elevage de copépodes calanoides. Biologie et dynamisme des populations, premiers résultats. *Ann. Inst. Oceanogr.* Paris, 51(2), 203-221.
- 4- **Person-Le Ruyet J.**, 1976. Elevage larvaire d'*Artemia salina* (Branchiopode) sur nourriture inerte : *Spirulina maxima* (Cyanophycée). *Aquaculture*, 8, 157-167.
- 5- Girin M., **Person-Le Ruyet J.**, 1977. L'élevage larvaire des poissons marins : chaînes alimentaires et aliments composés. *Bull. Fr. Piscic.*, 264, 88-101.
- 6- **Person-Le Ruyet J.**, Verillaud P., 1980. Techniques d'élevage intensif de la daurade dorée (*Sparus aurata* L.) de la naissance à l'âge de deux mois. *Aquaculture*, 20, 351-370.
- 7- **Person-Le Ruyet J.**, L'Elchat D., Nédélec G., 1981. Research on rearing turbot (*Scophthalmus maximus*). Results and perspectives. *J. World Maricul. Soc.*, 12, 2, 143-152.
- 8- **Person-Le Ruyet J.**, Noël T., 1982. Effects of moist pelleted foods on the growth of hatchery turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles. *J. World Maricul. Soc.*, 13, 237-245.
- 9- Métailler R., Cadena-Roa M., **Person-Le Ruyet J.**, 1983. Attractive chemical substances for the weaning of Dover sole (*Solea vulgaris*) : qualitative and quantitative approach. *J. World Maricul. Soc.*, 14, 679-684.
- 10- **Person-Le Ruyet J.**, Menu B., Cadena-Roa M., Métailler R., 1983. Use of expended pellets supplemented with attractive chemical substances for the weaning of turbot (*Scophthalmus maximus*). *J. World Maricul. Soc.*, 14, 676-678.
- 11- Richard P., Bergeron J.P., Boulhic M., Galois R., **Person-Le Ruyet J.**, 1991. Effect of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory reared larvae and juveniles of *Solea solea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72, 69-77.
- 12- Boulhic M., Galois R., Koutsikopoulos C., Lagardère F., **Person-Le Ruyet J.**, 1992. Etat nutritionnel ; croissance et survie des stades pélagiques de la sole, *Solea solea* (L.) du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 68, 12, 117-139.
- 13- **Person-Le Ruyet J.**, Fischer C., Thébaud L., 1993. Sea bass (*Dicentrarchus labrax*) weaning and ongrowing onto Sevbar. In: Fish Nutrition in Practice., Ed. Inra, Paris, Les Colloques, 61: 623-628.
- 14- **Person-Le Ruyet J.**, Alexandre J.C., Thébaud L., Mugnier C., 1993. Marine fish larvae feeding : formulated diets or live preys ? *J. World Maricul. Soc.*, 24, 11-224.
- 15- **Person-Le Ruyet J.**, Chartois H., Quéméner L., 1995. Comparative acute ammonia toxicity in marine fish and plasma ammonia response. *Aquaculture*, 136, 181-194.
- 16- Burel C., **Person-Le Ruyet J.**, Gaumet F., Le Roux A., Sévère A., Boeuf G., 1996. Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *J. Fish Biol.*, 49, 678-692.

- 17- Bergeron J.P., **Person-Le Ruyet J.**, Koutsikopoulos C., 1997. Use of carbon rather than dry weight to assess the DNA content and nutritional condition index of sole larvae. *ICES J. mar. Sci.*, 53, 148-151.
- 18- Bergeron J.P., **J. Person-Le Ruyet**, 1997. Teneur en ADN de la larve de *Dicentrarchus labrax* : évolution ontogénétique et effet de la privation de nourriture. *Aquat. Living Resour.*, 10, 247-250.
- 19- **Person-Le Ruyet J.**, R. Galland, A. Le Roux, H. Chartois, 1997. Chronic ammonia toxicity in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 154, 155-171.
- 20- **Person-Le Ruyet J.**, C. Delbard, H. Chartois, H. Le Delliou, 1997. Toxicity of ammonia to turbot juveniles: I-effects on survival, growth and food utilisation. *Aquat. Living Resour.*, 10, 307-314.
- 21- **Person-Le Ruyet J.**, G. Boeuf, J. Zambonino Infante, S. Helgason, A. Le Roux, 1998. Short-term physiological changes in turbot and seabream juveniles exposed to exogenous ammonia. *Comp. Biochem. Physiol.*, 119, 2, 511-518.
- 22- **Person-Le Ruyet J.**, G. Bœuf, 1998. L'azote ammoniacal, un toxique potentiel en élevage de poissons : le cas du turbot. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 350-351, 393-412.
- 23- Pichavant K, **J. Person-Le Ruyet**, A. Le Roux, A. Severe, G. Boeuf (1998). Capacités adaptatives du turbot (*Psetta maxima*) juvénile à la photopériode. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 350-351, 265-277.
- 24- Bœuf G., D. Boujard, **J. Person-Le Ruyet**, 1999. Control of the somatic growth in turbot. *J. Fish Biol.*, 55 A, 128-147.
- 25- Bœuf G., P. Martin, A. Severe, **J. Person-Le Ruyet**, K. Pichavant, C. Burel, A. Le Roux, C. Cauty, J. Marchelidon, P. Y. Le Bail, J. Smal, 1999. Somatotropin, thyroid hormones and growth in turbot (*Psetta maxima*) : effects of temperature, hypoxia and ammonia. In Recent developments in Comparative Endocrinology and Neurobiology, E. W. Roubos, S.E. Wendelaar Bonga, H. Vaudry and A. de Loof eds, Shaker Publisher, Maastricht, The Netherlands, 163-135.
- 26- Pichavant K, **J. Person-Le Ruyet**, N. Le Bayon, A. Sévère, A. Le Roux, L. Quémener, V. Maxime, G. Nonnotte, G. Bœuf, 2000. Effects of hypoxia on growth and metabolism of juvenile turbot. *Aquaculture*, 188, 103-114.
- 27- **J. Person-Le Ruyet**, 2000. Capacités adaptatives des juvéniles de turbot à la température, la salinité et la photopériode. In Le Milieu Aquatique : interactions des facteurs environnementaux et impact sur les organismes vivants. G ; Nonnotte, P. Sébert et N. Devauchelle, coordonnateurs, Anaximandre, Lesneven, France, 90-107.
- 28- Pichavant K., **J. Person-Le Ruyet**, N. Le Bayon, A. Sévère, A. Le Roux, G. Bœuf, 2001. Comparative effects of long-term hypoxia on growth, feeding and oxygen consumption in juvenile turbot and European seabass. *J. Fish Biol.* 59 (4), 875-883.
- 29- **J. Person-Le Ruyet**, K. Pichavant, C. Vacher, N. Le Bayon, A. Sévère, G. Bœuf, 2002. Effects of oxygen supersaturation on growth and metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture* 205 (3-4), 373-383.

Articles acceptés ou soumis

- **J. Person-Le Ruyet**, A. Lamers, A. Le Roux, A. Severe, G. Bœuf, N. Mayer Gostan. Long-term exposure of turbot juveniles to ammonia: effects on plasma parameters. *J. Fish Biol.*
- Lemarié G., A. Dosdat, D. Coves, G. Dutto, E. Gasset, **J. Person-Le Ruyet**. Effect of chronic ammonia exposure on growth of European seabass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Aquaculture*.

- **J. Person-Le Ruyet**, A. Lacut, N. Le Bayon, A. Le Roux, K. Pichavant, L. Quémener, 2002. Effects of repeated hypoxic shocks on growth and metabolism of turbot juveniles. *Aquat. Living Resour.* (in press).
- Dosdat A., **J. Person-Le Ruyet**, D. Coves, G. Dutto, E. Gasset, A. Le Roux, G. Lemarié. Effect of chronic ammonia exposure on growth, food utilization and metabolism of European seabass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.*

Articles dans des revues sans comité de lecture

- 30- Fuchs J., **Person-Le Ruyet J.**, 1976. Etude comparative des possibilités d'élevage larvaire de quelques poissons marins avec une nouvelle souche d'oeuf d'*Artemia salina*. CIEM, C.M. 1976/E:24, 9 pp.
- 31- **Person-Le Ruyet J.**, Salaun A., 1977. Etude comparative des possibilités d'élevage larvaire de quelques poissons marins avec une nouvelle souche d'oeuf d'*Artemia salina* de Chypre. CIEM, C.M., 1977/E:32, 8 pp.
- 32- **Person-Le Ruyet J.**, J.C. Alexandre, A. Le Roux, G. Nédélec, 1978. La génération 1977 de turbot au Centre Océanologique de Bretagne, CNEXO, France. CIEM, C.M. 1978/G:55, 29 pp.
- 33- **Person-Le Ruyet J.**, J. Barret, D. L'Elchat, G. Nédélec, 1980. Données sur la croissance du turbot d'élevage, (*Scophthalmus maximus*), entre 3 mois et 3 ans. CIEM, C.M., 1980/F:29, 20 pp.
- 34- **Person-Le Ruyet J.**, J.C. Alexandre, A. Le Roux, 1981. Méthode de production de juvéniles de sole (*Solea solea*) sur un aliment composé sec et en eau de mer chauffée et recyclée. In: Proceedings World Symposium on Aquaculture in heated effluents and recirculation systems, Berlin, Rosenthal H. and Tiews K., (Eds) 2, 159-175.
- 35- **Person-Le Ruyet J.**, B. Menu, T. Noël, M. Cadena-Roa, R. Métailler, 1982. L'utilisation d'un granulé réhydratable pour l'élevage du turbot entre 100 mg et 500 g. CIEM, C.M. 1982/F:11, 12 pp.
- 36- Scherrer P., **J. Person-Le Ruyet**, 1983. Effets de la température sur la croissance du turbot (*Scophthalmus maximus*) entre 3 et 20 g. CIEM, C.M. 1983/F:22, 5 pp.
- 37- **Person-Le Ruyet J.**, 1984. Production de juvéniles de sole et de turbot à l'IFREMER. In Actes du Groupe de Travail franco-norvégien sur l'Aquaculture, Brest, 5-8 décembre 1984, 157-178.
- 38- **Person-Le Ruyet J.**, E. Bedier, 1984. La production de juvéniles de poissons marins en écloserie : présentation sommaire des travaux menés par les équipes du CNEXO-COB et DEVA-SUD. *La Pêche Maritime*, 215-222.
- 39- **Person-Le Ruyet J.**, 1986. Le sevrage du bar (*Dicentrarchus labrax*) avant un mois : résultats préliminaires. CIEM, C.M. 1986/F:30, 13 pp.
- 40- **Person-Le Ruyet J.**, D. Ansquer, 1986. Résistance du jeune turbot (*Scophthalmus maximus*) à l'hypoxie. CIEM, C.M. 1986/F:30, 10 pp.
- 41- Messenger J.L., D. Ansquer, R. Métailler, **Person-Le Ruyet J.**, 1986. Induction expérimentale de l'hypertyrosinémie granulomateuse" chez le turbot d'élevage (*Scophthalmus maximus*) par une alimentation carencée en acide ascorbique. *Ichthyophysiol. Acta*, **10**, 201-204.
- 42- **Person-Le Ruyet J.**, 1987. L'élevage des poissons marins en écloserie : données de base et tendances actuelles. *Oceanis*, **13**, 5-23.

- 43- **Person-Le Ruyet J.**, J.C. Alexandre, L. Le Ven, 1989. Early weaning of sea bass larvae using a commercial microparticle. *E A S (European Aquaculture Society), Spécial Publication*, **10**, 205-206.
- 44- **Person-Le Ruyet J.**, 1989. The hatchery rearing of turbot larvae (*Scophthalmus maximus*). In Cuadernos da Area de Ciencias Marinas, Publicacions do Seminario de Estudos Galegos, **3**, 57-91.
- 45- **Person-Le Ruyet J.**, 1990. Early weaning of marine fish larvae onto microdiets : constraints and perspectives., Actes de colloque IFREMER, **9**, 625-642.
- 46- **Person-Le Ruyet J.**, J.F. Samain, J.Y. Daniel, 1990. Evolution de l'activité de la trypsine et de l'amylase au cours du développement chez la larve de bar (*Dicentrarchus labrax*), effet de l'âge au sevrage. *Oceanis*, **15**, 465-480.
- 47- **Person-Le Ruyet J.**, G. Bœuf, 1991. Thyroid hormones changes during ontogenesis in hatchery reared sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and sole (*Solea vulgaris*) larvae. 13th Conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, Research for Aquaculture : Fundamental and Applied Aspects", C3:8, Antibes, October 6-10th 1991, p. 143.
- 48- **Person-Le Ruyet J.**, C. Fischer, C. Mugnier, 1991. Potentiel de croissance du bar (*Dicentrarchus labrax*) pendant la phase éclosion : relations Taille/Poids. CIEM, C.M 1991/F:38, 16 pp.
- 49- **Person-Le Ruyet J.**, 1993. La production du turbot en Europe. *Pis. fr.*, 112, 5-22.
- 50- **Person-Le Ruyet J.**, H. Chartois, E. Desbruyères, 1993. Comparative acute toxicity of ammonia to fish juveniles. *E A S (European Aquaculture Society), Special Publication*, 19, 434.
- 51- **Person-Le Ruyet J.**, H. Chartois, E. Desbruyères, J. L Thomas, 1994. Ammonia acute toxicity in turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles. Turbot culture : problems and prospects. Lavens P. and R.A.M. Remmerswaal (Eds) Gent, Belgium. *E A S (European Aquaculture Society), Special Publication*, 22, 283-291.
- 52- Dosdat A., **Person-Le Ruyet J.**, Blancheton J.P., Chartois H., 1994. Ammonia in intensive marine fish culture : importance and control. In : Measures for success. Kestemon P., Muir J., Sevilla F. and Williot P. (Eds). CEMAGREF, édition 1994: 103-108.
- 53- **Person-Le Ruyet J.**, R. Galland, H. Chartois, 1995. Chronic toxicity of ammonia in turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles. Conference Aquaculture Europe'95, Trondheim, Norway, August 9-12, 1995. *EAS (European Aquaculture Society), Special Publication*, 23, Gent, Belgium, p. 24.
- 54- **Person-Le Ruyet J.**, S. Helgason, C. Mugnier, 1995. Kinetics of ammonia transfer in cannulated turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles during and after exposure to ammonia. Conference Aquaculture Europe'95, Trondheim, Norway, August 9-12, 1995. *EAS (European Aquaculture Society), Special Publication*, 23, Gent, Belgium, p. 42.
- 55- **Person-Le Ruyet J.**, A. Le Roux, A. Sévère, 1997. Plasma TAN content as an indicator of ammonia intoxication in marine fish. XVIII ESCPB Congress (abstract, 1 p).
- 56- Pichavant K, **J. Person-Le Ruyet**, N. Le Bayon, A. Sévère, A. Le Roux, L. Quéméner, V. Maxime, G. Nonnotte, G. Boeuf (1998). Effects of hypoxia on growth, feed utilization, N-excretion and oxygen uptake in juvenile turbot. XIX ESCPB Congress, Cellular and molecular responses to environmental changes, (abstract).
- 57- **Person-Le Ruyet J.**, S. Loisel, N. Le Bayon, A. Le Roux, A. Sévère, D. Cheynel, G. Bœuf, Nonnotte, G., 1998. Ammonia toxicity : adaptative mechanisms in turbot (*Psetta maxima*) adults. XIX ESCPB Congress, Cellular and molecular responses to environmental changes, (abstract).

- 58- **Person-Le Ruyet J.**, G. Lemarié, G. Bœuf, 2000. Control of the somatic growth in the European seabass by environmental factors. *EAS (European Aquaculture Society), Special Publication*, 28, Gent, Belgium, p. 557.
- 59- Lemarié G., G. Dutto, A. Le Roux, G. Lemoalle, V. Maxime, **J. Person-Le Ruyet**, 2000. Long-term effects of pH and carbon dioxide on growth and feed efficiency in European seabass. *EAS (European Aquaculture Society), Special Publication*, 28, Gent, Belgium, p. 384.
- 60- Suquet M. et **J. Person-Le Ruyet**, 2001. Les rougets barbets (red mullets) : biologie, pêche, marché et potentiel aquacole. Editions Ifremer. Ifremer, 46 pp.
- 61- **Person-Le Ruyet J.**, 2002 Turbot (*Scophthalmus maximus*) grow-out in Europe: practices, results and prospects. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2, 29-39.
- 62- **Person-Le Ruyet J.**, 2002. Water quality requirement for sea water fish. In Aquaculture, environment and marine phytoplankton. Brest, 21-23 May 2001. Arzul G. (coord.). Ed. Ifremer, Actes Colloq., 34, 71-75.

Articles de synthèse dans des ouvrages

- 63- **Person-Le Ruyet J.**, coordonnateur, J. Lahaye, C. Déniel, R. Métailler, N. Devauchelle, B. Menu, T. Noël, F Baudin-Laurencin, 1986. Elevage des poissons plats. In Aquaculture, Barnabé G. (Ed.), Lavoisier Paris, 2, 667-712.
- 64- **Person-Le Ruyet J.**, F. Baudin-Laurencin, N. Devauchelle, R. Métailler, J. L. Nicolas, J. R. Robin, J. Guillaume, 1991. Culture of turbot, *Scophthalmus maximus*. In Handbook of Mariculture, Finfish Aquaculture, McVey (Ed.), CRC Press Publication, Boston, 2, 21-41.
- 65- Guillaume J., M.F. Coustans, R. Métailler, **J. Person-Le Ruyet**, J. Robin, 1991. Flatfish, Turbot, Sole and Plaice. In Handbook of Nutrient Requirement of Finfish, Wilson (Ed.), CRC Press Publication, Boston, 77-82.
- 66- **Person-Le Ruyet J.** and P. Bergot, 1999. Aliments inertes pour larves de poissons. In Alimentation des poissons et des crustacés. J.C. Guillaume, P. Bergot, S. Kaushik et R. Métailler (Eds). Editions INRA, Chapitre 14, 285-296.

Rapports internes DRV (Direction des Ressources Vivantes)

- 67- **Person-Le Ruyet J.**, 1986. Les besoins en oxygène des poissons marins et leur comportement en conditions hypoxiques. Revue Bibliographique, *Rapport Interne DRV 86.04*, 22 pp.
- 68- **Person-Le Ruyet J.**, C. Fischer, 1990. Essais d'amélioration du Sevbar. I- Comparaison de différentes formules lors du sevrage du bar de 1 mois. *Rapport interne CONFIDENTIEL RIDRV-90-48 RA BREST*, 34 pp.
- 69- **Person-Le Ruyet J.**, C. Fischer, 1990. Essais d'amélioration du Sevbar. II- Comparaison de différentes formules lors du prégrossissement du bar de 2 mois. *Rapport interne CONFIDENTIEL RIDRV-90-49 RA BREST*, 21 pp.
- 70- **Person-Le Ruyet J.**, 1990. Essais d'amélioration des aliments Sevbar. III- Effets d'une supplémentation lipidique. *Rapport interne CONFIDENTIEL RIDRV-90-55 RA BREST*, 14 pp.

71- **Person-Le Ruyet J.**, Thébaud L., 1990. Essais d'amélioration des aliments Sevbar. IV- Comparaison de 3 aliments de conception différente. *Rapport interne CONFIDENTIEL RIDRV-90-56 RA BREST*, 17 pp.

CADRE GENERAL DES ACTIVITES DE RECHERCHE

Nos travaux de recherche à caractère finalisé se sont entièrement déroulés à Brest, dans le cadre des activités du Cnexo (Centre Océanologique de Bretagne) puis de l'Ifremer (Centre de Brest) que nous avons rejoint dès l'obtention de la thèse 3^{ème} cycle (décembre 1972, Université Paris VI). Ils ont été entièrement consacrés à l'élevage des poissons marins, turbot (*Psetta maxima*, anciennement *Scophthalmus maximus*), sole (*Solea solea*), bar européen (*Dicentrarchus labrax*) et daurade dorée (*Sparus aurata*). Le choix de l'espèce ou de la phase d'élevage (écloserie, nourricerie et engraissement) était déterminé par la nature du problème de recherche posé et/ou par les priorités relatives de l'institut. Nos travaux démarrent au tout début de la pisciculture marine en France et en Europe et s'inscrivent dans la continuité des recherches initiées à l'institut par Michel Girin (Girin, 1978). Les périodes d'élevage les plus délicates des 3 premiers mois d'élevage étaient identifiées chez le bar, et les 2 premières éclosions de " démonstration " méditerranéennes produisaient en " eaux vertes " (France) ou à partir d'une méthode plus intensive (Italie) près d'un 1/2 million de juvéniles en 1976, sans difficultés majeures. Chez la sole, les bases de l'élevage pendant la phase écloserie étaient posées et en raison des difficultés rencontrées au sevrage (passage à un aliment composé) la production de juvéniles de 3 mois venait de franchir le cap des 3000 unités en 1975 en France ; en Grande Bretagne, le sevrage étant considéré comme insurmontable, la sole était retirée des programmes aquacoles (Girin, 1978). Chez le turbot, de fortes interrogations subsistaient sur la phase écloserie, la France comme la Grande Bretagne décidant de maintenir leur effort de recherche malgré l'absence d'avancée réelle depuis les années 1972, en raison du potentiel de croissance élevé de l'espèce et de son aptitude à l'intensification révélés par les essais de grossissement de juvéniles sauvages (Purdom et al., 1972; Déniel 1973). Les premiers travaux français sur la daurade dorée portaient sur les besoins nutritionnels de juvéniles sauvages, faute de disposer avant les années 1974-75 de juvéniles nés d'écloserie (Sabaut & Luquet, 1973). En comparaison, le Japon produisait régulièrement, chaque année, plusieurs centaines de milliers de juvéniles de daurade royale (*Pagrus major*), et engraisait des juvéniles de sériole (*Seriola quinqueradiata*) de pêche en cages flottantes et en Europe, la salmoniculture marine venait d'émerger en Norvège (production de 400 t en 1974).

Nous avons d'abord travaillé (1973-1985) sur **l'ensemble de la filière d'élevage des poissons marins**, c'est à dire de la larve née à partir de poissons captifs à l'obtention des premières " tailles marchandes " selon différents systèmes de production. L'objectif principal était la mise au point de méthodes de production de juvéniles fiables pour le turbot, la sole, le bar et la daurade avec une attention particulière pour la détermination des potentialités de croissance du turbot et de la sole (l'activité de recherche sur le grossissement du bar et de la daurade étant regroupée en Méditerranée). Ces recherches à caractère zootechnique ont été menées à la fois à l'échelle du laboratoire (Centre de Brest) et dans 3 stations expérimentales implantées sur le littoral Manche Atlantique (Tréguier, Ile Tudy, et Ile de Noirmoutier). Elles ont bénéficié de collaborations avec le Laboratoire de Biologie Animale et le Laboratoire de Physiologie des Poissons de l'Université de Bretagne Occidentale ainsi qu'avec le Laboratoire de Pathologie des Animaux Aquatiques du Cneva (actuel AFSSA). Notre investissement personnel s'est surtout porté sur les poissons plats, turbot et sole et nous avons assuré la coordination de ce programme de recherche de 1979 à 1985 en nous appuyant au quotidien sur les travaux de chercheurs spécialisés en nutrition, J. Robin et F. J. Gatesoupe (larves), R. Métailler et J. C. Guillaume (juvéniles et adultes), des chercheurs des stations expérimentales de " terrain ", J. Barret, J. Hussenot, T. Noël et B. Menu ainsi que d'étudiants en thèse (1-3 selon les années). Ce travail n'aurait pas pu se faire sans les recherches portant sur la maîtrise de la reproduction en captivité, en particulier ceux menés à l'institut (N. Devauchelle).

Dans un second temps (1986-1990), l'institut nous a confié un travail sur **la mise au point d'un aliment composé adapté aux jeunes stades de poissons marins** à la demande des éclosions dont, à l'époque, une des préoccupations majeures était de s'affranchir au maximum de l'utilisation des proies vivantes (zooplancton de collecte, rotifères et artémies d'élevage) pour nourrir les larves. Ce travail de recherche " en solitaire ", en raison de la faiblesse des moyens mis à notre disposition au sein du laboratoire de Nutrition de l'institut (direction, J. Guillaume) a utilisé le bar comme modèle et

nous avons assuré un soutien aux activités de développement de France-Aquaculture-Sanofi, filiale de l'institut chargé de la valorisation des aliments spéciaux destinés à l'élevage des poissons. Nous avons souhaité revenir à une activité de recherche plus « académique », une fois démontrée la faisabilité technique et les limites à l'utilisation précoce d'aliments composés chez les stades larvaires de poissons marins.

A partir de 1991, notre activité de recherche a été centrée sur **les capacités adaptatives des juvéniles de poissons marins aux facteurs environnementaux** au sein d'un programme de physiologie environnementale mené par le Laboratoire de Physiologie des Poissons (Direction successive de A. Dosdat, G. Bœuf et J. L. Gaignon). Les élevages de poissons marins en France étant en pleine expansion, grâce à la disponibilité de juvéniles de qualité et d'aliments performants, il était important de définir avec précision les conditions environnementales les plus favorables à leur croissance. Ces travaux que nous avons réalisés ou coordonnés à l'échelle de l'institut ont été menés sur le turbot et le bar, deux espèces prises comme modèle, et ne concernent que la phase de croissance somatique. Selon la nature de l'expérience, ils sont réalisés à Brest (en collaboration avec G. Bœuf jusqu'en 1999) ou à Palavas-Les-Flots (en collaboration avec G. Lemarié). Ils se sont inscrits de 1995 à 1998, dans un cadre de recherche national inter-organismes (Universités de Brest et de Nice, CNRS, Inra, MNHN), " Régulation de la Croissance chez les Poissons d'intérêt aquacole ". Ils sont amenés à se poursuivre au sein du Laboratoire Adaptation Reproduction Nutrition des poissons (regroupement du Laboratoire de Physiologie des Poissons et du Laboratoire Nutrition de l'Unité mixte de Nutrition des Poissons Inra-Ifremer (Direction J. L. Zambonino).

Dans cette synthèse de nos travaux, nous présenterons les principaux résultats acquis durant ces trois périodes de recherche consacrées à (1) l'établissement des bases zootechniques des élevages de poissons marins en général, thème 1, à (2) l'élaboration d'aliments composés adaptés aux jeunes stades et à l'optimisation de ceux destinés aux juvéniles, thème 2 et enfin (3) à l'étude de l'impact des facteurs environnementaux sur la capacité de croissance des juvéniles de poissons marins, thème 3. Les articles mentionnés dans le texte par un numéro correspondent à la liste de nos travaux et les thèses citées, faites à l'institut ou dans le cadre de collaborations, sont affectées d'une lettre. Quelques références relatives aux premiers travaux en pisciculture marine sont données en fin de mémoire ainsi que, pour chaque étape de ce travail quelques articles considérés majeurs. La progression dans les résultats obtenus depuis la fin de nos travaux relatifs aux thèmes 1 et 2 sera, par choix, juste évoquée.

THEME 1 : BASES ZOOTECHNIQUES DES ELEVAGES DE POISSONS MARINS

Nous avons initialement travaillé à la mise au point de méthodes d'élevage fiables pour les larves de poissons marins, turbot et sole en priorité, afin de disposer de juvéniles à " engraisser ", en nombre et en qualité ; l'objectif ultime étant l'obtention des premières tailles commerciales dans les meilleurs délais. Les principales étapes de l'élevage du turbot sont représentées dans la Fig. 1, le cycle d'élevage de la sole se différenciant essentiellement par la durée de chaque étape. Notre démarche pour chaque étape de l'élevage a consisté à (1) définir les caractéristiques biologiques spécifiques du stade concerné, (2) rechercher une structure d'accueil adaptée permettant l'expression de comportements " de référence " (souvent mal connus) et qui soit compatible avec une bonne gestion des élevages (limiter la pollution biologique et chimique), (3) mettre au point un schéma alimentaire adapté en terme de séquence alimentaire, mode d'alimentation et apport quotidien en biomasse, (4) optimiser l'environnement d'élevage pour assurer le meilleur confort métabolique aux poissons et (5) assurer la meilleure couverture des besoins nutritionnels connus.

1.1. Production de proies vivantes : copépodes, brachions et artémies

Chez les poissons à petits oeufs, lorsque la reproduction en captivité a atteint un niveau de maîtrise suffisant, c'est l'approvisionnement quotidien en nourriture vivante qui devient en règle générale le premier facteur limitant l'élevage des larves, ceci même à l'échelle du laboratoire. Notre première activité de recherche a été ainsi la mise en place de méthodes de production en masse de proies animales, aussi diversifiées que possible, destinées à l'alimentation des larves pendant les premières semaines d'élevage. L'objectif était de disposer de systèmes de production fiables et d'une gamme de taille aussi large que possible, entre 50 μm et 1 mm de longueur totale (5).

Nous avons montré que l'élevage de copépodes Calanoides (*Acartia*, *Centropages* et *Temora*) qui forment la base des copépodes pélagiques était techniquement réalisable en bassins renouvelés en eau une fois par semaine et nourris à partir d'algues unicellulaires de culture (*Platymonas* avec un apport complémentaire en *Monochrysis*, *Isochrysis* et *Phaeodactylum*). Pour les espèces les plus productives, *Acartia* et *Centropages*, le taux de multiplication était, à 20°C, de 50 à 60 adultes par femelle et par cycle d'élevage d'une durée de 20 à 21 jours. En élevage mono-spécifique, la densité d'élevage pouvait être stabilisée autour de 350 individus l^{-1} par un prélèvement hebdomadaire de 25 % du volume qui permettait de maintenir la concentration en adulte autour de 50 individus l^{-1} . Les copépodes Harpacticoides (*Tisbe*), benthiques et détritivores, étaient moins exigeants vis à vis de leur densité d'élevage. Les concentrations pouvaient atteindre une dizaine d'individus ml^{-1} mais le rythme de doublement des populations descendait difficilement en dessous de la semaine. La production en blooms de copépodes (*Acartia* et *Tisbe*) en bassins de plusieurs dizaines de m^3 selon le modèle japonais revêtait un certain intérêt comme aliment complémentaire des larves, la trop faible productivité ($< 5 \text{ g m}^{-3} \text{ jour}^{-1}$) ne permettant pas de les retenir comme nourriture fourrage pour l'élevage à haute densité des larves de poissons marins (3).

Nous avons consacré deux années à l'optimisation des méthodes de production en masse du rotifère *Brachionus plicatilis*, le brachion (1, 5). Sa taille (LT, 80-300 μm) convient bien pour la première alimentation des larves de petite taille, et sa reproduction parthénogénétique dans une large gamme de conditions environnementales explique en grande partie sa forte productivité permettant de récolter chaque jour le quart du volume de culture tout en stabilisant la concentration autour de 200-250 individus ml^{-1} . Un élevage de brachions nourris à partir d'algues vivantes pouvait être mené sur une année sans baisse de productivité (de l'ordre de $25 \text{ g m}^{-3} \text{ jour}^{-1}$), la présence de *Tisbe* contribuait efficacement à l'entretien des bassins. Nous avons comparé les performances obtenues avec des algues de culture (*Platymonas*, *Chlorella*, *Isochrysis* et *Monochrysis* par ordre d'efficacité alimentaire décroissante) et montré dans quelle mesure il était envisageable d'évoluer vers une nourriture inerte. L'utilisation de *Platymonas* après congélation ou lyophilisation n'entraînait pas de baisse de productivité par rapport aux algues fraîches mais nécessitait de rehausser l'apport en terme de biomasse et de fractionner les repas. L'utilisation d'un aliment moins coûteux, poudre commerciale de *Spirulina* (Cyanophycée) et levure de pétrole par exemple, était de même envisageable sous

réserve d'accepter une baisse de productivité (30 % environ) mais imposait par contre un traitement particulier des brachions avant emploi pour rehausser leur valeur nutritionnelle (enrichissement de quelques jours par des algues unicellulaires de culture par exemple). Des fluctuations des niveaux de production étaient courantes sur aliments inertes et, sauf dispositions particulières, chaque bassin de production devait être utilisé sur une période relativement courte, un à deux mois.

Le nauplius fraîchement éclos d'artémies, *Artemia salina*, est un maillon essentiel de l'alimentation des larves de poissons qui succède aux brachions malgré une taille relativement plus élevée, LT 450-500 μm à l'éclosion selon le lieu de récolte des cystes. Un élevage de quelques jours permet, dans certaines conditions, d'obtenir des proies plus grosses et de disposer d'une gamme de taille de proies mieux adaptée à la croissance des larves de poissons marins. Nous avons travaillé, sur une période de trois années, à la mise au point des méthodes d'engraissement des artémies à partir de poudre de spiruline, le potentiel élevé de croissance des artémies permettant presque un doublement de taille tous les 2 jours (4). Les élevages étaient pratiqués en bassins de 0,5 à 1 m^3 et en milieu peu renouvelé et ils reposaient d'une part sur un bon ajustement de la ration alimentaire journalière à la consommation des artémies et, d'autre part sur une dilution progressive du milieu d'élevage par un apport quotidien d'eau et une récolte d'artémies tous les 2 jours (production hebdomadaire d'environ 150 g de matière sèche par m^3 d'élevage). Les artémies pré-grossies constituaient un aliment plus équilibré sur le plan nutritionnel (60 % de protéine et 13 % de lipides par rapport à la matière sèche, MS) que les nauplius juste éclos très riches en lipides (57 % de protéine et 20 % de lipides). Les difficultés croissantes pour s'approvisionner en oeufs d'artémies de qualité dès les années 75, ainsi que la baisse de qualité (taux d'éclosion) et la montée des prix nous avaient amenés à éprouver la qualité (rendement à l'éclosion et valeur nutritionnelle) de cystes de différentes origines (30, 31). Un investissement en recherche sur les méthodes de collecte et de traitement des cystes proposés par les Salins du Midi et les Salines de l'Est par exemple s'imposait avant une éventuelle mise sur le marché.

1.2. Elevage des larves de l'éclosion à 1 mois, alimentation à partir de proies vivantes

Une de nos priorités a été la mise au point de méthodes d'élevage permettant d'obtenir en un mois des larves pesant une 10^{aine} de mg (30-50 mg, poids frais) à partir de larves fraîchement écloses de 3-4 mm de longueur totale et d'un poids moyen de 0,2-0,6 mg selon l'espèce (6, 7, 34, 38, 42). Des larves de turbot, sole, daurade et bar issues de la reproduction en captivité étaient disponibles à peu près toute l'année (Girin, 1978 ; Devauchelle, 1980) et l'approvisionnement en proies vivantes ne posait plus de problèmes majeurs.

1.2.1. Ontogenèse et phases critiques de l'élevage des larves

Quelle que soit l'espèce étudiée (turbot, sole, bar ou daurade), le premier mois d'élevage qui correspond à la mise en place de l'organisation de l'adulte, est de loin la phase la plus délicate. Les principales étapes de la morphogenèse du turbot et de la sole (Fig. 2) ont été restituées dans nos conditions d'élevage (38, 49), la mise en place de leur organisation interne étant faite dans le cadre de 2 thèses (F, G).

Chez les 4 espèces étudiées, la principale période critique (prise dans le sens de période délicate) allait de l'ouverture de la bouche aux premiers jours de l'alimentation exogène, et se terminait avant l'épuisement total des réserves vitellines, le globule lipidique représentant une source d'énergie à plus long terme. Elle était marquée par un pic de mortalité d'amplitude très variable selon les espèces (20 % de la population chez la sole et 80-90 % chez le turbot) et/ou selon les bandes d'élevage (correspondant à différents lots d'œufs issus de pontes spontanées). Le point de non-retour, défini comme l'âge (ou le stade) à partir duquel une larve ne peut plus utiliser l'aliment ingéré après une période de jeûne forcé, se situait précocement chez les espèces à croissance rapide, soit 6 et 5 jours après l'éclosion chez le turbot et la sole, en conditions d'élevage de référence. Il était plus tardif, jour 9, chez le bar espèce à croissance plus lente. La pré-métamorphose, qui correspond au début de la perte de symétrie bilatérale chez les poissons plats, se manifestait par des perturbations marquées du comportement de nage et une diminution de la prise alimentaire et représentait une seconde période de fragilité relative des larves. Que la métamorphose soit précoce et rapide (sole, jour 4-5 après

l'éclosion) ou plus tardive et étalée dans le temps (turbot, jour 15-35) ou très peu marquée (bar, jour 23-30, un des signes le plus évident étant une hyper-inflation de la vessie natatoire), elle engendrait peu de mortalité (moins de 10 % de la population). Par contre les larves en cours de métamorphose s'avéraient très sensibles aux manipulations.

1.2.2. Conditions générales d'élevage et d'alimentation des larves

Nous avons montré que pour les larves en général et pendant la phase pélagique chez les poissons plats, la structure d'élevage idéale s'apparentait à un bassin cylindrique à fond conique assez profond (2 m environ) alimenté en continu en eau de qualité contrôlée (filtrée, dé-saturée en gaz et traitée aux UV) et modérément brassée (bon ajustement du taux de renouvellement de l'eau et du niveau d'aération pour tenir compte de la sensibilité des larves aux turbulences et de l'évolution de leur comportement de nage et de chasse au cours du développement). Le contrôle de la qualité de l'eau a été facilité par l'abandon en 1980, des circuits semi-fermés (50 % de l'eau était réutilisé après passage dans des filtres biologiques peu élaborés et surdimensionnés pour augmenter leur efficacité). Il était primordial de créer des conditions environnementales favorables à l'utilisation des réserves endogènes et au passage à l'alimentation exogène en intervenant par exemple sur la température. Chez le turbot, une élévation de température de 13 à 19°C en 3 jours au lieu de 2 jours permettait ainsi de rallonger d'une journée la phase d'alimentation endogène, une température se situant entre 16 et 20°C était par la suite compatible à la fois avec une croissance rapide des larves et le maintien d'une qualité biologique et chimique de l'eau satisfaisante. Aucun effet bénéfique en terme de survie ou de croissance d'un apport d'algues unicellulaires les premiers jours d'élevage n'ayant pu être mis en évidence chez le turbot dans nos conditions expérimentales, nous avons supprimé très tôt (1977) l'apport d'algues unicellulaires qui imposait de travailler en milieu non renouvelé pendant la première semaine d'élevage. Nous avons adopté la méthode "eau claire" comme pour le bar et la sole au dépens de la méthode d'élevage en "eau verte" préconisée par "l'école" japonaise ou anglaise (32). Cette option prise et les conditions générales d'élevage suffisamment définies, nous avons montré qu'il était possible d'ensemencer les bassins avec des densités en larves relativement élevées, 60-80 larves l⁻¹, sans perte de productivité ; toutefois pour des facilités de gestion des élevages, les densités en usage étaient plus faibles, entre 40 et 60 larves l⁻¹ en début d'élevage.

Notre apport a aussi concerné l'optimisation de l'alimentation des larves, en termes de séquence alimentaire, ration alimentaire et fréquence d'alimentation. Le meilleur traitement connu des proies était systématiquement utilisé (proposition de F. J. Gatesoupe et J. Robin), et il nous semblait logique (au vu des données histologiques disponibles) de privilégier un enrichissement complet (protéique et lipidique) à un apport exclusivement lipidique préconisé pour les poissons marins et disponible sur le marché. Le principe d'une alimentation en excès relatif, fractionnée dans le temps (de 3 repas journalier à un goutte à goutte) et d'un chevauchement de 4-5 jours des régimes à base de brachions et d'artémies nous semblait le meilleur. Il était de même préférable d'éviter de présenter aux larves uniquement des nauplius (présentant une garantie de qualité nutritionnelle de plus en plus discutable quelle que soit la souche utilisée), et d'introduire les artémies pré-grossies au moment de l'arrêt des brachions. Les larves chassant à vue, l'utilisation d'une photophase longue, 16-18 h d'éclairage par cycle de 24 h, et de proies naturellement ou artificiellement colorées (utilisation éventuelle de canthaxantine pour colorer les brachions afin d'accentuer le contraste entre la couleur des proies et celle des parois du bassin d'élevage) permettait d'augmenter la prise journalière de nourriture. Il en résultait une accélération de la croissance des larves, sans amélioration de la survie.

Il nous semble important d'insister sur le fait qu'un élevage de larves nécessitait une bonne coordination des différentes phases de l'élevage (incubation des oeufs, élevage des proies associées, gestion de l'eau) et imposait une gestion sanitaire rigoureuse des élevages qui ne mettait pas à l'abri de problèmes pathologiques. Les difficultés majeures rencontrées par l'ensemble des éclosiers européennes de turbot pendant la phase d'alimentation à partir de brachions, entre 1981 et 1983 suite à des échanges de souches de brachions entre sites d'élevage, avaient pu être expliquées par la grande sensibilité des jeunes larves de turbot à l'environnement bactérien associé aux brachions, identifiée par F. J. Gatesoupe. L'environnement bactérien des élevages de brachions avait pu être modifié par l'utilisation de procédures d'élevage moins intensives (diminution des concentrations et augmentation de l'apport en eau neuve), d'une alimentation mixte (apport d'algues unicellulaires en complément à

la levure de boulangerie) et par la modification des méthodes d'enrichissements (pour limiter la pollution biologique), ce qui avait permis de se soustraire de l'usage d'antibiotiques devenus nécessaires pour l'élevage des larves de turbot. La mise en place d'une gestion sanitaire rigoureuse avec un "à sec" entre chaque bande d'élevage de l'écloserie et des salles annexes avait de même été instaurée (en suivant l'exemple des écloseries de crevettes *Penaeoides*). D'autre part, l'implantation d'une écloserie à proximité d'une ferme de saumons, avait révélé une sensibilité élevée de la larve de turbot à la vibriose (*Vibrio Anguillarum*) et donné lieu à une collaboration avec le Cneva sur la protection des larves (baignation) et des juvéniles (injection intra-péritonéale à partir de quelques g) contre la vibriose (D). Pendant la phase écloserie, le principal recours était le traitement de l'eau en entrée d'écloserie par des systèmes UV dont le dimensionnement pour les volumes d'eau de mer à traiter était mal connu (63).

1.2.3. Bilan du premier mois d'élevage chez les poissons marins

Ce travail de zootechnie, basé sur la multiplication de tests d'élevage dans des conditions d'environnement et d'alimentation aussi contrôlées que possible nous a permis, malgré une certaine variabilité des résultats, d'établir pour le turbot une procédure d'élevage en conditions intensives dont les principes de base ont été très peu modifiés avec les années (44, 63, 64). Nous avons montré en 1977, à l'échelle de bassin d'élevage de 60 l, que le potentiel de survie du turbot était de 60 % à un mois, ce qui s'est confirmé ultérieurement à l'échelle de bassins de quelques 100^{aine} de litres en utilisant des pontes sélectionnées en fonction de leur taux de fécondation (Fig. 3A). Les survies moyennes à l'échelle du laboratoire en étaient très éloignées, elles fluctuaient autour de 20-40 % dans le meilleur des cas avec une moyenne annuelle de 10 % à un mois (survie le plus souvent stabilisée en fin de première semaine d'élevage). Les croissances pondérales étaient par contre élevées (poids d'une larve multiplié par 750 en un mois) et en progression constante, en rapport avec les progrès faits en alimentation larvaire (Fig. 3B). Les bases de l'élevage de la larve de turbot étaient considérées comme suffisantes en 1980, ce qui a justifié la construction par l'institut, en 1981, d'une écloserie d'une capacité de production de 100 000 juvéniles par an. Ce changement d'échelle a imposé l'adaptation des techniques développées au laboratoire et a été, malgré les difficultés rencontrées, source de progression dans les techniques d'élevage et les connaissances de la biologie de l'espèce. La Fig. 3C montre que l'objectif de survie fixé, 20 % à un mois, avait été atteint dès la seconde année, et qu'après les 2 années difficiles mentionnées précédemment, les difficultés y avaient été surmontées grâce à l'amélioration de la gestion sanitaire de l'ensemble de la chaîne d'élevage, les causes éventuelles des mortalités (qualité des pontes, qualité nutritionnelle des proies vivantes, conditions d'environnement) étant en parallèle analysées à l'échelle du laboratoire.

Nous avons aussi fait progresser les procédures d'élevage de la sole (34) au cours du premier mois d'élevage en conditions intensives, et défini les premières bases de l'élevage intensif de la daurade (6). Les différentes espèces de poissons marins élevées au début de ces travaux le plus souvent selon des méthodes extensives (38) s'avaient tolérer des densités d'élevage beaucoup plus élevées. Les limites supérieures recommandées essentiellement pour des raisons de sécurité des élevages étaient de 120 larves l⁻¹ chez la sole et de 80 larves l⁻¹ pour le bar, soit 3 à 2 fois plus élevées que celles pratiquées pour le turbot. Chez la sole, les conditions d'élevage des larves définies à l'échelle du laboratoire avec en particulier la suppression des brachions de la séquence alimentaire se sont révélées transposables à l'échelle d'une production de 100 000 soles de un mois en 1982 et 1983. Le taux de réussite pendant le premier mois d'élevage était extrêmement variable d'une espèce à l'autre : en moyenne 80 % chez la sole et 50 % chez le bar et à peine 20 % en moyenne annuelle chez le turbot et la daurade. Le succès du premier mois d'élevage était, pour une espèce donnée, révélateur du degré de difficultés des élevages lié en partie à la petite taille de la larve, mais il traduisait aussi le niveau de technicité des méthodes d'élevage et la variabilité de la qualité apparente des pontes (pontes naturelles exclusivement et mise en élevage de toutes les pontes récoltées, indépendamment de leur qualité apparente). Il laissait aussi entrevoir les efforts qu'il restait à faire pour améliorer la survie d'une espèce à croissance très rapide comme le turbot dont le potentiel de survie à un mois n'était pas très éloigné de celui de la sole.

La variabilité des résultats de survie obtenus au cours des premiers jours d'élevage nous avait aussi conduit à rechercher des critères de qualité des larves permettant de définir leur aptitude à

l'élevage en environnement contrôlé ou à anticiper leur aptitude à survivre dans leur environnement naturel. Aucune réponse claire à cette question n'avait pu être établie quelle que soit l'espèce à partir des premiers critères testés (absence de relation entre le diamètre, le taux de viabilité des oeufs, le rendement à l'éclosion ou la taille de la larve à l'éclosion et la survie en fin de première semaine). En un second temps, des critères prédictifs de l'aptitude de jeunes larves à survivre *in situ* avaient pu être dégagés dans le cadre du programme national (Universités, CNRS) "déterminisme du recrutement chez la sole", à partir de 3 années d'expériences réalisées dans ce but par notre équipe (thèse J). Des indicateurs biochimiques (teneur en ARN/ADN, en triacyl-glycérols-stéroïdes des larves) et histologiques (aspect des entérocytes et des hépatocytes) permettaient de qualifier l'état nutritionnel des larves de sole ou de bar selon les conditions thermiques (11, 12, 17, 18). Les conséquences immédiates d'une alimentation différée ou d'une privation de nourriture (pratiquée par certaines écloséries de bar ayant des difficultés à produire des brachions) chez les larves disposant de réserves endogènes limitées avaient aussi été mises en évidence. Cette étude avait aussi permis de progresser dans la détermination de l'âge des larves *in situ* à partir de la lecture des otolithes.

1.3. Sevrage des juvéniles de poissons marins un à deux mois après l'éclosion

La disponibilité en nombre suffisant et en qualité "acceptable" (sur des critères de survie et de croissance) de larves âgées de un à deux mois n'étant plus limitant nous avons pu apporter quelques éléments déterminants à la maîtrise du sevrage de la sole puis du turbot (7, 9, 10, 34, 63, 64). Cette étape était très délicate chez les poissons plats (Girin, 1978) par rapport au bar ou à la daurade en raison de différences majeures de comportement alimentaire. Il est de type lent et sélectif chez les poissons plats étudiés.

1.3.1. Conditions générales du sevrage des juvéniles de poissons plats (turbot et sole)

Notre investissement a d'abord porté sur la recherche d'une structure d'élevage convenant au sevrage au cours du 2^{ème} mois de la sole et du turbot. Un bassin à fond plat et évacuation centrale équipé temporairement d'un filet en toile à plancton arrêtant les proies vivantes avait été préféré pour les 2 espèces aux bassins en couloir. La gestion sanitaire des bassins de sevrage avait été considérablement allégée par la suppression, en 1978, des fonds de sable drainé au profit de fonds nus, sans modifications de la survie et de la croissance. Les conditions générales les plus favorables au sevrage avaient été définies : 18-20 °C, salinité locale, renouvellement d'eau de 50 à 100 % par heure, photophase établie à 16-18 h par cycle de 24 h et intensité lumineuse de 1000 lux en surface (64, A). Nous avons aussi montré dès 1977 qu'il était possible d'avancer l'âge au sevrage du turbot, un sevrage pratiqué entre le 23^{ème} et le 34^{ème} jour à partir d'un « pàton humide » donnait des résultats de survie assez proches. La pratique du sevrage en fin de phase pélagique était facilitée par un comportement plus actif des turbots vis à vis de l'aliment qu'après la métamorphose et il s'effectuait impérativement dans les structures d'élevage des larves, en bassins profonds. Le transfert des poissons, pêchés un à un, en bassins à fond plat devait intervenir moins d'une semaine après l'introduction de l'aliment inerte pour limiter les problèmes de dégradation de la qualité de l'eau. Il était aussi démontré que la période de recouvrement des régimes à base d'artémies vivantes ou congelées pouvait être sensiblement écourtée et ramenée d'un mois à moins d'une semaine, ce qui réduisait considérablement les besoins en biomasse d'artémies de grande taille. Une des conséquences majeures de la pratique du sevrage vers un mois avait été la suppression de la production d'artémies de 6 jours et une révision à la baisse du dimensionnement des salles de production d'artémies.

1.3.2. Aliments destinés au sevrage des poissons plats (turbot et sole)

La progression la plus spectaculaire dans les techniques de sevrage de la sole puis du turbot a été apportée par l'aliment (9). Chez la sole, les "pâtons humides" à base de chair de mollusques broyée et d'un aliment complet pour poissons en poudre avaient été abandonnés en 1978 au profit d'un aliment sec incorporant 10 % de poudre de mollusque (*Callista chione* et *Laevicardium crassum*). Cet aliment de performances comparables à celles de « pâtons humides » (survies de 43 % lors du sevrage à 30 jours à une échelle de production de 20 000 juvéniles de 3 mois d'un poids moyen de 1,3 g) était consommé en plus faible quantité que les « pâtons humides » et conduisait à des

résultats en croissance irréguliers, son apport en excès rendait délicate la gestion sanitaire des bassins et des systèmes de traitement de l'eau (34). Un pas décisif dans le sevrage de la sole a été franchi grâce à la mise au point par l'équipe nutrition (J. C. Guillaume, R. Métailler), au début des années 80, d'un granulé expansé obtenu par cuisson extrusion. Il était élaboré à partir de matières premières sèches diversifiées et d'excellente qualité par rapport aux produits de qualité courante entrant dans la préparation des aliments du commerce et une réhydratation du granulé avant usage (jusqu'à 200 % de son poids en eau) lui conférait une texture molle, apparemment recherchée par les poissons plats. Un enrichissement en attractants chimiques, lors de la réhydratation, permettait d'accélérer et d'augmenter la prise de nourriture (effet attractant de l'aliment) et favorisait aussi la poursuite de l'alimentation (stimulation de la reprise alimentaire). L'incorporation de 7 % d'un cocktail de bêtaïne, glycine et inosine dans l'aliment avait permis des gains spectaculaires de survie et de croissance : un taux de survie de 60 à 80 % lors du sevrage pratiqué vers 120 mg (40 jours) et un poids moyen de 1-1,5 g à 3 mois étaient obtenus dès les premiers essais (9). Ces résultats de laboratoire avaient été confirmés en 1982 à l'échelle d'une production de 20 000 soles de 3 mois, l'utilisation d'un taux élevé d'attractants pendant une période prolongée n'ayant pas d'incidence majeure sur le coût de production d'une sole de 3 mois (62).

La progression spectaculaire des résultats obtenus lors du sevrage du turbot s'explique essentiellement par l'amélioration de l'aliment dans sa formulation, sa texture et son mode de distribution. La Fig. 4 montre le chemin parcouru entre 1976 et 1983, passage d'un "aliment mouillé" élaboré à partir d'artémies congelées enrobées d'une farine commerciale pour saumons et proposé à la cuillère, à un aliment plus consistant, "pâton humide", incorporant des produits naturels broyés se prêtant pour les formes les plus sèches à une distribution automatisée à partir d'un distributeur à bande permettant d'étaler à souhait la période d'alimentation. L'utilisation d'un aliment sevrage expansé conçu initialement pour la sole avait permis de faire rehausser la survie de 10-20 % à 80-95 % en moyenne et de doubler ou tripler, les poids obtenus à 3 mois (> 2 g). L'incorporation dans l'aliment de l'attractant spécifique du turbot, l'inosine utilisée à un taux d'incorporation de 1 % de la MS, n'avait qu'un impact mineur dans les conditions courantes de sevrage. Un effet bénéfique marqué était par contre observé lors du sevrage de jeunes stades, vers un mois (10). Le passage d'un granulé expansé réhydraté à sa forme sèche s'était fait en un second temps sans perte de rendement ; contrairement aux idées reçues la texture de l'aliment n'était pas aussi décisive chez le turbot que chez la sole.

1.3.3. Bilan du sevrage des juvéniles de poissons marins

Chez le turbot comme chez la sole, en l'espace de quelques années, la survie lors du sevrage avait progressé de moins de 5 % à 80-90 % et des poids moyens de 1,5-2,5 g à 3 mois selon l'espèce et l'âge en début de sevrage étaient obtenus à l'échelle du laboratoire et de l'écloserie de production. Les effets bénéfiques de l'incorporation d'attractants de synthèse à l'aliment expansé réhydraté étaient indiscutables chez la sole. Ils stimulaient la prise alimentaire, celle-ci était à la fois plus rapide et plus importante en volume, et il était vraisemblable que l'apport supplémentaire en acides aminés et en nucléosides, dans des proportions non négligeables (7 % de la MS en moyenne chez la sole) avait un effet direct sur le métabolisme des poissons. Chez les autres espèces, il n'était pas capital d'utiliser des attractants.

L'utilisation d'un aliment sevrage de performance élevée, apporté à la demande, nous avait permis de montrer que le sevrage de juvéniles de plusieurs espèces de poissons marins (turbot, daurade et bar), à partir d'un mois ou plus depuis l'éclosion (d'un poids moyen de 75-100 mg), ne présentait plus de difficultés majeures à partir des années 82-83. Des essais réalisés ultérieurement chez d'autres espèces étudiées à l'institut, ombrine (*Sciaenops ocellatus*) et loup tropical (*Lates calcarifer*) ou ailleurs, sole sénégalaise (*Solea senegalensis*) par exemple au Portugal, avaient permis de confirmer les performances élevées de l'aliment sevrage mis au point à l'institut. Quelle que soit l'espèce, le succès du sevrage dépendait presque autant de la qualité initiale des poissons en début de sevrage (estimée par le rapport poids/âge) et des procédures utilisées que des performances intrinsèques de l'aliment.

1.4. Pré-grossissement et grossissement des poissons plats

Nos travaux ont aussi porté sur le pré-grossissement des juvéniles de turbot et de sole (en nourricerie, et d'une durée de 2 à 6 mois) et, dans une moindre mesure sur le grossissement en conditions naturelles, jusqu'à obtention des premières tailles commerciales.

1.4.1. Résultats obtenus chez le turbot

Les limites d'adaptation à la température et à la salinité (A, E) et pendant le pré-grossissement avaient été approchées, dès le début des années 80, et sa relative rusticité éprouvée, résistance aux manipulations hors d'eau et à un choc hypoxique sévère (40) par exemple. Nous avons montré qu'il tolérait bien l'entassement, jusqu'à 3 à 4 couches successives, et une faible hauteur d'eau, 15-30 cm ; des charges supérieures à 150 kg m⁻³ étant utilisables chez les juvéniles d'un an sous réserve du maintien d'une qualité d'eau satisfaisante (63, 64). Au cours de la première année, le potentiel de croissance du turbot était élevé, son poids pouvait être multiplié par 10 entre le 3^{ème} et le 6^{ème} mois, et des poids moyens de 30 g ou 350 g pouvaient être obtenus à 6 mois et un an respectivement dans les meilleures conditions de température et d'alimentation connues à l'époque de ces travaux (Fig. 5). Les rendements alimentaires étaient satisfaisants, les taux de conversion se situant entre 1 et 1,2. Les performances de croissance obtenues en conditions naturelles étaient dépendantes de l'environnement thermique du site d'élevage, un arrêt de croissance était observé vers 5-6 °C au cours du premier hiver (64). Pour une région géographique donnée, la date de ponte, le cycle thermique annuel du site et la saison conditionnaient la durée du pré-grossissement et la taille atteinte par les poissons en sortie de nourricerie (Fig. 5A). Dans les conditions thermiques moyennes bretonnes (6-8°C l'hiver et 18-20°C l'été), la taille limite de sortie de nourricerie était établie à environ 20 g à l'entrée de l'hiver et à 3-5 g à partir d'avril mai (T°>15°C) lorsque le grossissement se poursuivait en bassins extérieurs.

La disponibilité de juvéniles en quantité suffisante à partir des années 80 avait permis d'entreprendre les premières études de laboratoire sur les aliments pré-grossissement (63, 64). L'efficacité des premiers aliments secs éprouvés n'était satisfaisante que pendant une période limitée, des baisses de performances de croissance étant observées chez des turbots d'environ 20 g. Les "pâtons humides" à base de poissons frais broyés (sprats ou maquereaux) donnaient de meilleurs résultats qu'un aliment constitué exclusivement de poissons frais (8). Nous avons montré que le taux d'incorporation de poisson frais aux "pâtons humides" pouvait être abaissé de 70-75 à 20-25 % de la MS sans modification de performances, ce qui garantissait une meilleure stabilité de leur valeur nutritionnelle et diminuait les risques sanitaires et/ou de carence vitaminique (extrême variabilité de la teneur en vitamine C des poissons frais). L'utilisation prolongée de « pâtons humides », pouvaient provoquer chez le turbot une pathologie d'origine nutritionnelle caractérisée par l'apparition d'une hypertyrosinémie élevée et la formation de nodules granulomateux au niveau rénal et oculaire (41). Cette pathologie décrite sous le nom d'"hypertyrosinémie granulomateuse" était due à un déficit hépatique en vitamine C provoquant une inhibition enzymatique au niveau de la voie catabolique principale de la tyrosine (réversible) et, sur un plan pratique, elle condamnait l'usage des pâtons humides comme aliment de base pour le grossissement du turbot.

L'étude de la croissance de cinq générations de turbot (nés entre 1977 et 1981) nous avait permis de montrer que son engraissement pouvait être pratiqué en bassins à terre de faible profondeur ou en cages de surface (7, 33). L'hydrodynamisme du bassin et sa capacité d'épuration étaient des paramètres importants à considérer surtout lors de l'utilisation de bassins en couloir. A partir d'une certaine taille que l'on peut situer autour de 30-50 g, le turbot se prêtait à un élevage en cages peu profondes (1 m), à fond rigide, fixées sur des pontons flottants implantés dans des sites abrités et recouvertes d'une toile ombrage (assurant une protection contre les UV susceptibles de provoquer des lésions cutanées). La taille initiale des poissons devait être rehaussée (autour de 150 g) lorsque les cages de grossissement étaient implantées en zone estuarienne (difficultés d'alimentation des turbots dans ces milieux instables). Comme pour le pré-grossissement, la recherche d'un aliment sec de préférence coulant adapté au grossissement a été un de nos objectifs majeurs. Les garanties de stabilité de qualité offertes par les premiers aliments expansés élaborés par l'équipe nutrition et leur facilité d'utilisation compensaient largement la perte en croissance, de l'ordre de 20 %, observée lors des premiers essais (35).

A l'échelle de quelques centaines d'individus nous avons montré que le potentiel de croissance du turbot de plus d'un an était relativement élevé : à 14-18°C et avec un aliment de performance moyenne « pâton humide », un poids moyen de 1,5 kg était obtenu à 2 ans et de 3 kg à 3 ans depuis l'éclosion (Fig. 6C). Les expériences de terrain conduites à plus grande échelle, en cages implantées sur un étang à marée (6-18°C) montraient qu'il était toutefois difficile d'obtenir des turbots de 2 kg en moyenne à 3 ans depuis l'éclosion (6, 33). Le ralentissement de croissance hivernal était peu marqué lorsque la température ne descendait pas en dessous de 10°C pendant plus de 3 mois. Par contre un ralentissement de croissance lié à la maturation sexuelle qui touche les mâles dès la 2^{ème} année et les femelles à partir de la 3^{ème} année était observé entre mai et juillet, les écarts de poids en faveur des femelles pouvaient atteindre 30-35 % chez des individus de 1 à 3 kg (Fig. 6B). Même pendant la phase grossissement, le turbot s'avérait être un excellent transformateur de l'aliment (taux de conversion de 1 à 1,5 selon l'aliment et l'âge). Sauf problèmes pathologiques majeurs (vibriose de lots non vaccinés, infestation par le protozoaire *Trichodina*), de survies supérieures à 80 % pouvaient être obtenues pendant les 2 années de grossissement.

1.4.2. Résultats obtenus chez la sole

Chez la sole, passée la phase éclosion, les données d'élevage sont très fragmentaires. Les essais d'élevage en conditions extensives, initié par Girin, (1978), avaient eu comme principal intérêt de révéler son potentiel de croissance. Ces résultats étant peu connus nous avons jugé utile de les rappeler (Tableau 1). Des lâchers en fin de printemps de soles âgées d'un mois (50 mg), à faible densité (1-5 larves m⁻²) dans un étang côtier à fond sablo-vaseux de Bretagne sud (Ile Tudy, températures extrêmes, 2-20 °C) avec ou sans aménagement d'enclos (protection contre les prédateurs) avaient permis d'obtenir des poids moyens de 60-80 g à l'âge d'un an, de 150-250 g (taille commerciale) à 2 ans et, pour une génération, de 350 g à 3 ans (début de maturation). Les survies étaient jugées insuffisantes, quelques % à un an, et difficiles à rehausser en raison de l'instabilité des conditions environnementales et des difficultés de contrôle de la prédation et de l'alimentation, même à partir d'un lâcher de soles de plus grande taille (80-100 mg). Ces résultats peu probants avaient justifié l'arrêt de notre investissement dans cette voie après 2 années de participation à des programmes extensifs menés au niveau national en collaboration avec le Cemagref (Centre National du Machinisme Agricole du Génie Rural des Eaux et des Forêts).

Des performances de croissance comparables à celles obtenues en conditions extensives étaient envisageables en bassins à partir d'un effectif réduit en utilisant des aliments secs commerciaux et expérimentaux en alternance : poids moyen de 150 g à 15 mois à 18°C, (Fig. 6C). Avec des lots plus représentatifs par la taille, quelles que soient les conditions environnementales (18°C ou températures extrêmes de 6-20°C) et la nature de l'aliment (« pâtons humides » incorporant de la chair de mollusques ou granulés expérimentaux secs ou réhydratés) les résultats de croissance étaient peu satisfaisants (C). Les meilleurs lots atteignaient des poids moyens de 15 g à un an et de 40-50 g à 18 mois et l'hétérogénéité pondérale due à un différentiel de croissance entre individus imposait des tris réguliers (Fig. 6C). La fragilité apparente des juvéniles de sole (nécroses des nageoires justifiant l'utilisation d'une fine couche de sable) et leur croissance relativement lente étaient vraisemblablement la conséquence d'une alimentation mal adaptée et d'une connaissance insuffisante des besoins spécifiques de l'espèce (65). A l'arrêt de ce programme, en 1985, la faisabilité du grossissement n'avait pas été démontrée et les perspectives économiques ne poussaient pas à l'optimisme.

1.5. Bilan des acquis zootechniques pour l'élevage de poissons marins

Notre contribution à la maîtrise des cycles biologiques de plusieurs espèces de poissons marins a concerné principalement la mise au point des méthodes de production de juvéniles en conditions d'élevage contrôlées. L'un de nos objectifs étaient de tester l'ensemble des pontes disponibles dans un but d'estimer la variabilité de leur aptitude à l'élevage selon la saison de reproduction (en saison ou hors saison) ou le rang de ponte (début et fin de saison de ponte). Les

critères de survie et de croissance à 10 jours ou à un mois, utilisés initialement se sont révélés insuffisants. La pertinence des indicateurs biochimiques (teneur en ARN/ADN, en triacyl-glycérols-stéroïdes des larves) et histologiques (aspect des entérocytes et des hépatocytes) définis dans les travaux ultérieurs pour qualifier l'état nutritionnel de la larve de sole n'ont pas pu être éprouvés. La mise en élevage d'un maximum de pontes, sans sélection préalable selon des critères de volume de ponte ou de rendement à l'éclosion, avait permis de révéler une forte variabilité des résultats de survie au cours des premiers jours d'élevage ayant vraisemblablement des origines multiples : qualité des pontes, qualité des proies, méthode d'incubation et d'élevage.

La phase éclosion était et est de loin la plus délicate et la plus coûteuse. A l'exception de la sole, la première semaine d'élevage était la plus critique, les difficultés étant liées au passage à l'alimentation exogène. La chaîne alimentaire et les méthodes d'élevage des larves se sont progressivement simplifiées et leur fiabilité a été augmentée. Il est possible de mentionner l'adoption d'un bassin d'élevage "type larvaire" avec une hydrodynamique adaptée aux jeunes stades, le passage des rotifères sur aliment inerte (diminution des coûts de production par suppression des algues mais nécessité d'un enrichissement avant usage et d'un contrôle de l'environnement bactérien) et la diminution notable de la période d'utilisation des artémies (2 jours de grossissement au lieu de 6 jours). Le premier mois d'élevage nécessitait une excellente coordination (7 jours sur 7) des différentes étapes de l'élevage. Les rendements du premier mois d'élevage étaient très variables selon l'espèce : survie très élevée chez la sole et à l'opposé faible chez le turbot et la daurade. La construction par l'institut d'une éclosion nourricière pour l'élevage du turbot, en 1981, avait permis des progrès considérables dans les techniques d'élevage, malgré les difficultés techniques rencontrées. Nous avons montré que les méthodes d'élevage des larves en "eau claire", à haute densité et en conditions contrôlées, étaient applicables au bar et à la daurade et nous les avons proposées pour la morue en 1982.

Le sevrage ne présentait plus de difficultés majeures lorsqu'il était pratiqué chez des poissons âgés d'un mois ou plus, à partir d'un aliment sevrage performant sur le plan nutritionnel. Ainsi, chez une espèce réputée délicate comme la sole, des juvéniles de 1-2 g étaient obtenus en 3 mois avec une survie >50 % depuis l'éclosion. Les procédures de sevrage du turbot comme de la sole avaient de même été considérablement simplifiées, l'âge au sevrage avancé (à partir d'un mois au lieu de 3 ou 4 mois) avec une période de transition alimentaire écourtée (une semaine au lieu d'un mois). A la fin de nos travaux sur cette phase de l'élevage, en aucun cas le sevrage ne pouvait plus être considéré comme une étape délicate même si le transfert des résultats de laboratoire à l'échelle de la production ne s'était fait en temps réel que pour le turbot. Il restait à stimuler le développement d'aliments expansés, bien plus performants que les aliments pressés (mais plus chers) et présentant une souplesse d'utilisation particulièrement intéressante pour aborder le sevrage de nouvelles espèces et/ou avancer l'âge au sevrage des espèces élevées.

Peu d'attention avait été accordée à la qualité des juvéniles produits, en dehors de premières observations faites chez le bar. Les juvéniles de turbot prêt à sortir d'éclosion présentaient des anomalies de pigmentation ou des malformations squelettiques dans des proportions qui pouvaient être importantes. Bien que ni répertoriées ni quantifiées avec précision, les pigmentations incomplètes touchaient près de 50 % de la population chez le turbot et étaient moins fréquentes chez la sole, 10 à 20 % en moyenne. Chez le turbot, la progression des méthodes d'élevage des larves, en particulier l'amélioration de la qualité des pontes et de la qualité nutritionnelle des proies vivantes, avait contribué à abaisser le taux de mal pigmentation à 20 % en moyenne annuelle à la fin des années 90 (taux jugé inacceptable pour les éclosions). Si les causes majeures des défauts de pigmentation observés étaient mal connues, elles étaient apparemment multiples et avaient été caractérisées dans le cadre d'une thèse (B). Chez le turbot, contrairement à la sole, les défauts de pigmentation étaient réversibles, seule l'assise la plus externe des mélanophores ayant disparue. Une récupération totale ou le plus souvent partielle d'une pigmentation de référence pour l'espèce était souvent observée chez le turbot après un transfert en environnement extérieur (relation très vraisemblable avec la qualité spectrale de la lumière).

Pendant le pré-grossissement en nourricière et surtout l'engraissement en environnement naturel, chez le turbot comme chez la sole, les performances de croissance étaient dépendantes de

l'alimentation et des facteurs environnementaux. La température hivernale des sites expérimentaux se révélait trop basse ($< 2^{\circ}\text{C}$), la disponibilité d'eau de mer de forage sur certains sites du littoral Atlantique (Ile de Noirmoutier) laissait entrevoir la possibilité d'écarter le cycle thermique annuel. Il restait à mieux définir les conditions d'utilisation de cette ressource géothermale (qui nécessitait une ré-oxygénation et des traitements spécifiques selon le site et le point de forage) et à préciser sa disponibilité. Chez le turbot, les aliments composés avaient été, dès que possible, préférés aux aliments naturels broyés ou aux « pâtons humides », le lessivage important exercé par les conditions d'élevage provoquait une pollution du milieu et une diminution de la valeur nutritive des aliments les moins élaborés. L'utilisation de granulés secs extrudés "coulants" (par opposition à des granulés à flottabilité positive) était recommandée pour l'ensemble du cycle d'élevage du turbot, et son usage s'est rapidement systématisée en France. Chez la sole, le passage à un aliment composé sec adapté au grossissement n'a pas pu être assuré avant le retrait de cette espèce des programmes de recherche de l'institut. Les difficultés commençaient vers 10 g, la croissance était relativement lente et les perspectives économiques peu convaincantes. La sole apparaissait comme une espèce capable de s'adapter aux différentes pratiques d'élevage en marais et pouvait permettre une valorisation de ces écosystèmes à travers des élevages semi-extensifs (faible charge et apport d'aliment exogène).

Chez turbot, comme chez les autres espèces de poissons marins tempérées élevées, le cycle d'élevage était long, au moins 2 étés d'engraissement étaient nécessaires. Il était de plus perturbé par une entrée en maturation précoce, les mâles accusaient un retard de croissance par rapport aux femelles dès la seconde année, d'où le grand intérêt de rechercher des lignées mono sexes femelles. La taille des essais de croissance menés chez le turbot n'avait pas justifié une analyse technico-économique de l'ensemble de la filière d'élevage. Le relatif faible niveau de rendement des écloseries et le coût de production élevé des juvéniles (3 fois plus que celui du bar) n'étaient pas un frein réel pour le développement de l'élevage de cette espèce si la disponibilité en juvéniles de qualité était suffisante. Le grossissement pouvait en effet être rapide mais dans la pratique il nécessitait d'être amélioré sur de nombreux points (forte progression dans les techniques et les résultats depuis 1991, (60, 64). Les perspectives économiques étaient intéressantes, le marché était ouvert, un étalement des ventes pouvait s'envisager à partir de la seconde année, la gamme de poids recherchée par le marché se situant entre 600-750g et 1,5-2 kg (la demande pour du plus gros poisson, à des prix plus avantageux, étant couverte par la pêche).

THEME 2 : ALIMENTATION COMPOSEE DES JEUNES STADES

Au cours de ce travail de 4 années sur l'alimentation composée des jeunes stades de poissons marins, le bar étant pris comme modèle, nous nous sommes attachés à montrer en premier temps que l'optimisation des techniques de sevrage, pratiqué vers un mois à partir d'aliments performants de conception classique, pouvait contribuer à augmenter la productivité des écloseries et en un second temps à déterminer dans quelles limites il était possible de réduire les besoins en proies vivantes en sevrant des larves de moins d'un mois, ce qui imposait de travailler sur la mise au point d'aliments spéciaux destinés aux larves. La méthode de travail retenue comportait 3 étapes successives : (1) tests préliminaires des régimes alimentaires en petits volumes, 50 ou 150 l, sur 3 bassins par régime alimentaire afin d'acquérir des informations fiables sur la survie et la croissance, (2) extension des expériences à un effectif plus important, en bassins plus grands, 150 ou 250 l, sur 2 bassins par régime alimentaire pour accéder aux paramètres alimentaires et contrôler la qualité des alevins en fin de sevrage et (3) validation des performances des aliments sélectionnés à l'échelle d'une production expérimentale, en bassins de 2 ou 10 m³ (structures Ifremer de Palavas-Les-Flots, D. Coves). Cette dernière étape précédait l'étude pré-commerciale prise en charge par France Aquaculture. Les performances des aliments sevrage sur une période d'élevage étendue au pré-grossissement, étaient vérifiées afin de s'assurer de l'absence d'éventuels " effets retards ".

2.1. Optimisation du sevrage chez le bar âgé d'un mois, amélioration du Sevbar®

Il nous a paru indispensable de déterminer en un premier temps les performances de survie et de croissance des larves de bar au cours des 3 premiers mois en nous situant dans les meilleures conditions connues d'environnement et d'alimentation (Tableaux 2 et 3). La méthode d'élevage sélectionnée garantissait à un mois une survie moyenne de 50 %, des poids moyens de 30 mg, des rendements alimentaires excellents et des larves de bonne qualité apparente (13). Les besoins en biomasse des différentes proies utilisées avaient été chiffrés (Fig. 7) et leur coûts respectifs évalués (les artémies prégrossies représentaient un poste majeur, 75 % du coût de l'alimentation contre 21 % pour les brachions). La nette supériorité de ces résultats par rapport à ceux obtenus par les écloseries de production, laissaient penser que les difficultés rencontrées lors du sevrage, étaient en partie la conséquence de conditions d'élevage éloignées de l'optimum pendant la phase alimentation à partir des proies vivantes qui conduisaient à débiter le sevrage sur des bars trop petits, voir affaiblis en utilisant des aliments de performance moyenne, les seuls disponibles sur le marché. Le poids atteint par les bars à un âge donné pouvait être considéré comme un bon critère de qualité de croissance pendant la période d'alimentation à partir de proies vivantes et c'était un gage de réussite lors du sevrage.

Nous avons montré qu'une simplification de formule de l'aliment sevrage, aliment expansé développé à l'Ifremer pour le sevrage de la sole, et qui n'avait pas subi de modifications majeures depuis le début des années 80, était possible (Tableau 3). La suppression de près de la moitié des matières premières constitutives (farines de maïs et de blé, germe de blé, remoulage de blé et méthionine) n'entraînait aucune perte de qualité, que l'aliment soit utilisé exclusivement pendant la durée du sevrage (sur une période de 20 jours) ou *a fortiori* jusqu'en sortie d'écloserie, vers 3 mois (68, 69). Indépendamment des gains financiers éventuels, la réduction du nombre de matières premières dans une formule alimentaire est bénéfique ne serait-ce que parce qu'elle facilite la gestion des stocks, réduit les opérations de tamisage des matières premières et limite les risques d'erreurs à la fabrication. Cette simplification de formule était un préalable à la mise sur le marché du produit. Le choix a porté sur la formule Sevbar3, son taux protéique élevé étant favorable à son utilisation chez des stades jeunes, c'est à dire de poids moyen < 30 mg. Aucune amélioration des performances du Sevbar3 n'était par contre obtenue lorsque le taux d'incorporation en lipides totaux était augmenté (par enrichissement extemporané en huile de foie de morue et lécithine de soja, apportées en quantité égale) dans la gamme 11 à 19 % de la MS (les besoins énergétiques du bar de cette taille étant apparemment couverts par des aliments apportant 18-20 kJ g⁻¹ d'aliment, 4-5 kcal g⁻¹, (70).

Nous avons ensuite contrôlé les performances de la formule Sevbar sélectionnée avant sa commercialisation, en 1989, par France Aquaculture sous le nom de Sevbar[®]. Lorsque le sevrage du bar était pratiqué vers 30 mg et brutalement (période de chevauchement des proies vivantes et du granulé limitée à 48 h), le Sevbar[®] donnait des taux de survie > 90 % à l'échelle du laboratoire, des croissances rapides (130 mg à J55) et des taux de conversion alimentaire excellents (1,1), (13). Les performances du sevbar[®] avaient été validées à l'échelle d'une production de 100 000 juvéniles de bar en bassins de 10 m³ (à Palavas-Les-Flots). A cette échelle de production, il paraissait raisonnable de miser sur des survies de 85 % de la mise en sevrage (à partir de 40 jours, 40 mg) à la sortie d'écloserie et sur l'obtention de poids moyens proches de 1,3 g à 3 mois depuis l'éclosion, la survie moyenne en sortie d'écloserie fluctuant autour de 40 %. L'acceptabilité de l'aliment était bonne et l'automatisation de sa distribution à partir de distributeurs type vibreur ou à bande ne posait pas de difficultés majeures. L'utilisation de l'une ou l'autre des formulations Sevbar conduisait à des gains sensibles en sortie d'écloserie par rapport au meilleur aliment commercial de même gamme disponible à l'époque. L'augmentation majeure de la survie lors du sevrage permettait de rehausser de 30 % la survie à 3 mois tout en améliorant considérablement la croissance et l'homogénéité pondérale des lots (Fig. 9). Des juvéniles de 1 g étaient obtenus en 3 mois au lieu de 4, soit avec un mois d'avance par rapport aux normes précédentes (Coves et al. 1991). Sous l'angle qualité/prix, le Sevbar[®] semblait toutefois difficilement compétitif sur le marché des aliments pré-grossissement, de 3 à 5 fois moins cher.

Ce travail nous a aussi conduit à cerner les limites d'utilisation du Sevbar[®] et à montrer dans quelle mesure cet aliment était améliorable, sans objectif d'optimisation. Les résultats obtenus avec cet aliment étaient insuffisants lors du sevrage de bars de moins de 20 mg n'ayant pas encore acquis le système digestif de l'adulte et *a fortiori* chez des larves affaiblies quelles qu'en soit les causes (Fig. 8). Ses performances étaient inférieures à celles des aliments commerciaux destinés aux larves, aliments correspondant à une gamme de produit supérieure (71). L'utilisation de l'aliment Kyowa[®] B400 (teneur en protéines et en lipides de 63 et 19 % de la MS respectivement) pour le sevrage de bar de 33-35 jours en remplacement de l'une ou de l'autre des formulations Sevbar se traduisait par une amélioration de la croissance pondérale (45 %), de la survie (5 %), des rendements alimentaires (35 %) et de l'homogénéité des lots (diminution des CV de 30 %), (Fig. 8). Les différences de croissance observées étaient essentiellement causées par le ralentissement de croissance des 10 premiers jours de sevrage, malgré la similitude des croissances après le sevrage, les poids moyens en sortie d'écloserie étaient très largement en faveur (+ 40 %) des lots ayant reçu l'aliment Kyowa[®] durant le sevrage. L'utilisation d'aliments élaborés spécialement pour les larves comme aliment de transition (pendant une semaine environ) pour le sevrage des juvéniles nous semblait d'autant plus intéressante qu'elle avait un très faible impact sur le coût de production d'un bar de 3 mois. Une analyse technico-économique succincte indiquait en effet que les proies vivantes représentaient 50 % du coût de production d'un bar de 3 mois, l'aliment sevrage (utilisation limitée à 3-4 semaines) moins de 5 %, la part la plus importante étant prise par les aliments pré-grossissement, Sevbar[®] 2^{ème} et 3^{ème} âge, moins chers mais utilisés en très grande quantité. La supériorité manifeste de l'aliment Kyowa[®] testé lors du sevrage de bar d'un mois démontrait que les performances des aliments Sevbar[®] étaient améliorables, vraisemblablement selon plusieurs axes et sans modifier la gamme de prix de l'aliment.

2.2- Contraintes spécifiques du sevrage des larves

Le sevrage de stades larvaires est d'autant plus délicat que le système digestif est immature à l'entrée en vie trophique et qu'il évolue au cours de l'ontogenèse. Les données existantes sur le bar (Vu, 1983 ; Connes & Benhalima, 1983) montraient qu'en dehors de l'absence d'estomac, la larve possédait dès l'ouverture de la bouche, un système digestif fonctionnel permettant la digestion et l'absorption des protéines et des lipides. Au début de ces travaux, aucune donnée n'était disponible sur le potentiel enzymatique et l'efficacité du système digestif selon la nature de l'aliment utilisé, proies vivantes ou aliment composé. Des études préliminaires nous avaient permis de préciser qu'une activité trypsique et alpha-amylasique était décelable dès la première alimentation, qu'elle évoluait différemment au cours du développement larvaire et que les larves étaient capables d'ajuster leurs capacités digestives à la nature des aliments ingérés, proies vivantes ou aliments composés (46).

L'équipement digestif des larves de bar semblait suffisant pour digérer au moins partiellement des aliments composés dès la première alimentation, l'apport enzymatique des proies vivantes dans les processus digestifs ne semblant pas capital contrairement à l'hypothèse fréquemment avancée (14).

Le comportement de la larve en terme d'occupation de l'espace, sa vitesse de déplacement relativement lente ainsi que sa faible résistance aux turbulences imposaient des conditions d'élevage fondamentalement différentes de celles retenues pour le sevrage des juvéniles (14, 43, 66). Le dispositif d'élevage le plus approprié permettant une acceptation des aliments dans les meilleurs délais et en quantité suffisante était celui en usage pendant la période d'alimentation sur proies vivantes, la dynamique de l'eau dans les bassins et les conditions d'éclairage déterminant en grande partie la réussite du sevrage (Fig. 10). L'aliment devait être apporté en continu (à partir d'un distributeur à bande ou de type salière par exemple) et très largement en excès (15-20 % de la biomasse à titre indicatif) tout en évitant de dégrader la qualité de l'eau. Les risques de pollution par accumulation de composés azotés (azote ammoniacal en particulier) et de prolifération bactérienne étaient élevés malgré un fort renouvellement de l'eau (> 100 % de renouvellement h⁻¹).

Les particules destinées aux larves différaient sur plusieurs points (caractéristiques physiques, appétance, composition, et technologie) des granulés destinés aux juvéniles (45, 66). Elles étaient de petite taille, 50-150 µm selon leur usage (substituts d'algues, de brachions ou d'artémies) d'où leur appellation de microparticules. Les microparticules devaient être attractives pour la larve, la prise alimentaire devant être immédiate pour limiter le lessivage, suffisante en volume et durable pour couvrir les besoins énergétiques de croissance de la larve (besoins élevés). L'ingestion ou le rejet des aliments aspirés par la bouche semblaient être dépendant de la consistance, de la texture de surface et de la saveur et, la continuation de la prise alimentaire était conditionnée par un certain nombre de caractéristiques physiques de l'aliment. Les microparticules devaient avoir une composition différente de celle des aliments sevrage conventionnels, assez difficile à définir, les besoins nutritionnels des larves étant très mal connus. Par rapport aux aliments destinés aux juvéniles, les taux protéiques et lipidiques étaient élevés (60-65 % et 20-25 % de la MS), la teneur en acides gras essentiels et en phospholipides avait été rehaussée (par un apport en huile de foie de morue, en lécithine de soja et en ovaires de poissons par exemple) et le profil en acides aminés indispensables était corrélé au profil corporel des œufs et larves. Les vitamines C et E avaient été de même incorporées à des niveaux élevés (2 % et 0,02 % respectivement) pour protéger les microparticules des risques d'oxydation pendant la période de stockage. L'emploi de matières premières diversifiées, même très coûteuses (chair de langoustine, de calmar, ovaires de poissons) pouvaient permettre de limiter les risques de carences nutritionnelles. Des hydrolysats de poissons riches en petits peptides ou des protéines d'organismes unicellulaires (poudres de levures ou de bactéries) étaient aussi incorporées aux microparticules. La recherche de la meilleure digestibilité imposait l'élimination de certaines matières premières et, l'utilisation d'une technologie appropriée leur conférait une stabilité à l'eau qui ne devait être ni excessive (pour être dégradable dans la lumière intestinale) ni insuffisante (pour ne pas se désagréger trop rapidement dans l'eau). Les microparticules relevaient de procédures de fabrication particulière (Fig. 11) et pouvaient se présenter sous différentes formes sèches : flocons, agrégats ou capsules. Le point le plus délicat était de conférer à chaque particule une composition homogène afin que la quantité ingérée par repas, 2 à 3 microparticules, soit équilibrée du point de vue nutritionnel. Les microparticules que nous avons préparées et utilisées étaient obtenues uniquement par microagrégation. Lorsqu'elles étaient élaborées à partir de matières premières fraîches, l'alginate était utilisé comme liant, MP-alginate, tandis que les matières premières pulvérulentes étaient agglomérées en milieu aqueux à un liant, liant protéique par exemple, MP-zéine.

2.3. “ Sevrage avancé ” du bar à partir de substituts d'artémies

Il convenait d'abord de définir une méthode de référence pour tester les performances de différents substituts d'artémies (100-200 µm). Ceux ci étaient éprouvés successivement chez différents lots de larves âgées de 20 à 25 jours, maintenues jusqu'au jour 35-40 (J35-40) dans des structures d'élevage de type larvaire puis transférées dans des bassins de sevrage classique autonettoyants et nourries à partir du Sevbar® 1^{er} âge (250-400 µm) jusqu'à J50-60, un bilan étant alors établi (Fig. 10). Certains élevages étaient poursuivis jusqu'à J90, un impact tardif des

microparticules éprouvées en particulier sur la qualité apparente des alevins ne pouvant être rejeté *a priori*. Les meilleurs régimes alimentaires étaient testés à l'échelle d'un pilote expérimental, afin de valider les résultats de laboratoire et identifier les problèmes éventuels d'utilisation des microparticules dans des conditions proches de celles des éclosiers de production.

Nous avons d'abord montré, en utilisant le meilleur substitut d'artémies disponible sur le marché à l'époque des essais, Kyowa[®] B250 (60 % de protéines et 20 % de lipides par rapport à la MS) qu'il était possible de sevrer efficacement des larves âgées de 20 jours et pesant 3 mg, soit avec une avance de 10-15 jours par rapport au schéma de référence (14, 43, 45). La perte relative de croissance pondérale en fin de sevrage était acceptable (10 % lors des derniers essais) et la survie n'était pas modifiée (85-90 %), (Fig. 12). Aucune modification de la qualité apparente des juvéniles en fin de sevrage n'était observée, et, le volume d'artémies nécessaire était réduit de 80 %. Ces résultats de laboratoire avaient été confirmés lors du sevrage de 100 000 juvéniles de bar avec une avance de 13 jours par rapport au schéma d'élevage usuel (Gasset, 1993), et l'objectif fixé à la suite de ces essais était la mise au point d'un substitut d'artémies aussi performant que la MP-Kyowa[®].

Nous avons en un premier temps travaillé avec des MP-alginate qui dérivait de microparticules éprouvées chez la chevrette, (*Macrobrachium Rosenbergii*), (Fig. 12). Riches en calmar (44 % de la MS), elles étaient acceptées par 80 % des bars de 20 jours en 24 h. Différentes formulations de MP-alginate (teneur variable en protéines, lipides totaux, phospholipides, liant) avaient données des survies identiques et des performances de croissance assez proches de celles obtenues avec la MP-Kyowa[®] (45, 46, 71). Une des formules testée à grande échelle sur des bars âgés de 29 jours avait donné des résultats de survie et de croissance très satisfaisants. Les alevins de 3 mois obtenus étaient d'excellente qualité, la pratique du sevrage avec une avance de quelques jours diminuait substantiellement (35 %) le coût total de production de l'alevin. Le plus troublant étaient les malformations squelettiques, de type scoliose et lordose, observées lors de certains essais, à l'échelle du laboratoire, chez des larves de 40-50 jour. Elles touchaient entre 3 et 30 % de la population (majoritairement des poissons de petite taille) et semblaient dépendre à la fois de la durée d'utilisation des MP-alginate et de l'âge-poids des larves en début de sevrage. Les MP-alginate ne semblaient être adaptées qu'à des larves âgées de plus de 20 jours. Les mortalités élevées observées en début de sevrage lors des dernières expériences de laboratoire et les malformations squelettiques en fin de sevrage, nous avaient conduit d'une part à abandonner l'utilisation de matières premières crues dans l'élaboration des microparticules et d'autre part à nous interroger sur l'utilisation de l'alginate de sodium comme liant (suspecté de causer des troubles digestifs chez les jeunes bars même pour de faibles taux d'incorporation). De préparation délicate, les MP-alginate n'offraient pas de garantie de qualité suffisante sur le plan nutritionnel, la composition biochimique du calmar proposé sur le marché étant soumise à de fortes fluctuations selon la saison et le lieu de pêche. Le contrôle de la qualité sanitaire et bactériologique des aliments devenait difficile dès le passage à une échelle de fabrication de la centaine de kilos.

Après l'abandon des MP-alginate, d'autres procédés technologiques utilisant différents liants avaient été éprouvés et la qualité de certaines matières premières entrant dans la composition des microparticules avait été rehaussée (45). Certains ingrédients étaient préparés au laboratoire à partir de produits frais (chair de mollusques et ovaires de poissons) lyophilisés à température ambiante pour préserver les qualités natives des sources protéiques et, des poudres commerciales destinées à l'alimentation humaine (poudre de calmar, de crevette, de mollusque) étaient utilisées. Notre objectif était de vérifier si la nature ou la qualité des protéines ou tout au moins si la source de protéines n'était pas susceptible de faciliter, voir de stimuler les processus de digestion ou d'absorption des microparticules suspectées d'induire des sub-carences nutritionnelles (pas nécessairement uniquement en relation avec leur qualité nutritionnelle). L'utilisation de la zéine de maïs comme liant et de sources protéiques de choix devait faciliter la digestibilité de l'aliment. Le procédé de préparation offrait de bonnes garanties à la fabrication, ce qui laissait supposer que le transfert à l'échelle de la production industrielle ne poserait pas de difficultés majeures.

Différentes formulations de MP-zéine à teneur élevée en protéines et lipides totaux avaient été testés chez des bars de plus en plus jeunes (Tableau 4 et Fig. 12). L'acceptabilité des MP-zéine était

aussi élevée que celle des MP-Kyowa® et des MP-alginate, une supplémentation en attractants étant superflue. Leurs performances biologiques lors du sevrage de bars de 10 mg (âgés de 30 jours en raison d'une croissance anormalement lente pendant la phase alimentation à partir de proies vivantes) étaient sans comparaison avec celles du Sevbar® (71). Différentes formulations s'étaient avérées très efficaces en substitution complète des artémies chez des larves de 25 jours (8 mg de poids moyen) : la survie en fin de sevrage était de 93 % et la croissance obtenue était inférieure à celle enregistrée avec un régime artémies (30 et 40 mg de poids moyen au jour 40 et 50 respectivement) ou avec les meilleurs microparticules commerciales (50 mg de poids moyen au jour 50). Chez des larves âgées de 20 jours des résultats intéressants avaient été obtenus lors des premiers essais. La qualité apparente des bars s'était aussi améliorée par rapport aux résultats obtenus avec les MP-alginates, le taux d'anomalie squelettique n'excédait pas 10 % lors d'un sevrage pratiqué chez des larves de 4 mg (âgées de 20 jour) et aucune anomalie n'était visible lorsqu'il débutait avec des larves de 8 mg (âgées de 25 jours). Bien que ce travail ait été arrêté prématurément, il nous semblait que les MP-zéine pouvaient servir de base pour la poursuite des recherches de substituts d'artémies.

2.4. “ Sevrage précoce ” du bar à partir de substituts de brachions

Nous avons aussi montré qu'il était techniquement possible de nourrir des larves de bar dès le premier repas sans apport de proies vivantes et d'améliorer les résultats obtenus antérieurement sur cette espèce, Barnabé (1976). Même si notre investissement dans ce domaine a été essentiellement prospectif, ce résultat était important en ce sens qu'il montrait que, contrairement aux idées reçues, le sevrage dès l'entrée en vie trophique n'était pas utopique ; il était plus difficile chez le bar que chez la sole (Gatesoupe, 1983), et nécessitait un investissement en recherche. Les meilleurs substituts commerciaux de brachions éprouvés, Kyowa®, donnaient, après 2 mois d'utilisation, des survies insuffisantes, 15 % au lieu de 50 % avec la séquence alimentaire classique, susceptibles d'être rehaussées par une optimisation des conditions d'utilisation des aliments. Le problème majeur était lié aux croissances jugées insuffisantes, 5 mg au lieu de 40 mg, et au retard apparent de développement des larves susceptible de compromettre leur survie à terme de quelques mois, ce qui suggérait un problème majeur d'adéquation de l'aliment aux capacités digestives des larves (14). Les substituts de brachions disponibles sur le marché sous forme de microcapsules ou de MP agrégées s'étaient révélés peu attractifs pour les larves de bar (il fallait user d'artifices pour stimuler la prise alimentaire) et ils avaient des performances médiocres (les larves présentant un tube digestif rempli semblaient souffrir de sous alimentation). Il nous semblait par ailleurs capital d'adapter la structure d'élevage aux contraintes de gestion du milieu d'élevage imposées par une alimentation exclusivement composée et apportée impérativement en excès, avis partagé par les écloséries de production pionnières dans ce domaine.

Dans l'attente d'une formulation de substituts de brachions mieux adaptée au sevrage dès l'entrée en vie trophique, la seule alternative était d'utiliser une alimentation mixte (brachions vivants et substituts de brachions) pendant une période relais de 2 semaines environ. Par rapport à un aliment composé utilisé en régime pur, des améliorations substantielles de croissance (d'un facteur 4) et dans une moindre mesure de survie (10 %) avaient pu être obtenues en alimentation mixte en réduisant de 50 % l'apport journalier des proies vivantes jusqu'au jour 20 (14). C'était, en particulier au Japon, une pratique courante dans les écloséries travaillant sur des espèces de poissons à petites larves.

2.5. Le sevrage du bar à différents âges, bilan et perspectives

Notre investissement dans l'alimentation composée du bar a permis la mise sur le marché d'un aliment destiné au sevrage des poissons marins à partir d'un mois depuis l'éclosion, Sevbar®, et a contribué à faire progresser les techniques de sevrage du bar, dont une des conséquences a été une augmentation de la productivité des écloséries. Le sevrage du bar pouvait en effet être pratiqué à partir d'un poids moyen de 20 mg, soit avec une avance de 2 semaines en moyenne par rapport aux

pratiques en usage en production à l'époque de ces travaux, la période de transition proies vivantes et aliments composés pouvant être écourtée voir supprimée. Le Sevbar[®] permettait de doubler la survie lors du sevrage (>80 % au lieu de 40 %) et de gagner un mois d'écloserie, des poids moyens de 1,3 g étant obtenus à 3 mois au lieu de 4 mois. Le succès du sevrage était déterminé par la croissance des larves pendant le premier mois d'élevage et le choix de l'aliment sélectionné en priorité sur son efficacité alimentaire. Son prix d'achat avait peu d'impact sur le coût total de production du poisson de 3 mois, la période du sevrage étant courte (3 semaines) et les quantités nécessaires limitées. Le Sevbar[®] 1^{er} âge représentait 9 % de la biomasse totale des aliments nécessaire aux 3 premiers mois d'élevage et commercialisé à 9, 15 Euro kg⁻¹ (10 fois plus cher que les aliments courants) il intervenait à hauteur de 4 % dans le poste aliment d'un bar de 3 mois (13). En dehors des proies vivantes (50 % du coût de l'aliment) la part la plus importante revenait au Sevbar[®] 2^{ème} et 3^{ème} âge utilisé au cours du 2^{ème} mois d'élevage. Les gains escomptés justifiaient, de notre point de vue, l'emploi pendant la première semaine de sevrage d'un aliment de conception larvaire malgré un prix 10 fois plus élevé que le Sevbar[®] 1^{er} âge (aliment Kyowa B[®] commercialisé à 116 Euro kg⁻¹). Tout en étant compétitif sur le marché des aliments destinés au sevrage des juvéniles, à la fin de ces travaux il paraissait évident que le Sevbar[®] était encore améliorable tant d'un point de vue formulation qu'efficacité alimentaire.

Par contre nos travaux n'ont pas abouti à la mise sur le marché d'un substitut d'artémies, une étude pré-commerciale était menée par France Aquaculture au terme de nos travaux en alimentation-nutrition des stades larvaires. Le substitut d'artémies proposé, microparticule-zéine, semblait recevable de par sa conception et ses performances alimentaires mais des améliorations technologiques, sans modification de formulation en un premier temps, étaient nécessaires avant la mise sur le marché (prévue sous le nom de Sevbar-Starter). Cette étape était prise en charge par France-Aquaculture-Sanofi, qui a mis un terme à cette activité en 1990. Notre contribution à la mise au point d'aliments destinés aux larves peut toutefois être considérée comme majeure pour au moins deux raisons : nous avons d'une part fait progresser le concept d'aliment larvaire et défini les bases méthodologiques du sevrage des jeunes stades, et d'autre part, nous avons proposé aux éleveurs une solution relais leur permettant de sevrer le bar à partir de 20 jours, en toute sécurité, nos expériences ayant montré, avec une grande reproductibilité, que l'utilisation d'une microparticule commerciale permettait de pratiquer le sevrage du bar à partir de 3-4 mg sans perte d'efficacité et de qualité par rapport au schéma alimentaire en usage et ainsi de réduire de 80 % les besoins en artémies. La pratique d'un sevrage dès la première alimentation à partir des microparticules disponibles sur le marché à la fin des années 80 n'était pas réaliste, les performances de croissance étaient insuffisantes et la gestion des élevages trop difficile. Les tentatives de sevrage de larves de bar dès l'éclosion à partir d'une méthode éprouvée pour la carpe et de régimes alimentaires dérivés de ceux utilisés chez les poissons d'eau douce avaient données des résultats décevants (Cavalier, 1989). Les besoins en biomasse de proies vivantes pouvaient par contre être sensiblement diminués en utilisant une alimentation mixte pendant les 2 premières semaines d'élevage conformément aux recommandations des fournisseurs de microparticules et aux pratiques des éclosiers de poissons marins les plus avancées dans le domaine du sevrage.

Le taux de réussite du sevrage de jeunes larves de bar dépendait à la fois de la taille des larves à un âge donné, de l'aliment et de l'état des techniques d'élevage. Il était relativement facile d'obtenir des substituts de brachions et d'artémies d'excellente acceptabilité par un bon choix des matières premières constitutives. Il était de même aisé de créer un environnement d'élevage propice à leur acceptation rapide et en quantité suffisante par la larve. Il était par contre plus difficile d'adapter leur composition et leur conformation aux exigences digestives spécifiques de la larve d'un âge donné. A survie comparable, les meilleures formulations de MP testées à l'époque de ces travaux sur des larves de bar de différent âge n'égalaien qu'exceptionnellement les meilleures performances de croissance obtenues avec des proies vivantes. Un retard en croissance de 3 à 5 jours en moyenne était couramment observé, retard en croissance qui se retrouve encore actuellement chez la carpe dont le sevrage des larves est considéré comme relativement bien maîtrisé (Charlon et al. 1986). Il n'était pas rédhibitoire tant qu'il n'entraînait pas des anomalies de développement et des malformations squelettiques diverses caractéristiques d'un état de sous alimentation des larves. La présence d'anomalies squelettiques avec certains régimes (MP-alginate) lorsque le sevrage était pratiqué vers 3-4 mg, laissait supposer que la formulation ou les propriétés physiques ou la texture des

microparticules (ou l'ensemble) n'étaient pas suffisamment adaptés aux exigences digestives spécifiques des jeunes stades en dessous d'un stade critique que l'on pouvait situer vers le jour 20. Il pouvait en résulter une hydrolyse insuffisante des aliments et/ou des problèmes d'absorption intestinale entraînant des déficiences alimentaires. Bien qu'aucun déséquilibre nutritionnel majeur des microparticules à l'étude n'ait pu être mis en évidence par les analyses effectuées (teneur en vitamine C, en tryptophane, profil en acides gras et en acides aminés essentiels), l'hypothèse d'une carence ou d'un déséquilibre nutritionnel ne pouvait pas être rejetée. Les effets d'excès ou de déséquilibre en micronutriments par exemple, ne pouvaient pas *a priori* être exclus. Les anomalies de développement observées chez les larves pouvaient avoir des origines autres qu'alimentaires et nutritionnelles et être aggravées par les pratiques d'élevage (difficultés d'entretien des bassins et de maintien d'une hygiène satisfaisante). La qualité apparente des bars était satisfaisante avec la MP-Kyowa[®], notre référence, et, sous réserve de confirmation à plus grande échelle que le laboratoire avec les MP-zéine à l'étude (proches des MP-Kyowa[®] par le procédé de fabrication, la nature des constituants protéiques majeurs et la teneur en phospholipides).

Au terme de ce travail de 4 années en alimentation-nutrition larvaire, il nous paraissait indispensable de partir de matières premières à base de poudres (de conservation facile et de qualité contrôlable) et, sauf exception, de rejeter l'usage de matières premières fraîches présentant des garanties insuffisantes de qualité avant et pendant la fabrication et/ou mal adaptées aux poissons. C'était apparemment une erreur stratégique d'avoir voulu adapter les aliments éprouvés pour les chevrettes aux larves de poissons, les aliments se présentant sous forme de gels à base d'alginate étaient à rejeter qu'ils soient utilisés sous forme sèche (ces essais) ou humides (comme l'avait montré précédemment Métailler et al. 1979). La recherche d'une bonne stabilité de l'aliment n'était pas non plus un critère à prendre en compte en un premier temps, il fallait au contraire conférer aux microparticules une texture facilitant leur hydrolyse dans le tractus digestif des larves. Pour les mêmes raisons, il nous semblait que la qualité des sources protéiques était un gage de réussite, et il était primordial d'accorder une attention particulière à la préservation de leur qualité native par un bon choix du procédé de fabrication. Par analogie avec les résultats obtenus chez la carpe (Charlon et al. 1986), il ne fallait probablement pas sous estimer l'importance de la nature (phosphatidylinositol ou phosphatidylcholine par exemple) et de l'apport en phospholipides ; ces deux points n'ont pas été abordés au cours de ce travail (66). L'utilisation d'un nombre élevé de matières premières dans la formulation des microparticules était révélatrice de notre méconnaissance des besoins spécifiques (acides aminés, lipides, vitamines) des jeunes stades. Il fallait rechercher dans une sous-alimentation durable des larves (en raison d'un aliment mal adapté et non pas d'une alimentation insuffisante) une des causes primaires des anomalies squelettiques observées après une utilisation prolongée de certaines microparticules avant un poids « critique ». La mise au point d'un substitut de brachions semblait difficile sans recherche en physiologie digestive des jeunes larves. Nos travaux se sont poursuivis dans ce sens (J. Zambonino-Infante et C. Cahu), l'avancée majeure des connaissances de la physiologie digestive des larves de bar en réponse à différentes formulations d'aliments ayant abouti à la mise au point d'un substitut de brachions très performant dès l'entrée en vie trophique, qui a fait l'objet d'un brevet (Zambonino Infante et al., 1999) et qui devrait être disponible sur le marché des aliments destinés aux poissons sous l'appellation Gemma-Micro[®] en 2003.

THEME 3 : CAPACITES ADAPTATIVES DES JUVENILES AU MILIEU

La croissance des poissons pendant les 2 années de grossissement est étroitement dépendante de la capacité de l'éleveur à maintenir des conditions adéquates de milieu et à fournir un aliment de qualité distribué selon une fréquence précise et en quantité suffisante. Dans les meilleures conditions d'élevage, chez les poissons en général seulement 40 % de l'énergie apportée par l'aliment est disponible pour la croissance (53 % chez les poissons plats ayant un niveau d'activité métabolique relativement bas). Lorsqu'elles deviennent moins favorables, il y a une ré-allocation immédiate de l'énergie alimentaire disponible pour la croissance (et/ou la reproduction) vers les fonctions de base (locomotion, respiration, osmorégulation) et de restauration (de l'homéostasie, des agressions tissulaires, etc) conduisant dans un délai très court à une adaptation à la nouvelle situation ou dans les situations extrêmes à des mortalités aiguës. Le poisson réagit immédiatement, au-delà d'un seuil de détection, à un stimulus environnemental (assimilé à un stress) par des réponses adaptatives en cascade qui sont indépendantes de la nature de l'agent stressant, en élevage, le poisson se trouvant dans l'incapacité de fuir. Le signal nerveux, intégré en quelques fractions de secondes, suite à une stimulation de récepteurs périphériques, conduit à une réponse 1^{aire} de nature nerveuse et endocrinienne qui se traduit en quelques secondes par une libération de catécholamines dans le flux sanguin, de courte durée, et en moins de 10 minutes par une augmentation du niveau circulant de cortisol normalement limitée à quelques heures (< 6 h). Cette décharge hormonale induit quasi-immédiatement des réponses fonctionnelles (réponses 2^{aires}) sur une période de quelques heures : mobilisation des réserves énergétiques (diminution du glycogène hépatique et augmentation de la glycémie), accélération du flux circulatoire (débit cardiaque et flux sanguin branchial) et des échanges et transfert d'oxygène, modification des flux ioniques. Des modifications comportementales majeures sont associées à ces ajustements physiologiques : arrêt instantané de l'alimentation ou baisse majeure d'appétit, modification (dans un sens ou l'autre) et désorganisation de l'activité locomotrice (perte du comportement de banc par exemple), augmentation de l'agressivité, mélanisation. Si la situation défavorable se maintient, des ajustements complexes (effets 3^{aires}) permettent dans certaines limites une adaptation à ± long terme qui se traduit par la dépression du système immunitaire et une baisse des performances de croissance ou de reproduction (Fig 13). Les effets à long terme sont en étroite relation avec le coût énergétique de cette adaptation qui est susceptible d'évolution en fonction du temps (effets dose et durée).

En nous situant dans des conditions d'alimentation à satiété à partir d'un régime de référence, nous nous sommes investis, à partir de 1991, dans la détermination des conditions environnementales les plus favorables à la croissance de turbot et de bar pendant leur première année (croissance somatique). Notre choix a porté sur une approche monofactorielle ; les différents facteurs écologiques maintenus à un niveau constant ont été étudiés successivement, facteurs "déterminants" (température, salinité et photopériode) ou "limitants" (oxygène, azote ammoniacal, pH-CO₂). Pour chaque facteur, les seuils de perturbations des principales fonctions physiologiques (osmorégulation, respiration, excrétion, nutrition) et les plages optimales pour la croissance ont été déterminées par une approche intégrée. Une attention particulière a été accordée aux réponses des poissons à terme de quelques jours (phase d'acclimatation), les réponses immédiates (poisson canulé) n'étant qu'exceptionnellement étudiées. L'ensemble des expériences de ce thème a été réalisé exclusivement en circuits ouverts.

3.1. Facteurs « déterminants » : température, salinité et photopériode

La température, la salinité et la photopériode sont qualifiés de facteurs « déterminants » ou décisifs car ils exercent un effet direct sur certains récepteurs du poisson, effet ensuite traduit en augmentation ou diminution de la croissance. Leurs effets à long terme ont été étudiés sur le turbot et le bar au Centre de Brest (en dehors de l'expérience, photopériode-bar).

3.1.1. Température

Nous avons au départ étudié les effets de la température, qui joue un rôle essentiel dans la régulation de l'ensemble du métabolisme en agissant sur les réactions biochimiques et enzymatiques, chez le turbot (poids moyen de 1-100 g). La température corporelle est identique, à 1°C près, à celle du milieu ambiant et ils réagissent immédiatement à une variation de température de très faible amplitude (stimulation des capteurs périphériques, abondants dans la région céphalique).

L'ensemble des données zootechniques et métaboliques obtenues mettait clairement en évidence la nécessité de disposer de températures relativement élevées pour le grossissement du turbot au cours de sa première année (16, 27). La plage thermique correspondant au maximum de croissance se situait entre 16 et 20°C selon la taille, et elle était relevée de 2°C chez les poissons de 1 g par rapport à ceux de 40 g (Fig. 14). La prise alimentaire maximale était décalée vers les hautes températures, et les taux de conversion étaient très légèrement améliorés en limite inférieure de la plage thermique de croissance maximale. Les variations de croissance selon le régime thermique s'expliquaient en grande partie par le comportement alimentaire des poissons, le taux de croissance spécifique étant étroitement corrélé à la prise alimentaire. La consommation en oxygène évoluait en fonction de la taille et les valeurs minimales du Q10 coïncidaient assez bien avec la plage optimale de croissance (Fig. 15). Dans une certaine limite de refroidissement, 8°C, le turbot était capable de maintenir une bonne synthèse protéique, par contre tout laissait penser à quelques perturbations du métabolisme lipidique lorsqu'il était nourri à satiété à partir d'un régime très riche en lipides (28 % de la MS). Une meilleure adaptation de la formule alimentaire aux besoins spécifiques des poissons à ces basses températures et/ou un rationnement des poissons devraient permettre d'y pallier en partie. Par ailleurs, le turbot présentait une certaine plasticité d'adaptation aux conditions thermiques du littoral Manche Atlantique, les seuils létaux étant de 2-3°C et 30-33°C. L'état de confort physiologique de turbots de 70 g était satisfaisant entre 8-20°C, après une semaine d'acclimatation. Une augmentation transitoire de l'activité (Na⁺-K⁺)-ATPase branchiale révélait des difficultés relatives d'adaptation à une baisse de température de 16 à 11°C. La diminution des niveaux de T₄ (tétra-iodothyronine) après 3 mois d'exposition à 20°C semblait aussi indiquer un début de perturbation physiologique susceptible de s'aggraver avec le temps. Les perturbations transitoires du comportement alimentaire en particulier en réponse à des variations du régime thermique laissaient supposer que des fluctuations de température étaient à long terme plus pénalisantes pour le poisson que des températures stabilisées.

3.1.2. Salinité

Les poissons vivent immergés dans un fluide très proche sur un plan qualitatif du constituant de base de l'ensemble de leurs liquides corporels (cellules, milieu interstitiel, compartiment sanguin) mais différent sur un plan quantitatif. La composition ionique du milieu extérieur, où vit le poisson, étant fondamentalement dépendante de la salinité, ils sont en permanence confrontés à des forces passives de diffusion régies par les lois de l'osmose. L'osmolarité du milieu extracellulaire du poisson se situe entre 300-400 mOsmol l⁻¹, et est équivalent à une salinité de 10-11 ‰. En eau de mer les poissons doivent compenser les pertes d'eau corporelle en buvant de l'eau et en rejetant en permanence les sels excédentaires par voie branchiale. Ils sont capables de contrôler l'osmolarité et la balance ionique de leur milieu extracellulaire, dans une fourchette très étroite, le maintien de l'homéostasie intracellulaire étant indispensable au bon fonctionnement des systèmes enzymatiques. La régulation des flux ioniques et hydriques entre le poisson et le milieu extérieur est complexe et sous le contrôle de nombreuses hormones (cortisol, catécholamines, prolactine, somatotropine, hormones thyroïdiennes), la branchie jouant un rôle majeur (de nombreux échangeurs spécifiques sont présents au niveau branchial). Nous avons déterminé les capacités adaptatives du turbot et du bar à la dessalure pour une gamme de salinité stabilisée allant de 34-35 à 0 ‰ (équivalent à 1000 et 5 mOsmol kg⁻¹), représentative d'élevage en milieu océanique ou estuarien ou de sites d'élevage utilisant des résurgences naturelles d'eau douce.

Nous avons montré que le turbot est une espèce relativement euryhaline, qui ne pouvait survivre que peu de temps en eau douce (quelques heures ou jours selon la taille). Ses limites d'adaptation à la dessalure étaient, à 3-20 g, de 5-6 ‰ à court terme (3 mois), (24, 27, E, H). La croissance et la prise alimentaire n'étaient pas modifiées dans une large gamme de salinité, 10-34 ‰.

Une légère dessalure, que l'on peut situer entre 20-30 ‰ chez le juvénile de moins d'un an était parfois plus favorable à la croissance que la pleine salinité, les gains escomptés étant très faibles, 3-5 %, (Fig. 16). La consommation en O₂ prenait des valeurs minimales chez les juvéniles autour de 10 ‰, la dépense énergétique liée à l'osmorégulation étant minimale dans un milieu iso-osmotique avec le milieu intérieur du poisson. L'impact de la salinité sur la qualité de la chair n'avait pas été étudié, de premières données montraient que la teneur en eau du muscle dorsal du turbot était peu modifiée aux très basses salinités (E, H). Le turbot était capable de réguler efficacement son osmolarité en fonction du gradient osmotique jusqu'à une salinité proche de 10 ‰, et ceci dans un délai rapide, moins de 2 semaines. Il était par contre incapable de réguler efficacement sa balance hydrominérale à des salinités inférieures à 5 ‰, une baisse durable de l'osmolarité (7 ‰) et une augmentation majeure (27 ‰) de l'activité (Na⁺-K⁺)-ATPasiqne branchiale était observée ainsi que des changements majeurs de la morphologie des cellules à chlorures des branchies (24). La relative indifférence du turbot à la salinité jusqu'à 10 ‰ laisse supposer que la présence de turbot dans les zones estuariennes signalée exclusivement en cours de première année a d'autres causes que la recherche de la meilleure salinité.

Le bar est beaucoup plus euryhalin que le turbot. Entre 6 et 90 g il supportait un transfert direct de 35 à 0‰, la balance hydrominérale étant régulée en 4 jours à un niveau variable selon le gradient osmotique existant entre le milieu environnant et le milieu extracellulaire du poisson (58). Les performances de croissance du bar de 25 g étaient comparables entre 5 et 35 ‰ après 5 mois d'élevage à 22°C. Elles étaient moindres en eau douce (eau de source de composition ionique définie : Cl⁻, 51 mg l⁻¹ ; Na⁺, 37,2 ; K⁺, 4,1 et Ca²⁺, 12,2 mg l⁻¹), la croissance pondérale était ralentie après 2 mois et la sensibilité aux infections était accrue (saprolégniose). Une mortalité chronique était observée à partir du 3^{ème} mois (Fig. 16). Après 5 mois en eau douce, la perte de croissance pondérale était de 20 % par rapport aux salinités 5-34 ‰ et le taux de survie de 20 %. Dans la gamme 5-34 ‰, la prise alimentaire et le taux de conversion alimentaire étaient comparables et il n'y avait pas de perturbation de l'homéostasie hydrominérale. En eau douce, le bar était capable de réguler son osmolarité et sa chlorémie à des niveaux inférieurs à la pleine salinité (-8 et -11 % respectivement) exclusivement pendant une période limitée, 3 mois. Lors d'une exposition prolongée en eau douce, le milieu intérieur se diluait progressivement : la baisse de l'osmolarité et de la chlorémie atteignait, après 5 mois, un maximum de 60 mOsmol (-17 %) et de 30 mmol de Cl⁻ (-30 %) respectivement. L'évolution de l'activité (Na⁺-K⁺)-ATPasiqne branchiale selon la salinité présentait le même profil (courbe en U) chez le bar et le turbot, elle était minimale à 11 ‰ (isotonicité avec le milieu ambiant) et prenait des valeurs maximales en eau douce (qui ne devenaient statistiquement significatives des niveaux observés à 5-34 ‰ qu'après 4 mois). La diminution des niveaux circulants de triiodothyronine aux basses salinités confirmait qu'elles étaient éloignées des conditions optimales de vie du juvénile de bar.

3.1.3. Photopériode

La lumière peut intervenir par son spectre, son intensité et l'alternance jour-nuit ou photopériode. L'impact de la qualité de la lumière et de l'intensité lumineuse sur la croissance des poissons a été très peu étudié, les travaux ayant surtout porté sur la photopériode (Boeuf & Le Bail, 1998). L'alternance de phase éclairée (photophase) et d'obscurité (scotophase) joue un rôle important dans la synchronisation des rythmes biologiques à l'échelle du nyctémère et de la saison, initialement par la stimulation de la glande pinéale et la production de mélatonine qui est maximale pendant la scotophase. L'utilisation de photopériode longue est souvent mise à profit en éclosion, lors de transitions alimentaires (sevrage) ou lors du grossissement (éclairage des cages de salmonidés en Norvège) pour augmenter le taux d'alimentation et ainsi optimiser la croissance. Les décalages ou manipulations photopériodiques permettent aussi le décalage des cycles de reproduction chez la plupart des espèces (Devauchelle, 1980) ou de différer l'entrée en maturité sexuelle, point important à considérer chez des espèces dont le cycle d'élevage est long. Nous avons comparé la sensibilité du turbot et du bar à la photopériode.

Le turbot de 32 g s'avérait, dans certaines conditions d'alimentation (alimentation en continu pendant la phase éclairée), indifférent à la longueur du jour lorsque celle-ci se situait entre 8 et 16 h par cycle de 24 h (niveau constant, ou simulation de variation saisonnière) et à l'absence d'alternance jour nuit (éclairage continu), (23). Après 2 mois d'élevage, aucune modification de la croissance, des

performances alimentaires ou de l'état de confort physiologique des poissons selon le régime photopériodique n'était observée (Fig. 18). Une baisse des niveaux de tri-iodothyronine en fin d'expérience pour la photophase la plus courte (8 h) ou en photophase décroissante laissait présager un effet dépressif d'une réduction de la durée journalière de la phase éclairée sur la croissance à plus long terme. Des informations originales sur l'excrétion azotée étaient acquises, elles ont été confirmées dans des expériences ultérieures. L'excrétion uréique présentait un pic pendant la scotophase dont l'amplitude et l'étalement dépendaient du régime photopériodique : pour les photophases de 8 et 12 h, elle était maximale pendant une courte période, 2-3 h, qui débutait 3 h après la fin de la période éclairée. Tout laissait penser que l'excrétion uréique répondait à un rythme endogène synchronisé par l'alternance jour nuit, ce point particulier qui n'a pas pu être abordé dans ce travail, mériterait d'être élucidé.

Les performances de croissance de bars de 90 g étaient comparables après 105 jours d'exposition à une photophase stabilisée allant de 8 à 16 h par cycle de 24 h avec simulation de l'aube et du crépuscule, les meilleurs résultats étaient obtenus pour la photophase la plus longue, 20 h, (58). Le bar présentait un pic d'activité alimentaire à l'aube d'une durée de 2 h. L'absence d'alternance jour nuit, avait un effet dépressif sur la prise alimentaire, l'efficacité alimentaire et en conséquence sur la croissance qui était particulièrement marqué en obscurité totale (Fig. 28). En obscurité totale et en photophase courte (4 h), l'état physiologique des bars en fin d'expérience se différenciait de celui des autres lots par une osmolarité plus élevée qu'en photophase longue et des niveaux circulants de tri-iodothyronine plus bas. Le jeune bar était, pour une intensité lumineuse optimale, plus sensible aux conditions d'éclairage que le turbot, et l'usage d'un éclairage continu était déconseillé.

3.2. Facteurs « limitants » : azote ammoniacal, oxygène et pH-CO₂,

Les contraintes économiques d'une aquaculture à la recherche d'une forte productivité imposent parfois l'utilisation de densités élevées de poissons et, pour les élevages à terre, une réduction maximale des apports d'eau dont le corollaire est une diminution du potentiel de dilution des déchets produits par le catabolisme des poissons (composés azotés, CO₂) et par les excès d'aliments lorsque l'alimentation n'est pas optimisée. Une diminution de la disponibilité en oxygène dissout est souvent associée à l'accumulation de composés azotés et à l'acidification de l'eau. Ces facteurs du milieu peuvent, selon leur niveau, ralentir la croissance et ils obligent à respecter un certain seuil, minimum pour l'O₂, maximum pour les composés azotés ou à travailler dans une gamme de valeur donnée (il faut ainsi éviter des pH ambiants trop élevés ou trop bas). Les effets dépressifs sur la croissance d'autres polluants exogènes (hydrocarbures, pesticides, métaux lourds etc) et de traitements médicamenteux ne peuvent pas être écartés. Nos travaux ont porté sur l'azote ammoniacal (expériences réalisées à Brest et à Palavas-Les-Flots), sur l'oxygène (hypoxie, niveaux stabilisés ou fluctuants), le pH ambiant et le CO₂ (expériences réalisées à Palavas-Les-Flots sur le bar).

3.2.1. Azote ammoniacal total, AAT

De l'ensemble des déchets azotés issus du catabolisme protéique (rejet de 25-40 g d'azote ammoniacal Kg⁻¹ d'aliment ingéré) et des excès d'aliments, l'azote ammoniacal est de loin le plus toxique, les risques de toxicité des nitrites n'étant réels que lors de dysfonctionnement des systèmes de recyclage de l'eau (22). C'est un neurotoxique du système nerveux central qui entre passivement dans le poisson essentiellement sous forme de NH₃ et s'accumule dans les différents tissus à des niveaux variables selon la capacité d'excrétion et de détoxification des poissons qui admet des limites (effets dose et durée). Au départ de nos travaux sur l'AAT (NH₄⁺ + NH₃), il y avait très peu de données dans la littérature sur l'influence de la concentration ambiante en AAT sur les performances des élevages de poissons marins. Les références disponibles concernaient essentiellement les espèces d'eau douce et la toxicité aiguë. Pour les espèces d'eau douce, les travaux relatifs à la toxicité chronique étaient anciens et selon une étude de l'US EPA, Environmental Protection Agency, (1998), peu étaient conformes aux standards expérimentaux exigés par les recherches en éco-toxicologie. Les résultats sont exprimés en AAT et NH₃ conformément aux recommandations de l'EPA.

Les seuils de toxicité aiguë ont été établis chez le turbot, le bar et la daurade (poids, 6-150g), (15). Les 96-h CL50 (concentration létale pour 50 % de la population) se situaient dans une fourchette relativement large, 25-60 mg l⁻¹ AAT ambiant soit en moyenne 1,5-3 mg l⁻¹ NH₃ (Tableau 5). Chez le bar et le turbot, les concentrations létales pour une durée d'exposition excédant la semaine étaient de l'ordre de 35 mg l⁻¹ AAT, soit 1 mg l⁻¹ NH₃ (Tableau 6). Ces seuils létaux à court terme correspondaient à des valeurs excessivement élevées (par rapport aux maxima de 8 mg l⁻¹ exceptionnellement observés en élevage). Chez les poissons marins les seuils toxicité aiguë de l'AAT seraient sensiblement du même ordre que soit l'espèce, compte tenu de la forte variabilité intraspécifique observée (liée tant à l'histoire des poissons qu'aux conditions de réalisation des tests). Les seuils de perturbation de la croissance (LOEC, plus faible concentration ayant un effet observable) chez les juvéniles de turbot et de bar pouvaient être fixés à 8 mg l⁻¹ d'AAT en moyenne avec des valeurs extrêmes de 4 et 16, (en moyenne 0,24 mg l⁻¹ NH₃, valeurs extrêmes de 0,9 et 0,5) pour une durée d'exposition de 1 à 3 mois (Tableau 6). Le seuil de sécurité en terme de croissance (NOEC, plus forte concentration sans effet observable), n'avait pas pu être établi avec précision à partir de la gamme de concentration étudiée. Un niveau d'AAT supérieur à 4-5 mg l⁻¹ AAT (0,10-0,15 mg l⁻¹ NH₃) avait très vraisemblablement dans un délai relativement court, 1-3 mois, un impact sur la croissance des juvéniles de turbot comme du bar même dans les conditions d'élevage les meilleures pour la croissance. Ces valeurs sont relativement courantes dans les élevages à haute densité. Les valeurs de l'EC50 et de l'EC20 (concentration ayant un effet de 50 ou 20 % sur le paramètre étudié) ont pu être établies pour le turbot et le bar (Fig. 19 et 20). Les poissons strictement marins seraient plus tolérants à l'AAT que les poissons en eau douce (Russo & Thurston, 1991 ; US EPA, 1998).

Dans des conditions d'alimentation non limitantes, la baisse des performances de croissance en présence de valeurs anormalement élevées en AAT ambiant était toujours associée à une réduction du taux d'alimentation. Le TCS était fortement corrélé à la prise alimentaire moyenne, sans modification de l'efficacité alimentaire pour des expositions n'excédant pas un mois. L'ampleur de la perte d'appétit et la vitesse de reprise de l'appétit initial (ou éventuellement le niveau de reprise alimentaire) étaient un des meilleurs indicateurs de l'intensité du stress lié à une augmentation brutale des niveaux d'AAT (19, 20). Par contre, il semblait qu'une baisse durable du taux d'alimentation (aux plus fortes concentrations) se traduisait à terme de 3 mois par une diminution des performances alimentaires des turbots : augmentation du taux de conversion alimentaire et diminution du taux d'utilisation et d'efficacité protéique. Des modifications de la composition biochimique corporelle des poissons n'étaient observées que lors de perturbations majeures prolongées de la prise alimentaire et se traduisaient par une accumulation d'eau vraisemblablement dans les compartiments extracellulaires, ce qui aurait pu être confirmé par l'analyse de la composition biochimique du muscle.

Pour une espèce donnée la toxicité de l'AAT était dépendante de nombreux facteurs. Nous avons montré que la sensibilité du turbot à l'AAT était modulée par les conditions d'exposition, dans le sens d'une augmentation (exposition prolongée, hypoxie environnementale modérée) ou à l'opposé d'une diminution (pré-acclimatation à des concentrations faibles). Les seuils de tolérance (LOEC) étaient en effet d'autant plus faibles que la durée d'exposition était augmentée, la durée d'exposition d'un mois recommandée pour les études d'écotoxicologie était jugée insuffisante pour l'étude des effets à long terme de l'AAT en raison de la croissance relativement lente des poissons étudiés (20). Chez des turbots exposés à une concentration de 6 mg l⁻¹ d'AAT ambiant, la perte relative de croissance était 2 fois plus élevée en hypoxie modérée (40 % de la saturation en O₂) qu'à 75% de la saturation (données non publiées). Une acclimatation à une faible concentration d'AAT depuis 4 semaines augmentait par contre l'aptitude du turbot à survivre à des décharges importantes d'AAT dans l'eau ; par rapport à un lot témoin, la 96-h CL50 était majorée de 20 % (22). Dans la gamme de poids étudiée, aucun effet de la taille des poissons n'avait pu être mis en évidence. Par ailleurs, la capacité de récupération en croissance des poissons après le retour en situation normale se révélait très élevée, mise en évidence d'une croissance compensatrice chez le bar permettant de compenser le déficit en croissance des lots exposés pendant 2 mois à des concentrations en AAT supérieures aux concentrations usuelles (publication soumise).

Nos expériences ont montré que les capacités d'adaptation du turbot à la présence d'AAT exogène dans le milieu d'élevage étaient élevées en ce sens que des altérations majeures et durables de l'état physiologique des poissons n'étaient observées, pour des durées d'exposition variables selon la concentration, que lorsque leur survie était compromise à court terme. Dès qu'un poisson se trouvait en présence de concentrations anormalement élevées d'AAT, quelle qu'en soit la cause, il y avait entrée d'AAT essentiellement sous forme de NH_3 et diffusion dans la masse corporelle en moins d'une heure (21). Selon le niveau des concentrations ambiantes, il s'adaptait définitivement (stabilisation des niveaux d'AAT plasmatiques en moins d'une heure, absence de perturbation de l'homéostasie hydrominérale) ou temporairement. Dans ce dernier cas, différents états d'équilibre entre le sang et le milieu extérieur se succédaient au fur et à mesure que les capacités d'excrétion et de détoxification du poisson étaient affectées par la durée d'exposition. A partir d'un certain niveau de concentration d'AAT dans le sang et les tissus, le poisson n'arrivait plus à réguler ses fonctions vitales (perturbations majeures de l'ensemble des fonctions et état de stress révélé par une cortisolémie élevée), le seuil de toxicité était atteint. L'ammoniémie ou plus précisément son augmentation par rapport au niveau de base, était un des meilleurs descripteurs de l'intensité des perturbations provoquées par l'AAT (Fig. 21). Elle fournissait à la fois des indications sur les effets dose et durée (son dosage dans l'eau et dans le sang est aisé mais nécessite de travailler sur des poissons dont l'état nutritionnel est connu). Nous avons montré que le turbot ne pouvait survivre que quelques heures ou jours, à des doses en AAT plasmatique de 30 mg l^{-1} (niveaux de toxicité aiguë) et pouvait tolérer pendant 2 mois des doses de 20 mg l^{-1} d'AAT plasmatique (niveau de toxicité chronique). Le seuil de perturbation de la croissance était de $7-10 \text{ mg l}^{-1}$ d'AAT plasmatique, soit 3 fois le niveau de référence chez des turbots à jeun. Sous réserve d'une meilleure connaissance des contraintes et des limites d'utilisation de cet indicateur, il semblait qu'il puisse avoir une valeur prédictive des seuils de perturbations de la croissance et de la survie chez d'autres espèces que le turbot (19, 55). Les différences de tolérance à l'AAT entre espèces ou stades de développement ainsi que les effets bénéfiques d'une pré-acclimatation seraient en rapport avec la capacité de détoxification de l'AAT au niveau cérébral qui devrait pouvoir être évaluée par le taux d'activité spécifique de la glutamine synthétase dans ce tissu. Si les mécanismes adaptatifs à court terme avaient été décrits chez de nombreuses espèces de poissons, une des originalités de nos travaux est d'avoir mis en évidence qu'ils ne sont pas sensiblement différents lors d'une exposition prolongée à des concentrations en AAT sub-létales (article soumis).

3.2.2. pH- CO_2

L'eau de mer est un milieu naturellement tamponné, des variations du pH dans le sens d'une alcalinisation (marais) ou le plus souvent d'une acidification (bassin et cages d'élevage) peuvent toutefois être observées. En élevage intensif, lorsque l'eau est réutilisée, des pH de 6 sont mesurés en l'absence de disposition particulières (injection de soude), (Blancheton, 2000). Cette acidification résulte principalement de la dissolution du CO_2 rejeté par les poissons ($250-360 \text{ g de CO}_2 \text{ Kg}^{-1}$ d'aliment consommé) et secondairement de la production de CO_2 par les bactéries impliquées dans la nitrification (baisse de $0,15-0,2$ unité de pH entre l'entrée et la sortie du filtre biologique). Dans ces systèmes d'élevage "contrôlés" les concentrations en CO_2 sont en moyenne 5-10 fois plus élevées qu'en système ouvert ($20-25 \text{ mg l}^{-1}$). Les poissons réagissent à des variations de CO_2 et de pH ambiant qui sont décelées par les chémorécepteurs branchiaux externes et internes induisant des adaptations respiratoires immédiates et métaboliques à plus long terme. En l'absence de données sur les effets à long terme de l'acidification du milieu chez les poissons marins et/ou de l'accumulation en CO_2 , 2 expériences ont été réalisées à Palavas-Les-Flots chez des bars de 100-125 g (58, 59).

Les limites inférieures et supérieures de la plage de pH optimale pour la croissance étaient de 6,5 et 8 lorsque les niveaux de CO_2 n'excédaient pas 4 mg l^{-1} (Fig. 22). Les limites de survie étaient de 5 et 9 unités de pH, les premières mortalités apparaissant après quelques heures d'exposition à ces valeurs extrêmes. En dehors d'une régulation de la prise alimentaire selon le pH (baisse marquée d'appétit en eau acide), les réponses adaptatives à long terme n'avaient pas pu être précisées (arrêt accidentel de l'expérience). La croissance n'était pas modifiée tant que les concentrations en CO_2 ambiant n'excédaient pas 40 mg l^{-1} (pH ambiant de 6,6). Une réduction de 50 % des performances de croissance était observée pour des valeurs proches de $65 \text{ mg CO}_2 \text{ l}^{-1}$ (pH ambiant de 6,2). Elle résultait

d'une baisse simultanée de la prise alimentaire et des performances alimentaires. L'état de confort physiologique des bars, évalué après 23 et 61 jours d'exposition, mettaient en évidence des modifications majeures de l'équilibre acide-base (Fig. 23). Les concentrations en CO₂ total dans le plasma (peu différentes de l'alcalinité totale, la majeure partie du CO₂ se trouvant sous forme de HCO₃⁻) étaient positivement corrélées à la concentration en CO₂ ambiant. L'augmentation du flux entrant de HCO₃⁻ étant couplée avec celle du flux sortant de Cl⁻ (échangeur HCO₃⁻/Cl⁻), la chlorémie évoluait en sens inverse et les valeurs du pH extracellulaire fluctuaient autour de 7,4-7,5, indépendamment de la concentration ambiante. L'importance des dépôts calciques dans les tissus n'avait pas été évaluée. Le bar de 100 g ou plus tolérait une large gamme de pH et CO₂ ambiant, du moins sur une période de 2 mois et lorsque les autres facteurs écologiques étaient à leur meilleur niveau connu.

3.2.3. Oxygène

L'oxygène est indispensable au poisson car il lui permet d'oxyder les nutriments et d'utiliser leur énergie, d'abord pour assurer les fonctions vitales et, si en excès, pour grandir. Sa disponibilité en milieu aquatique est relativement limitée et soumise à de fortes variations dans l'espace (stratification selon la température, la salinité, les courants) et dans le temps (à l'échelle du nyctémère, de la saison) qu'il est techniquement possible de tamponner, voire d'éviter lorsque les élevages sont pratiqués à terre (en utilisant des systèmes d'oxygénation). Les poissons sont très réceptifs à une baisse de la concentration en O₂ ambiant (chémorécepteurs branchiaux et buccaux), qui induit dans l'immédiat une hyperventilation (le volume d'eau inspirée par unité de temps peut être multiplié par 5 ou 20) et à plus long terme (chémorécepteurs branchiaux internes sensibles à la pO₂ du sang artériel) des ajustements circulatoires (bradycardie et augmentation du débit cardiaque). L'impact d'une hypoxie chronique (baisse du niveau d'O₂) ou d'une hyperoxie chronique (sursaturation en O₂) était mal connu au début de ces travaux, en raison des difficultés techniques rencontrées pour stabiliser les niveaux d'oxygène pendant plusieurs semaines en grands bassins alimentés en eau courante. Les premiers travaux sur l'hypoxie chez le turbot et le bar ont été réalisés dans le cadre d'une thèse (26, 29, I), puis complétés chez le turbot (28 et article *in press*).

3.2.3.1. Hypoxie, niveau stabilisé

Nous avons montré que la croissance du turbot ou du bar était déprimée pour des concentrations en O₂ ambiant relativement élevées. Chez le turbot une baisse de 10 % de la croissance pondérale était observée autour de 77 % de la saturation (6 mg l⁻¹ d'O₂) sur une période relativement courte, 7 semaines (26, 29). Le déficit en croissance par rapport à la normoxie était dépendant du niveau d'O₂ ambiant, le TCS était réduit de moitié (EC50) pour une concentration en O₂ ambiant de 50 % de la saturation (4 mg l⁻¹ d'O₂), (Fig. 24). Par ailleurs, chez les 2 espèces étudiées, l'impact sur la croissance était du même ordre entre 5 et 3,2 mg l⁻¹ d'O₂, du moins en 6 semaines. Chez le turbot de 50-100 g, les limites d'adaptation se situaient autour de 2,5-2 mg l⁻¹ d'O₂, comme l'indiquait l'arrêt d'alimentation. Le turbot juvénile ne pouvait survivre plus d'une heure à des concentrations de 0,75-1 mg l⁻¹ d'O₂, le seuil létal était du même ordre chez le bar, 1 mg l⁻¹ à 20°C. Chez des bars de 50-100 g, un refus d'alimentation était observé autour 2,5-3 mg l⁻¹ O₂. La similitude de réponse du bar et du turbot entre 5 et 1 mg l⁻¹ d'O₂, laissait penser que le seuil de perturbation de la croissance du bar était peu différent de celui du turbot, il se situait autour de 6 mg l⁻¹ d'O₂.

Confrontés à une situation d'hypoxie brutale, et dans l'incapacité de fuir, une des premières stratégies mise en place par les poissons consiste à diminuer, dans certaines limites, les dépenses énergétiques globales par une régulation de l'appétit et de l'activité natatoire. Chez le turbot et le bar, nos travaux confirmaient une diminution de la prise alimentaire spontanée (et ainsi des dépenses liées à la digestion). Particulièrement marquée les premiers jours (réduction de moitié les 2 premières semaines), elle était suivie d'une reprise partielle d'appétit et les capacités des poissons à utiliser l'aliment ingéré redevaient maximales. La similitude des performances de croissance des poissons en situation d'alimentation spontanée réprimée (auto-rationnement à 3,5 mg O₂.l⁻¹) ou volontairement rationnée sur la même base, confirmait que les différences de performances de croissance entre une situation hypoxique et normoxique étaient, pour la gamme de concentrations étudiée, essentiellement imputables au niveau d'alimentation des poissons. Les niveaux de MO₂ et d'excrétion azotée des

poissons nourris et en activité normale étaient en rapport direct avec la prise alimentaire et variaient ainsi avec la concentration en O₂ ambiant. Par contre, la MO₂ en condition de métabolisme standard était stabilisée à un niveau variable selon l'espèce quelle que soit la concentration en O₂ ambiant (26, 28). Aucune perturbation de l'homéostasie ni signe de stress n'avaient pu être mis en évidence sur une période de 45 jours, l'adaptation des poissons à une hypoxie modérée (concentration en O₂ >3,5 mg l⁻¹) se faisait en moins de 2 jours.

3.2.3.2. Hypoxie, niveau fluctuant

Nous avons aussi montré (article *in press*) que l'exposition du turbot à des chocs hypoxiques sévères répétés (20% de la saturation en O₂, pendant une heure, 5 fois par semaine) avait un impact plus marqué sur la croissance que des niveaux équivalents maintenus constants. Cet effet aggravant s'expliquait à la fois par des modifications de la prise alimentaire et une baisse de l'efficacité alimentaire des poissons. Un retour à un appétit normal était observé 6 h après l'application du choc hypoxique. L'acclimatation des poissons à des chocs hypoxiques répétés, n'avait eu qu'un très faible impact sur leur aptitude à survivre à un choc hypoxique sévère. Les survivants à cette mise à l'épreuve ayant entraîné 50 % de mortalité avaient accusé, sur une période d'une année, une croissance comparable à un lot témoin, précédée initialement d'une stimulation de la croissance (croissance compensatrice) ce qui mettait clairement en évidence la capacité très élevée de récupération du turbot. Une exposition de quelques heures à une hypoxie sévère (20% de la saturation en O₂) induisait cependant, en 2 à 4 h, des perturbations physiologiques majeures de toutes les fonctions et le passage en métabolisme anaérobie (Fig. 25).

3.2.3.3. Hyperoxie, niveau stabilisé

Nous avons montré, chez le turbot, que les effets bénéfiques d'une sursaturation en O₂ dans la gamme 100-224 % de la saturation, sur les performances de croissance étaient négligeables (pas de gain significatif en croissance sur une période d'un mois). L'augmentation de faible amplitude de la prise alimentaire en hyperoxie était toutefois suffisante pour induire une augmentation (non significative en un mois) de la teneur corporelle en lipides (effet non recherché). L'hyperoxie n'avait aucune conséquence visible sur l'excrétion azotée, sur la consommation en O₂, ni sur l'état de confort physiologique du poisson en dehors d'une modification de l'équilibre acide base (d'amplitude modérée jusqu'à 147 % de la saturation en O₂) résultant de l'hypoventilation (acidose respiratoire). Le turbot disposait d'une excellente capacité à s'adapter très rapidement et durablement à des hyperoxies allant jusqu'à 350 % de la saturation. Le principal intérêt de l'hyperoxygénation des élevages est d'éviter les situations hypoxiques qui sont perturbatrices pour les poissons et accessoirement d'écourter la période d'adaptation à des changements de conditions d'élevage en stimulant le comportement alimentaire des poissons.

3.3. Bilan des capacités adaptatives des juvéniles de turbot et de bar

Nous avons clairement mis en évidence, chez le turbot et le bar, qu'une bonne adaptation au milieu conditionne sa capacité de croissance et définit la plage optimale d'action des principaux facteurs écologiques (pris un à un et maintenus à des niveaux stabilisés sur des périodes de 1 à 6 mois). La notion d'optimum ou préférentiellement de plage optimale de croissance, correspond pour une espèce donnée prise à un stade de développement donné, au niveau du facteur considéré offrant une croissance maximale pour un coût énergétique marginal minimum. Pour un facteur écologique donné, elle est délicate à définir car pour une espèce donnée, elle varie avec l'histoire du poisson (acclimatation préalable ou non), son état nutritionnel (sous-alimentation ou malnutrition), son âge (phase du cycle d'élevage). A ces paramètres biologiques, il faut ajouter un facteur temps (durée d'exposition). Dans cette étude monofactorielle, les conditions de stabulation des poissons ont été les meilleures connues et il n'y a pas eu de restriction alimentaire, par contre il ne nous a pas été possible de mener l'ensemble des expériences sur des poissons "standards" d'origine connue.

Le turbot a, au cours de sa première année, des capacités d'adaptation remarquables aux eaux côtières ou estuariennes du littoral Atlantique. Il trouve la meilleure expression de sa croissance vers

17-19°C. En dehors de ces limites, les performances de croissance sont étroitement dépendantes de la température, les capacités d'adaptation étant étendues à une gamme thermique beaucoup plus large, 8-10°C et 23-25°C, qui varie selon l'âge des poissons. La température a un impact majeur sur la capacité à grandir des poissons, sans commune mesure avec celui des autres facteurs du milieu. Il faut le prendre en compte en priorité dans le choix d'un site d'élevage et/ou d'une température d'élevage. Le turbot est relativement euryhalin, en ce sens qu'il s'adapte bien et rapidement à des salinités allant jusqu'à 10 ‰ (iso-osmolarité) sans modifications majeures des performances de croissance dans la plage de salinité 10-35 ‰. La limite inférieure de salinité compatible avec une survie maximale sur une période n'excédant pas un mois est 3-5 ‰. C'est une espèce relativement indifférente aux conditions d'éclairage, une intensité lumineuse proche de 200 lux en surface (1 W m^{-2}) et une scotophase de 6 h par cycle de 24 h sont conseillées. L'utilisation d'une période d'éclairage plus courte (12-16h) n'a toutefois pas d'incidence sur les performances de croissance sous réserve que l'accès à l'aliment ne soit pas limitant. Si l'utilisation de sites estuariens relativement tamponnés sur le plan thermique est envisageable pour le grossissement du turbot, en France, les meilleures conditions d'élevage semblent réunies dans des sites à terre du littoral Atlantique disposant de volumes suffisants d'eaux de forage chaude, de qualité (afin de limiter le réchauffement estival et le refroidissement hivernal). Les systèmes d'élevage « contrôlés » où la température peut être stabilisée autour de 17-18 °C, sont à privilégier ; leur implantation géographique a peu d'importance. Les données actuellement disponibles laissent penser que le *preferendum* thermique du turbot n'est pas fondamentalement modifié selon leur origine géographique, les études menées sur des stades juvéniles montrant que les populations de la Mer du Nord (Islande) sont peu différenciées de celles de l'Atlantique sud (Espagne) (Imstrand et al., 2000). Le rabaissement des températures optimales de croissance avec l'âge coïncide assez bien avec la distribution spatio-temporelle des turbots dans leur habitat naturel : le premier été, le jeune turbot fréquente l'estran, la zone de balancement des marées (présence accessoire en embouchure de rivière), avant de s'éloigner progressivement vers des zones plus profondes et plus froides pour poursuivre sa croissance et se reproduire, (Déniel, 1981).

Le bar a une distribution géographique plus sud que le turbot ; c'est une espèce ubiquiste qui se rencontre dans des milieux extrêmement diversifiés de l'Atlantique à la Méditerranée (lagunes côtières, embouchure de fleuves) et qui effectue des migrations saisonnières marquées dont le déterminisme est assez mal connu (Barnabé, 1976). C'est une espèce eurytherme, qui en élevage trouve la meilleure expression de sa croissance dans des eaux plus chaudes que le turbot. La plage optimale de croissance de la population " Méditerranée Ouest " est relativement large, 20 et 25°C au cours de la première année, la limite haute étant de 29°C pour des expositions prolongées (publication en cours). Elle n'est pas connue avec précision pour les autres populations (décalage probable de 2°C vers le bas pour la population " Atlantique "). C'est une espèce beaucoup plus euryhaline que le turbot, de bonnes performances de croissance sont obtenues jusqu'à une salinité de 3 ‰, mais le juvénile de bar n'est toutefois pas capable de s'adapter à l'eau douce sur une longue période (plus de 3 mois). Il faut observer que chez le jeune bar, comme chez la plupart des espèces, l'iso-osmoticité, correspondant à une valeur minimale de l'activité ($\text{Na}^+ - \text{K}^+$)-ATPase des microsomes de la branchie (Jensen et al., 1998) et de la MO_2 (Claireaux & Lagardère, 1999), n'a aucun effet majeur sur la croissance ce qui laisse supposer que le maintien d'une homéostasie des différents fluides du poisson, condition *sinequa non* de la vie, a un coût énergétique relativement faible. Il est estimé à 1 à 2 % des besoins énergétiques de base (Jobling, 1995). Les capacités d'osmorégulation du bar sont susceptibles de subir des variations saisonnières, d'être modulées par la taille des poissons et leur origine génétique (population océanique ou lagunaire de bar par exemple) et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau douce (qui peuvent être très variables d'un site d'élevage à l'autre). L'euryhalinité du bar est mise à profit avec un succès relatif pour élever ou stabiliser la température dans certains sites d'élevage méditerranéens en utilisant en mélange des résurgences d'eau douce chaudes (> 16 C). Bien que peu sensible aux conditions d'éclairage, un cycle photopériodique et une photophase longue (> 12 h), sont recommandés en cours de première année d'élevage.

Des 3 facteurs « déterminants » étudiés, température salinité et photopériode, seule la température a un impact majeur sur les performances de croissance ; un bon choix de la température d'élevage est donc primordial. Le niveau d'adaptation des poissons à la température n'a pas pu être défini avec précision à partir des indicateurs physiologiques utilisés dans ce travail (réponse de faible

amplitude pour la gamme thermique étudiée, éloignée des limites de survie), les informations les plus intéressantes ayant été fournies par le niveau d'alimentation ou de consommation en oxygène. La manipulation de la salinité ne laisse envisager, dans le meilleur des cas et exclusivement pour le turbot, que des améliorations extrêmement limitées, par contre elle étend l'accès à des sites d'élevage diversifiés, le bar pouvant être élevé en eau très dessalée, sans perte de productivité. Les valeurs prises par plusieurs indicateurs physiologiques, osmolarité, ions, $(\text{Na}^+ - \text{K}^+) - \text{ATPase}$ des microsomes de la branchie permettent d'avoir une bonne estimation de la salinité du milieu où vit le poisson et de se positionner par rapport à l'iso-osmolarité (coût minimal de l'adaptation). Le turbot et le bar sont peu sensibles à la photopériode dans la mesure où les conditions d'éclairement ne limitent pas l'accès à l'aliment. Il a été observé dans diverses situations d'élevage que l'expression d'un comportement alimentaire et natatoire normal chez le turbot et le bar est plus affectée par l'intensité lumineuse (et la qualité spectrale) que par la photopériode, domaines peu étudiés à ce jour. En plus des informations pratiques qu'apporte l'étude des effets à long terme des facteurs du milieu « déterminants », pris un à un, elle pose de nombreuses questions d'intérêt plus fondamental en particulier sur les stratégies adaptatives développées par l'espèce pour s'adapter à des situations environnementales le plus souvent très instables (à l'échelle du nyctémère, de la saison) et complexes (interactions entre facteurs du milieu). Chez le bar par exemple, de fortes interactions entre T° et salinité existent : l'utilisation de salinité élevée (37 ‰) rehausse de quelques degrés la température de croissance maximale et, aux basses salinités les meilleurs résultats sont obtenus entre 17 et 19 °C (Carrillo et al. 1986). Dans le milieu naturel, le bar modifie pour des raisons indéterminées (effets combinés de la T° et de la photopériode), son rythme alimentaire selon la saison : il est de type diurne en été et de type nocturne en hiver (Aranda et al. 1999).

Dans les systèmes d'élevages « contrôlés » re-utilisant l'eau (circuits recyclés) et devant pour des questions de rentabilité utiliser des charges élevées ($>50-60 \text{ kg m}^{-3}$ pour le bar ou $>50-60 \text{ kg m}^{-2}$ pour le turbot), avec la température, les facteurs du milieu « limitants » prennent une importance capitale. L'oxygène est le plus important et c'est le plus facile à contrôler. Il est recommandé de maintenir le niveau d' O_2 proche de la saturation par une suroxygénation en continu. Les performances de croissance des juvéniles de bar et de turbot sont affectées dès que le niveau d'oxygène devient inférieur à 6 mg l^{-1} (baisse de croissance de 40 % pour des niveaux en O_2 stabilisés autour de 5 mg l^{-1} , ce qui correspond à des valeurs observées en sortie de bassins dans certaines fermes d'élevage). Les baisses de performances de croissance en hypoxie s'expliquent principalement par une réduction de la prise alimentaire sans perte d'efficacité après une période d'acclimatation d'une à 2 semaines. Pour des concentrations en O_2 supérieures à 3-3,5 mg l^{-1} , qui se situent au-dessus du seuil de dépendance respiratoire, 1,5 mg l^{-1} chez le turbot adulte, l'état de confort physiologique ne peut pas se différencier de celui de poissons en normoxie à partir des indicateurs utilisés. La tolérance à l' O_2 du bar et du turbot pourrait être comparée à celle de la truite, jugée plus faible (Pedersen, 1987), en déterminant par exemple leur capacité de réagir à un stress additionnel.

Une charge excessive en azote ammoniacal total, AAT, et une acidification excessive sont à craindre dans les systèmes d'élevage « contrôlés ». Des niveaux en AAT supérieurs à 4-5 mg l^{-1} ($>0,10-0,15 \text{ mg l}^{-1} \text{ NH}_3$ environnementales les plus favorables à l'élevage) peuvent avoir, dans les conditions, dans un délai plus ou moins long un impact sur la croissance du turbot et du bar. Les normes actuellement retenues pour le dimensionnement des unités de traitement de l'eau, 2 mg l^{-1} AAT, semblent acceptables (Blancheton, 2000). L'ammoniémie ou plus précisément son augmentation par rapport à un niveau de base, est un des meilleurs descripteurs de l'intensité des perturbations provoquées par l'AAT. Elle est fortement corrélée à la concentration ambiante et son dosage dans l'eau et dans le sang est aisé. Chez le turbot les doses d'AAT plasmatique létales à terme de quelques jours et de 2 mois sont connues (30 et 20 mg l^{-1} d'AAT respectivement), le seuil de perturbation de la croissance se situant entre 7-10 mg l^{-1} d'AAT plasmatique (en moyenne 3 fois le niveau de référence). Il serait intéressant de comparer la pertinence de cet indicateur avec celui de la glutamine synthétase du cerveau, plus difficile à doser et à utiliser pour faire un diagnostic. Par ailleurs, une acidification de l'eau de mer jusqu'à 6,5 unités de pH ou une accumulation en CO_2 n'excédant pas 35-40 mg l^{-1} ont peu d'incidence sur les performances de croissance du bar à terme de 2-3 mois. Le niveau de CO_2 plasmatique permet d'évaluer l'état de confort physiologique du poisson. Il nous semble important de préciser sur des périodes d'élevage plus longues les seuils de tolérance

des poissons marins au couple pH-CO₂, la progression des connaissances ayant amené chez les salmonidés en eau douce à revoir à la baisse le seuil de tolérance à l'hypercapnie (Fivelstad et al. 1998).

Les données acquises dans ce travail chez des juvéniles de turbot et de bar pris au stade juvénile sont majeures mais incomplètes en ce sens que les interactions entre les facteurs environnementaux majeurs (température-O₂, température-AAT, AAT-pH par exemple) n'ont pas été étudiées, et qu'elles ne sont pas directement transposables à toutes les phases de l'élevage. A une sensibilité extrême des poissons à une variation de faible amplitude d'un facteur de milieu (se traduisant d'abord par des modifications comportementales), il est possible d'opposer des capacités d'adaptation très élevées, dont les conséquences sur la croissance sont étroitement dépendantes du coût énergétique de l'adaptation avec un effet couplé dose et durée. Après un choc hypoxique sévère ou une décharge massive d'AAT ayant induit 50 % de mortalité, quelques heures après le retour aux conditions d'élevage favorables il y a reprise d'appétit et la croissance est stimulée (croissance compensatrice). Une exposition prolongée à une situation environnementale très éloignée des conditions optimales et induisant un arrêt prolongé de l'alimentation admet très vraisemblablement un point de non-retour, ce qui n'a pas été considéré dans ce travail. Les performances de croissance sont en grande partie expliquées par le niveau d'alimentation des poissons, une forte corrélation entre le taux de croissance spécifique et la prise alimentaire été mise en évidence chez le turbot dans différentes situations d'élevage (Fig.26). La modulation de l'appétit des poissons par les facteurs environnementaux a été récemment décrite dans différents systèmes d'élevage, extensifs et intensifs (Bégout-Anras et al. 2001). Sur un plan appliqué, ce travail a fourni des normes d'élevage et permis de faire évoluer en temps réel certaines pratiques d'élevage des entreprises, relèvement des niveaux d'oxygène et abaissement des niveaux d'AAT par exemple. Les informations sur les capacités adaptatives et les limites de tolérance à différents facteurs écologiques peuvent de même servir à la compréhension des problèmes occasionnellement rencontrés dans les écosystèmes côtiers et estuariens (pollution azotée, acidification de l'eau, baisse des niveaux d'oxygène). Le niveau dans le sang par exemple de certains indicateurs physiologiques peut fournir des informations sur la qualité de l'eau et constituer des indicateurs de pollution : AAT plasmatique, pollution azotée ; alcalinité totale plasmatique, baisse du pH ambiant ; lactacidémie, hypoxie sévère.

CONCLUSIONS GENERALES

Nos travaux ont permis de faire progresser les connaissances en pisciculture marine intensive, cette forme d'élevage reposant sur un approvisionnement régulier en juvéniles, en nombre et en qualité, qui suppose que la reproduction en captivité soit d'abord assurée. Les difficultés réelles de l'élevage des poissons marins commencent dès l'éclosion, la larve étant de petite taille et avec très peu de réserves vitellines à l'inverse des salmonidés qui n'ont pas réellement de stades larvaires. En un mois la larve va considérablement évoluer sur le plan morphologique et comportemental et l'ensemble des fonctions physiologiques va progressivement, selon une séquence programmée génétiquement, atteindre un stade de maturité proche de celui de l'adulte. Pour toutes les espèces étudiées (turbot, sole, bar et daurade) la première semaine d'élevage est soumise à la capacité de l'éleveur à assurer en quelques jours (2-4 jours) le passage à une alimentation exogène, à base de brachions puis d'artémies, ou d'artémies exclusivement (sole), dans des conditions d'élevage favorables à un développement harmonieux des larves. La valeur nutritionnelle des proies vivantes et leur qualité sanitaire sont capitales, mais difficiles à contrôler. Une attention particulière doit être accordée, pour les espèces les plus sensibles, à l'environnement bactérien des proies vivantes, extrêmement variable selon les pratiques d'élevage (utilisation d'aliments inertes peu coûteux et d'enrichissements extemporanés pouvant devenir excessifs). Nous avons proposé une méthode pour l'élevage de larves de poissons marins " en eau claire " qui fait appel à des techniques relativement complexes et admet beaucoup de variantes. Même si l'essentiel était fait sur un plan connaissances biologiques et techniques pour plusieurs espèces à la fin des années 80, il restait encore beaucoup à découvrir de la larve, de son système sensoriel, de ses besoins alimentaires, de ses exigences environnementales en particulier les tous premiers jours, afin d'atténuer la variabilité des résultats obtenus d'une ponte à l'autre chez certaines espèces (turbot) et augmenter la productivité des écloséries. Même si elle était jugée le plus souvent acceptable par les entreprises, y compris chez le turbot (survie à un mois de l'ordre de 20 % en moyenne annuelle), des améliorations substantielles (intégrant la phase reproduction) étaient envisageables.

En première approximation, la larve de poisson marin a atteint la taille des salmonidés à l'éclosion, en un à deux mois selon les espèces et, est devenue apte à utiliser des aliments composés de qualité courante, à être sevrée. Chez une espèce réputée très difficile à sevrer, la sole, cette étape capitale avait été franchie en 1980, et pour le turbot, avec une année de décalage grâce à la mise au point, par le laboratoire nutrition de l'institut (Guillaume et al. 1999), d'aliments expansés très performants et souples d'utilisation (possibilité de réhydratation et d'incorporation d'attractants chimiques). Les progrès spectaculaires dans le domaine du sevrage des poissons plats ont été rendus possibles par la disponibilité en larves de qualité satisfaisante et l'amélioration des méthodes générales de sevrage (gestion des élevages facilitée par la suppression des fonds de sable et la distribution en continu des aliments). Pour toutes les espèces étudiées, le sevrage a été pratiqué à partir d'un mois (poissons pesant 50-100 mg), la survie a été portée à plus de 80 % (au lieu de quelques % pour la sole et le turbot) et les poids moyens obtenus en sortie d'éclosérie ont été doublés en quelques années. L'aliment composé destiné au sevrage a subi des améliorations notables à la fin des années 80 par une simplification de formule et ses conditions d'utilisation pour le sevrage du bar à partir d'un mois ont été optimisées ce qui a permis des gains considérables par rapport aux aliments commerciaux (survie doublée, amélioration de la croissance et obtention de poids moyens de 1g avec un mois d'avance). Une des valorisations de nos travaux sur l'optimisation des aliments destinés au sevrage à partir d'un mois a été la commercialisation en 1989 d'un aliment destiné au sevrage de juvéniles de poissons marins, le Sevbar[®], par France-Aquaculture-Sanofi.

Le sevrage des stades larvaires est beaucoup plus délicat que celui des juvéniles (le système digestif se met en place progressivement pendant le premier mois), et nécessite des aliments spéciaux appelés microparticules en raison de leur petite taille. Nous avons contribué à faire progresser les connaissances dans le domaine du sevrage des larves en montrant en particulier que les substituts d'artémies les plus performants disponibles sur le marché permettaient d'avancer de 2 semaines le

sevrage du bar par rapport au schéma classique. La pratique du sevrage à partir de 20 jours (d'un poids de 20 mg, " poids critique ") selon une procédure bien définie permettait d'obtenir des juvéniles de qualité (confirmée à une échelle " pilote ") avec une baisse substantielle (80 %) de la consommation en artémies, permettant ainsi de faire face à des difficultés croissantes d'approvisionnement en oeufs d'artémies. L'élaboration de substituts de brachions, se présentant sous forme sèche, semblait difficile sans investissement en recherche. La seule alternative était d'utiliser une alimentation mixte dès les premiers jours d'élevage, ce qui ne répondait pas complètement à la demande des éclosiers. Au terme de notre travail en nutrition larvaire, une formulation d'un substitut d'artémies élaboré à partir de matières premières pulvérulentes était proposée. Le passage à l'échelle de fabrication préindustrielle et la validation de ses performances à l'échelle du " pilote " afin de s'assurer d'une bonne qualité apparente des juvéniles ne se sont pas faits, en raison de la cessation des activités nutrition de France-Aquaculture-Sanofi en 1990. Ce travail s'est poursuivi à l'institut (J. Zambonino-Infante et C. Cahu) et à l'Inra (Bergot) et a abouti à la mise au point d'un aliment de performance comparable à celle des artémies lors d'une utilisation dès la première alimentation (brevet d'invention, Zambonino-Infante et al. 1999).

Notre apport à la maîtrise des cycles biologiques a plus concerné le début du cycle d'élevage, la phase éclosion, que le grossissement. A différents niveaux, nous avons contribué à montrer que l'élevage des larves en eau " claire " (eau courante sans apport d'algues), à haute densité (40-80 larves l⁻¹) suivi d'un sevrage à partir de 50-100 mg (25-35 jours) était applicable à différentes espèces de poissons marins tempérés (turbot, sole, bar, daurade) ou tropicaux (bar tropical, ombre). La production scientifique majeure de cette période de recherche en zootechnie et en alimentation des jeunes stades a été la rédaction de 4 articles de synthèse dans des ouvrages techniques. Les nombreux échanges nationaux et internationaux avec d'autres laboratoires de recherche et/ou avec des entreprises privées ainsi que les articles publiés ont permis la diffusion du savoir faire de l'institut sur la phase éclosion. Ils ont ainsi contribué à l'émergence de la pisciculture marine en Europe, turbot en Galice (invitation à un séminaire sur le turbot en 1989), morue en Norvège (participation à un groupe de travail sur la morue organisé par la FAO en 1981 et formation de chercheurs et techniciens norvégiens en 1983-84), bar et daurade en Grèce et en Turquie (cycles de formations FAO-Medrap, 1992, 1993).

Notre investissement sur le grossissement des poissons plats a mis en exergue la difficulté d'obtenir les premières tailles commerciales en moins de 2 années depuis l'éclosion dans les conditions naturelles du littoral français. Les faibles croissance et survie de la sole en conditions intensives (bassins), essentiellement en raison d'une alimentation inadaptée, ont conduit au retrait de cette espèce des programmes aquacoles français quelques années après la Grande Bretagne (la sole s'est maintenue en Europe comme espèce modèle pour des études spécifiques, élevages extensifs et repeuplement). Le turbot est une espèce qui se prête à l'élevage à forte densité, les performances de croissance étant étroitement dépendantes de l'alimentation et des facteurs environnementaux. Des progrès majeurs dans les techniques d'élevage ont été obtenus en utilisant des granulés secs (abandon définitif, en France, des « pâtons humides » à la fin des années 1980). L'écart entre les croissances obtenues et le potentiel de l'espèce (supérieur aux données initiales) s'explique en grande partie par les conditions thermiques des élevages (très variables d'un site à l'autre). La croissance des juvéniles et adultes est assurée essentiellement en bassins sans technique bien établie, l'élevage en cages ayant été abandonné récemment en France faute de disposer de sites abrités. Pour cette phase de l'élevage, après avoir accompagné le développement initial, nous n'assurons actuellement pour le turbot qu'un rôle de conseil (invitation en 2001 du JICA, Agence japonaise de coopération internationale ayant un programme pour la valorisation de la mer Noire).

Les recherches que nous menons depuis quelques années sur les capacités adaptatives du bar et du turbot, âgés de 3 mois à 1 an, ont permis de définir dans des situations simples (approche monofactorielle et niveaux stabilisés) les conditions environnementales (température, dessalure, photopériode, décharge d'azote ammoniacal, diminution du niveau d'oxygène, acidification de l'eau) les meilleures pour la croissance et de les hiérarchiser selon leur impact sur une période excédant rarement plus de 3 mois. La durée d'exposition relativement courte limite l'apport de ces travaux à la modélisation de la croissance. La température et l'oxygène ont un impact majeur sur la croissance,

leur niveau étant relativement facile à stabiliser dans les systèmes d'élevage « contrôlés » (ou recyclés). Une attention particulière doit aussi être accordée au niveau d'AAT (risque majeur d'auto-pollution en conditions d'élevage intensives) et de CO₂ (acidification excessive de l'eau) nécessitant l'usage de procédures spécifiques de traitement de l'eau recyclée. L'utilisation d'indicateurs physiologiques globaux (métabolisme général) ou spécifiques d'une fonction donnée (osmorégulation, excrétion, respiration) a permis de définir les conditions optimales de confort physiologique dans des situations simples. Les répercussions sur les performances de croissance dépendent essentiellement du coût énergétique de l'adaptation à moyen et long terme, qui est d'autant plus élevé que l'on s'éloigne des conditions optimales de croissance et qui est relativement difficile à évaluer sans travaux d'énergétique. Le turbot comme le bar est instantanément perturbé par une variation du milieu même de faible amplitude et capable de réagir en urgence (mise en oeuvre sur une très courte période de mécanismes adaptatifs puissants et coûteux) et de s'adapter rapidement (quelques heures ou jours) temporairement (baisse progressive de l'efficacité des mécanismes adaptatifs) ou durablement à des conditions d'élevage plus ou moins éloignées des conditions optimales. Une acclimatation correspond au retour à l'état initial (adaptation parfaite). Nous avons mis en évidence que quel que soit le facteur du milieu considéré, ce n'est que dans des situations extrêmes, dont les signes précurseurs les plus évidents sont un arrêt durable d'alimentation, que des perturbations majeures de l'ensemble des fonctions physiologiques sont observées : balance hydrominérale, équilibre acide-base, excrétion azotée, niveaux circulants des hormones thyroïdiennes et du cortisol. Par ailleurs lorsque l'alimentation se fait à la demande (manuellement ou à partir d'auto-nourrisseur), le comportement alimentaire est un bon indicateur de la condition générale du poisson et ainsi de son niveau d'adaptation aux conditions imposées. Les connaissances sur la physiologie environnementale et les normes de qualité d'eau chez le turbot et le bar sont disponibles sous forme de publications. Une approche multifactorielle simulant les conditions environnementales rencontrées en production est jugée nécessaire, et reste à faire.

Sur un plan pratique, les résultats obtenus sur la capacité adaptative des poissons aux facteurs écologiques, bien que limités au pré-grossissement et début de grossissement, sont susceptibles d'être intégrés en temps réel par les éleveurs français (à titre d'illustration, le rehaussement du niveau d'oxygène des bassins a permis à une ferme de bar d'augmenter la productivité de ses élevages). Les normes d'élevage, basées sur la qualité d'eau, permettent de fixer les limites à l'intensification des élevages et de dimensionner les systèmes d'élevage « contrôlés » re-utilisant le plus souvent l'eau. Elles ont permis de fournir au Ministère de l'Agriculture et des Pêches de premiers éléments à l'évaluation de l'état de bien être des poissons en élevage. La disponibilité d'indicateurs d'état de confort physiologique des poissons (selon la qualité d'eau) peut, dans certaines limites et en particulier en cas de crise majeure constituer une aide à l'analyse des problèmes rencontrés en élevage ou dans les écosystèmes côtiers, estuariens, ou des systèmes d'élevage extensifs (marais, lagunes). Une modification de la prise alimentaire doit aussi être considérée comme un indicateur de perturbation du poisson, mais il ne renseigne pas sur l'origine du stress. L'extrapolation des conditions de milieu les plus favorables à la croissance de stades juvéniles aux dernières étapes de l'engraissement devrait pour une espèce donnée être accessible sans investissement particulier de la recherche. Par contre les normes de qualité d'eau établies sur des populations non identifiées sur le plan génétique et à partir d'aliments de référence sont susceptibles d'être modulées par l'amélioration des performances des aliments destinés au grossissement et par l'utilisation de souches sélectionnées.

PROSPECTIVES

Les travaux sur les capacités adaptatives du turbot et du bar aux conditions environnementales que nous menons depuis 1991, sont susceptibles de se poursuivre dans les 5 prochaines années selon plusieurs axes (adaptation et systèmes d'élevage, adaptation et bien être des poissons, interactions adaptation et nutrition ou génétique) et de s'étendre à de nouvelles espèces. Ceci impose de rechercher des indicateurs de niveau d'adaptation (ou selon les sensibilités, d'état de confort physiologiques ou d'état de santé) prenant en compte le bien-être des poissons mais aussi la sécurité du consommateur. Selon les moyens disponibles et les possibilités de collaboration, l'étude des mécanismes adaptatifs pourra aussi être développée.

Dans l'immédiat, les informations acquises sur le bar dans des situations simples (approche monofactorielle et niveau stabilisé du facteur étudié) seront complétées à l'échelle de l'institut par l'analyse de situations d'élevage plus complexes représentatives de conditions rencontrées en production. Les systèmes d'élevage "contrôlés" qui reposent sur un apport d'eau neuve aussi limité que possible et utilise divers procédés de traitement de l'eau représentent des outils d'investigation particulièrement intéressants permettant d'aborder, selon différentes stratégies, les effets de synergie ou d'antagonisme entre les principaux facteurs du milieu et/ou de simuler des cycles saisonniers (thermiques et photopériodiques par exemple). La qualité physico-chimique et biologique de l'eau, définie par le système de recyclage utilisé, les caractéristiques des filtres biologiques et les procédés de traitement de l'eau (UV, ozonation, lagunage à haut rendement, est difficile à caractériser dans le détail et elle est susceptible d'évolution importante dans le temps avec l'accroissement des biomasses en élevage (Blancheton, 2000). A ce jour, les systèmes d'élevage "contrôlés" induisent chez le bar (retenu comme modèle à l'Ifremer) une baisse de croissance de l'ordre de 20 % sur un cycle d'élevage par rapport à un système ouvert. Chez le turbot, les procédures de traitement de l'eau les plus novatrices (ozone, supports bactériens des filtres biologiques etc) causent des perturbations majeures de croissance sur le long terme (après 6-12 mois). L'optimisation d'un système d'élevage recyclé (et le dimensionnement des unités de traitements de l'eau) ne peut se faire sans prendre en compte l'état de confort physiologique du poisson et son état de santé sur un cycle d'élevage complet. Une approche multifactorielle intégrée est en cours sur le bar dans les unités expérimentales de Palavas-Les-Flots. L'analyse des résultats biologiques sera rendue possible par une hiérarchisation des effets des facteurs du milieu "limitants" liés à ce système d'élevage (CO₂, azote ammoniacal, pH, matières en suspension) établie cette année chez le bar en circuit ouvert dans des conditions d'oxygénation et d'alimentation contrôlées (G. Lemarié, analyse en cours). La poursuite de notre collaboration avec l'équipe "aquaculture en système contrôlé" de Palavas-Les-Flots va permettre de caractériser le niveau d'adaptation des poissons à partir des indicateurs physiologiques qui se sont révélés les plus pertinents dans des situations d'élevage plus simples. L'adhésion de l'équipe pathologie et immunopathologie de Palavas-Les-Flots à la démarche va permettre de caractériser l'état de santé du poisson par des mises à épreuve bactérienne ou virale et par l'étude des réponses immunitaires aspécifiques. L'allongement de la durée d'expérimentation jusqu'à l'obtention de tailles commerciales va aussi nous permettre de déterminer dans quelle mesure la qualité de chair du poisson est affectée par la qualité de l'eau du système d'élevage (ce qui nécessite la collaboration de l'équipe Valorisation des Produits de l'institut).

La prise en compte du bien-être du poisson en élevage est devenue incontournable afin de répondre à la demande sociétale de protection des animaux en élevage. Ces 3 dernières années nous avons mené de premiers travaux sur l'objectivation du bien-être des poissons (truite arc-en-ciel et bar) en collaboration avec l'équipe SCRIBE (Station Commune de Recherche en Ichtyophysiologie, Biodiversité et Environnement) de l'Inra Rennes, et en réponse à une sollicitation du Ministère de l'Agriculture et des Pêches (DGAL) et de la Fédération Française d'Aquaculture. L'utilisation de densités d'élevage élevées (> 30 kg m⁻³ pour la truite) étant accusée de nuire au bien-être des poissons, la DGAL recherchait des éléments scientifiques permettant de caractériser le bien-être des poissons afin de mettre en place des textes réglementaires au niveau du Conseil de l'Europe. En dehors de sa dimension éthique (rôle de l'animal dans la société), le bien-être animal résultant du niveau d'adaptation des animaux aux conditions d'élevage et du coût énergétique de cette adaptation

(définition admise par la communauté scientifique) notre activité de recherche s'est étendue au bien-être des poissons. Il était en effet indispensable, et intéressant sur le plan scientifique, de montrer que la densité des élevages des poissons, et son impact sur le bien-être des poissons, ne pouvait pas être considérée sans prendre en compte la qualité de l'eau et le mode d'alimentation. Le but fixé initialement était d'objectiver le bien-être par une approche globale du problème, grâce à des indicateurs identiques à ceux utilisés dans les autres filières d'élevage (AFSSA), indicateurs devant traduire le niveau de confort physiologique des poissons, leur état de santé et/ou d'intégrité corporelle, leur potentialité à exprimer des comportements normaux, en plus des performances de croissance et de la qualité de chair (jugés nécessaires mais insuffisants). A l'heure actuelle, nous avons pu proposer au Ministère des normes de qualité d'eau pour le grossissement du bar et du turbot, et, pour la truite arc-en-ciel et le bar, une première grille d'évaluation de leur état apparent (aspect général du poisson et niveau d'érosion ou de nécrose des nageoires). Aucun indicateur physiologique n'a pu être proposé, les indicateurs physiologiques intégrateurs testés (osmolarité, balance ionique, équilibre acide base, tri-iodothyronine) se sont révélés d'une sensibilité insuffisante pour les situations expérimentales testées (réponse de faible amplitude), inexploitable sans référence à un lot témoin ou pas adaptées aux situations de production (la cortisolémie par exemple).

Il serait intéressant de poursuivre ces travaux sur la recherche de critères d'évaluation du bien-être des poissons selon les conditions d'élevage en les étendant à des critères immunologiques et comportementaux, sous réserve qu'ils soient applicables en situation de production. Nous avons mis en évidence que dans les systèmes d'élevage très intensifs le mode d'alimentation peut induire des déformations irréversibles des nageoires qu'il convient d'éviter. Le niveau sonore et ses fluctuations (ou les vibrations) sont aussi vraisemblablement des critères à prendre en compte pour assurer aux poissons un niveau de confort de vie acceptable. L'application systématique, au même titre que la qualité de chair du poisson, des critères de bien-être actuellement disponibles, à l'ensemble des expériences réalisées devrait, malgré leurs limites actuelles, permettre de progresser dans la caractérisation d'une "qualité de vie" satisfaisante pour le poisson. Les travaux sur le bien-être pourraient aussi s'étendre à la détermination des conditions de manipulation les plus respectueuses du bien-être des poissons (transport intra et entre fermes) et éventuellement à l'optimisation des techniques d'abattage (demande urgente). Celles-ci doivent intégrer une insensibilisation du poisson et une mise à mort dans les délais les plus courts tout en préservant la qualité de chair ; ces recherches nous éloigneraient de l'adaptation et nécessiteraient une collaboration avec des équipes de neurophysiologie afin d'explorer le registre de la douleur et de la mort chez les poissons.

Les travaux de recherche sur l'adaptation des poissons aux principaux facteurs écologiques ont jusqu'à présent été conduit sur des populations de poissons d'élevage nourris à partir de régimes alimentaires standard, sans qu'aucune attention particulière n'ait été accordée à leur histoire, origine génétique et/ou à la nature de leur régime alimentaire. L'étude de la flexibilité de l'adaptation aux facteurs du milieu déterminants (T° et S %) chez les 3 populations de bar identifiées (Atlantique, Méditerranée Ouest et est) revêt un intérêt particulier. Le conditionnement nutritionnel des poissons, selon en particulier le régime lipidique et vitaminique, a vraisemblablement de même un impact majeur sur leurs capacités adaptatives au milieu. Il serait intéressant de reprendre les études préliminaires faites ces dernières années sur le thème stress-vitamines ; la capacité adaptative de la daurade était éprouvée par un stress à l'azote ammoniacal (M. F. Coustans-Gouillou) et de les étendre à d'autres facteurs. Les acides gras essentiels déterminant la fluidité et les fonctionnalités des membranes, le régime alimentaire lipidique peut moduler les capacités d'adaptation des poissons à leur environnement. Il est envisagé d'aborder dès le début 2003, chez le bar, l'étude des interactions entre la nutrition et l'adaptation par une approche intégrée comme dans les travaux précédents (performances de croissance, efficacité alimentaire, niveau d'activité métabolique et état de confort physiologique) qui sera étendue à l'analyse des réponses adaptatives de certains organes ou tissus cibles. Les interactions entre le régime thermique et le niveau d'apport lipidique de l'aliment (teneur AG n-3) seront étudiées en un premier temps. l'accent sera mis sur la réactivité des poissons lors d'un stress aigu selon le conditionnement et sa capacité de récupération par l'étude de fonctions physiologique ciblées (activité de nage, osmorégulation, cardio-respiration) et par les modifications survenues dans la branchie, l'épithélium intestinal et le cœur (composition lipidique détaillée et niveau d'activité de certaines enzymes impliquées dans le métabolisme général ou plus spécifique au

tissu étudié). L'étude des interactions température-nutrition requiert la collaboration de plusieurs chercheurs de l'institut et de laboratoires associés (Créma-Lhoumeau par exemple) et un élargissement de la collaboration à des équipes extérieures est souhaitable.

La recherche d'outils performants permettant de bien caractériser *in vivo* ou à partir de tests *in vitro* le niveau d'adaptation des poissons à une situation donnée nous semble primordial. Le plus souvent les indicateurs physiologiques courants sont insuffisants en dehors de situations extrêmes (limites de survie) et ont été jusqu'à présent peu utilisés après des mises à l'épreuve. Les mises à l'épreuve régulières des poissons permettant d'exacerber leur réactivité doivent être développées et leur limites d'utilisation précisées : stress environnemental aigu sans changement de bassins (mise à sec, nâge forcée, choc hypoxique) ou pratiqué en enceinte spécifique (tunnel de nâge) et/ou, selon les possibilités, épreuve virulente bactérienne (vibriose, turbot par exemple) ou virale (nodaviruse, bar par exemple) et étude de la réponse immunitaire par des méthodes non invasives (IgM, recherche d'anticorps). Il serait de même intéressant d'éprouver sur des tissus cibles comme le foie selon les situations examinées, des marqueurs biochimiques et moléculaires utilisés en écotoxicologie : par exemple protéines totales (réponse aspécifique), EROD (activité cytochrome P450), HSP 70 (protéotoxicité), Catalase, Glutathion total et glutathion-S-Transférase, superoxyde dismutase (stress oxydant.) ou des marqueurs de dysfonctionnements métaboliques (transaminases et désaminases, lipases, thermo-isoenzymes). Des tests *in vitro* sur des tissus cibles (globule rouge, cellules dissociées de foie) ou à partir de cultures cellulaires (peau, branchie, foie) devraient de même pouvoir être appliqués à l'étude des capacités adaptatives des poissons. Les outils de la génomique fonctionnelle (transcriptomique, protéomique et bioinformatique) peuvent être utilisés pour approcher les gènes exprimés en réponse à l'adaptation à différents facteurs écologiques. Une collaboration avec l'équipe « Génétique poissons » de l'institut (Ky C.L.) a été établie en 2002 afin de compléter une étude (non présentée dans ce mémoire) de la capacité adaptative du bar à la température, bar " Méditerranée Ouest " conditionné pendant 3 mois à une large gamme de température, 13 et 29°C (analyses en cours).

Plusieurs autres axes de recherche originaux sur l'adaptation des poissons aux conditions d'élevage sont possibles, en collaboration avec des partenaires extérieurs à l'institut. Ils pourraient en particulier être orientés sur les effets à long terme de situations d'élevage définies : étude des stratégies mises en œuvre pour diminuer les dépenses énergétiques compressibles (activité de nage, alimentation) et épargner l'allocation énergétique disponible pour la croissance ; étude des mécanismes qui régulent le comportement alimentaire et en particulier rôle des principales hormones impliquées ; étude des stratégies respiratoires mises en œuvre pour augmenter l'efficacité des échanges avec le milieu ambiant, optimiser la gestion énergétique au niveau tissulaire et cellulaire et déterminer les conséquences sur les autres fonctions physiologiques. Ces études sont très peu fréquentes en grande partie parce qu'elles exigent des moyens expérimentaux importants qui sont disponibles à l'institut. L'intégration de la truite arc-en-ciel dans l'étude des mécanismes adaptatifs du bar pourrait permettre une comparaison (à l'échelle de la population, de l'organisme comme de la cellule) avec une espèce d'eau douce relativement primitive sur un plan évolution, mais domestiquée et utilisée comme modèle d'étude dans de nombreux domaines de recherche (physiologie, génétique, nutrition)

Enfin, le besoin de diversification des espèces de poissons pour satisfaire les demandes du marché et des producteurs français nous amènera, en toute logique, à travailler sur les conditions d'élevage les plus favorables aux nouvelles espèces sélectionnées, initialement Gadidés (en cours) et Thonidés (lorsque des juvéniles de qualité, de pêche ou nés en éclosion, seront disponibles en nombre suffisants). L'expérience acquise en zootechnie en particulier pendant la phase éclosion devrait permettre de résoudre dans un délai plus ou moins long selon les espèces la production de juvéniles de nouvelles espèces (de type Atlantique, Méditerranéen ou tropical), une fois la reproduction en captivité obtenue. Une stratégie d'étude des *preferendum* thermique et hyalin et de l'aptitude à l'intensification pourra être définie à partir des travaux menés sur la première espèce éprouvée. A différents niveaux selon les espèces retenues, et pour les différentes phases de l'élevage, les recherches en physiologie environnementale appuieront le développement qu'il se fasse à terre (en intensif et en systèmes clos), en cages au large ou sur la bande côtière (en système intermédiaire).

Références citées dans le mémoire

Thèses

- A- Alayze J.P., 1979. Mise au point de circuits fermés permettant d'étudier l'influence de différents facteurs sur la croissance de larves et juvéniles de poissons marins- Action de la lumière et de la salinité. Thèse 3ème Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 145 pp.
- B- Le Bègue E., 1982. Etude morphologique et expérimentale sur la pigmentation de larves et de juvéniles de sole (*Solea vulgaris* Q.) et de turbot (*Psetta maxima* L.). Thèse 3ème Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 165 pp.
- C- Morinière P., 1983. Etude de la croissance de la sole (*Solea vulgaris* Q.) en élevage intensif. Thèse 3ème Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 80 pp.
- D- Batelier F. Y., 1984. Données actuelles sur l'élevage du turbot (*Scophthalmus maximus*) et sa pathologie. Application pratique : contribution à la vaccination du turbot contre la vibriose. Thèse pour le Doctorat Vétérinaire, Faculté de Médecine de Créteil, 98 pp.
- E- Scherrer P., 1984. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la consommation d'oxygène du juvénile de turbot, *Scophthalmus maximus* L. (phase nurserie). Université de Bretagne Occidentale, Brest, 151 pp.
- F- Cousin J. C. B., 1986. Etude histologique, histochimique et histopathologique du turbot, *Scophthalmus maximus*, au cours de son développement. Thèse 3ème Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 214 pp.
- G- Boulhic M., 1991. Recherches d'indices de jeune chez la larve de sole, *Solea solea* (Linnaeus, 1758) : approche expérimentale et application dans le Golfe de Gascogne. Thèse 3ème Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 129 pp.
- H- Gaumet F., 1994. Contribution à l'étude des capacités d'adaptation au milieu et de croissance chez le turbot (*Scophthalmus maximus*) en fonction des facteurs écologiques, salinité et température. Thèse 3ème Cycle, Université de Rennes I, 190 pp.
- I- Pichavant K., 2000. Contribution à l'étude des capacités adaptatives du turbot (*Scophthalmus maximus*) et du bar (*Dicentrarchus labrax*) à une hypoxie exogène : approches métaboliques et cellulaires. Université de Bretagne Occidentale, Brest, 147 pp.

Articles

- Aranda A., F. J. Sanchez-Vasquez, and J.A. Madrid, 1999. Influence of water temperature on demand-feeding rhythms in seabass. *J. Fish Biol.*, 55 : 1029-1039.
- Barnabé G., 1976. Contribution à la connaissance de la biologie du loup *Dicentrarchus labrax* (L.) (Poisson Serranidae). Thèse Université de Montpellier, 426 pp.
- Bégout Anras M.L., M. Beauchaud, J. E. Juell, D. Coves and J. P. Lagardère. 2001. Environmental factors and feed intake : rearing systems. *In* Food intake in fish. D. Houlihan, T Boujard and M Jobling (Eds), Blackwell Science, Oxford, 189-215.

- Blancheton J. P., 2000. Developments in recirculation systems for Mediterranean fish species. *Aquacult. Eng.* 22, 109-120.
- Boeuf G. and P. Y. Le Bail, 1999. Does light have an influence in fish growth. *Aquaculture*, 177 : 129-152.
- Carrillo M., S. Zanuy and E. R. Kuhn, 1991. Seasonal changes in thyroid activity of male sea bass (*Dicentrarchus labrax* Linnaeus 1758) (Perciformes: Serranidae) adapted to different salinities. *Sc. Mar.* 55 :431-436.
- Cavalier F., 1989. Alimentation artificielle des larves de bar (*Dicentrarchus labrax*) en conditions expérimentales. Aspects zootechniques et morphologiques. Doctorat Spécialité Biologie des organismes, Université de Montpellier, 211pp.
- Charlon N., Durante H., Escaffre A. M. and P. Bergot., 1986. Alimentation artificielle des larves de carpes (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*, 131 : 303-314.
- Claireaux G. & J. P. Lagardère, 1999. Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *Neth. J. Sea Res.*, 42 :157-168.
- Connes, R & K. Benhalima, 1983. Ultrastructure de l'intestin du loup (*Dicentrarchus labrax* L.) au cours du développement larvaire. *Bull. Soc. Zool.*, 109 : 19-33.
- Coves D., G. Dewavrin, G. Breuil and N. Devauchelle, 1991. Culture of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) In CRC handbook of Mariculture, Finfish Aquaculture. McVey (Ed.), CRC Press publication, Boston, 2 : 3-20.
- Déniel C., 1973. Nutrition et croissance du jeune turbot, *Scophthalmus maximus* L. (Téléostéens, Bothidés). Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Brest, 149 pp.
- Déniel C., 1981. Les poissons plats (Téléostéens-Pleuronectiformes) en baie de Douarnenez : reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scopthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. Thès d'Etat, Université de Brest, 476 pp.
- Devauchelle N. 1980. Etude expérimentale sur la reproduction, les œufs et les larves de bar, *Dicentrarchus labrax*, daurade, *Sparus aurata*, mullet, *Liza ramada*, rouget, *Mullus surmuletus*, sole, *Solea solea*, turbot, *Scophthalmus maximus*. Doctorat de 3^{ème} cycle, Université de Brest, 194 pp.
- Fivelstad S., H. Haavik, G. Lovik and A.B. Olsen, 1998. Sublethal effects and safe levels of carbon dioxide in seawater for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.) : ion regulation and growth. *Aquaculture*, 160 : 305-316.
- Gasset, E., 1993. Trois essais marqués et transformés. *Aquarevue*, 50 : 24-32.
- Gatesoupe F. J., 1983. The weaning of sole, *Solea solea*, achieved before metamorphosis with high growth and survival rates. *Aquaculture*, 32 : 401-404.
- Girin M., 1978. Méthodes de production de 3 poissons marins, le bar, la sole et le turbot. Thèse Université de Paris VI, 202 pp.
- Guillaume J., S. Kaushik, P. Bergot and R. Métailler (eds), 1999. Nutrition et alimentation des poissons et crustacés. Editions Inra-Ifremer, Paris, 485 pp.
- Imsland, A. K., T. M. Jonassen, A. Foss, R. D. Fitzgerald, S. E. Wenderlaar Bonga, G. Naevdal and S. O. Stefansson, 2000. Geographic variation in growth and food conversion efficiency of juvenile Atlantic halibut and turbot : evidence of local adaptation and consequences for aquaculture. EAS Special Publication, 28 : 302.

- Jensen, M. K., Madsen S.S. and K. Kristiansen K., 1998. Osmoregulation and salinity effects on the expression and activity of Na⁺, K⁺ATPase in the gills of European seabass, *Dicentrarchus labrax* L. *J. Exp. Zool.* 282 : 290-300
- Jobling M., 1995. Bioenergetics : feed intake and energy partitioning. *In* Fish Ecophysiology, Fish and fisheries series 9 (Rankin J. C. and Jensen F. B. eds), London Chapman & Hall, 1-44.
- Métailler, M., C. Manant et C. Depierre, 1979. Microparticules alimentaires inertes destinées à l'élevage larvaires des poissons marins. Utilisation des alginates. *Proc. World Symp. Finfish Nutr. Fishfeed Technol.*, Schr. Bundesforschungsanst. Fisch. Hamb., 15 : 181-190.
- Pedersen, C. L., 1987. Energy budgets for juvenile rainbow trout at various oxygen concentrations. *Aquaculture*, 62 : 289-298.
- Purdom C. E., A. Jones and R. F. Lincoln, 1972. Cultivation trials with turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 1 : 213-230.
- Robin J. & F. J. Gatesoupe, 1999. Alimentation des larves de poissons avec des proies vivantes. *In* Nutrition et alimentation des poissons et crustacés. J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot et R. Métailler (eds), Editions Inra-Ifremer, Paris, 265-285.
- Russo R. C. and R. V. Thurston, 1991. Toxicity of ammonia, nitrite and nitrate to fishes. Aquaculture and water quality. *In* Advances in world Aquaculture. Brune E. and J. R. Tomasso (eds), Was Publ., Boston, 3, 58-59.
- Sabaut J. J. & P. Luquet, 1973. Nutritional requirements of the gilthead bream *Chrysophrys aurata*. Quantitative protein requirements. *Mar. Biol.*, 50-54.
- US EPA, 1989. Ambient water quality criteria for ammonia (salt water), EPA 440/5-88-04, Office of Water Regulations and Standards Criteria and Standards Division, Washington, DC, 28 pp.
- Vu T. T., 1983. Etude histoenzymologique des activités protéasiques dans le tube digestif des larves et des adultes de bar *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquaculture*, 32 : 57-69.
- Zambonino Infante J.L., C.L. Cahu, P. Quazuguel, et P. Bergot. Aliment complet pour larves de poissons et procédé de fabrication. Institut National de la Propriété Industrielle. N° de publication 2 793 114/N° d'enregistrement national : 99 05049. Bulletin 00/45 du 10/11/00.
- Zanuy S. & M. Carrillo, 1985. Annual cycles of growth, feeding rate, gross conversion efficiency and haematocrite levels of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) adapted to two different osmotic media. *Aquaculture*, 44 : 11-25.

Présentation et présence à des congrès

- 1- 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende, 1975. Techniques d'élevage de rotifères et d'artémies, (communication).
- 2- ICES (Conseil international pour l'Exploration de la Mer) Annual Meeting, Copenhague, 1976. Rearing of different species of marine fish larva using a new brand of *Artemia salina*, (communication).
- 3- World Conference on Aquaculture, WAS (World Aquaculture Society), Venise, 1981. Research on turbot rearing, (affiche).
- 4- WAS Annual Meeting, Woods Hole, 1982. Attractive chemical substances for the weaning of turbot et, Low temperature resistance of sole (*solea solea*), and seabass (*Dicentrarchus labrax*) eggs, (2 communications).
- 5- Seminario sobre tecnoloxia do cultivo do rodaballo, La Corogne, 21-24 octobre 1986. (revue sur invitation)
- 6- ICES Annual Meeting, Bergen, 1989. Improvements in lobster feeding et, Changes in the nutritional quality of *Penaeus* larvae related to feeding, (2 communications).
- 7- Advances in Tropical Aquaculture, colloque Ifremer, Tahiti, 20 février- 4 mars 1989. Early weaning of marine fish onto microdiets, (communication).
- 8- GABIM (Groupement pour l'Avancement de la Biologie Marine), Sète, 26-28 octobre 1989. Evolution de l'activité de la trypsine et de l'amylase au cours du développement chez la larve du bar, (communication).
- 9- Aquaculture Europe 89, EAS, Bordeaux, 2-4 octobre 1989. Early weaning of seabass using a commercial microparticule, (affiche).
- 10- Fish Nutrition in Practice, IVth International Symposium on Fish Nutrition and Feeding, Biarritz, June 24-27, 1991. Seabass (*Dicentrarchus labrax*) weaning and ongrowing onto Sevbar, (affiche).
- 11- Symposium on Fish and Crustacean Aquaculture, Larvi 91, EAS, Ghent, August 27-30, 1991. Feeding on marine fish larvae: microdiets or live preys ? (revue sur invitation).
- 12- European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 13th Conference, Antibes, 6-10 octobre 1991. Thyroid hormones changes during ontogenesis in hatchery reared seabass (*Dicentrarchus labrax*) and sole (*Solea vulgaris*), (communication).
- 13- From Discovery to Commercialization, EAS, Torremolinos, May 25-28, 1993. Comparative acute toxicity of ammonia in marine fish juveniles, (affiche).
- 14- Aquaculture and Water Resource Management, Stirling, June 21-27, 1994. Ammonia, acute and chronic toxicity: metabolic disorders in seabass, seabream and turbot (affiche) et Nitrogenous excretion in turbot (*Scophthalmus maximus*) under controlled conditions, (communication).
- 15- Measures for Success, EAS, Bordeaux, 23-25 mars 1994. Ammonia in intensive marine fish culture: importance and control, (communication).
- 16- Quality in Aquaculture, EAS, Trondheim, August 9-12, 1995. Chronic toxicity of ammonia in turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles, (communication) et Kinetics of ammonia transfer in cannulated turbot (*Scophthalmus maximus*) juveniles during and after exposure to ammonia (affiche, lauréat de la meilleure affiche).

- 17- European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 18th Conference, Barcelone, August 24-27, 1997. Plasma TAN content as an indicator of ammonia intoxication in marine fish, (communication).
- 18- Facteur de l'Environnement et Biologie des poissons, 1^{er} Colloque de l'IFR 43, Rennes, 23-25 septembre 1997. Capacités adaptatives du turbot (*Scophthalmus maximus*) (1) aux facteurs déterminants : température, salinité et photopériode (2) au facteur limitant : ammoniac, et (3) au facteur limitant : oxygène dissous (3 communications).
- 19- XIX ESCPB Congress, Cellular and molecular responses to environmental changes, Turku, Finlande, aout 1998. (1) effects of hypoxia on growth, feed utilization, N-excretion and oxygen uptake in juvenile turbot (*Psetta maxima*) et (2) ammonia toxicity : adaptative mechanisms in turbot (*Psetta maxima*) adults (2 communications).
- 20- Société d'Ecophysiologie et Société d'Ichthyologie fondamentale et appliquée, réunion de Brest, 1999. Le milieu aquatique : interactions des facteurs environnementaux et impacts sur les organismes vivants, (1) Optimisation de la croissance des poissons par un bon choix des facteurs environnementaux et (2) Effets d'une hypoxie modérée et de chocs hypoxiques sur le métabolisme et la croissance du turbot juvénile (2 communications).
- 21- Responsible Aquaculture in the New Millenium. Aqua 2000, Nice, mai 2000. (1) control of the somatic growth in the European seabass by environmental factors (communication) et (2) Long-term effects of pH and carbon dioxide on growth and feed efficiency in European seabass (affiche).
- 22- Sixth Bordeaux Aquaculture Show, International scientific symposium ENITA-INRA on scientific basis for the evaluation of chemical risks, 21-23 mars 2001. Effects of hypoxia and subsequent recovery on turbot (*Scophthalmus maximus*): hormonal changes and anaerobic metabolism (affiche).
- 23- Séminaire Aquaculture, environnement et phytoplancton, Aquatoxal (EEC-DG XII), 21-23 mai 2001. Water quality requirements for sea water fish (communication).
- 24- Fourth and final Workshop of the Cost 827 action on voluntary food intake in fish, Reykjavik, Islande, 16-18 aout 2001. How food intake is modulated by water quality (revue sur invitation).
- 24- The fish culture development project in the Black Sea. Trabzon, Turkey, 7-9 novembre 2001. Turbot grow-out : results and perspectives (revue sur invitation).

Participation à des jurys de thèse

- P. Godeluck, 1980. Etude comparée des récoltes et traitement des oeufs et de la valeur nutritive des nauplii d'*artemia salina* des salines du Midi (Etang de Lavalduc). Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- P. Scherrer, 1984. Influence de la température et de la salinité sur la croissance et la consommation d'oxygène du juvénile de turbot, *Scophthalmus maximus* L. (phase nurserie). Université de Bretagne Occidentale.
- F. Cavalier, 1989. Alimentation artificielle des larves de bar (*Dicentrarchus labrax*) en conditions expérimentales, aspects zootechniques et morphologiques. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

FIGURES ET TABLEAUX

THEME 1

Bases zootechniques des élevages de poissons marins

Année	Effectif	Age (jours)	Poids moyen au lâcher	Site	Poids moyen (g)			Taux de recapture
					12 mois	24 mois	36 mois	
1976	55.000	30	50 mg	Ile Tudy	60	250	360 (40 mois)	≈ 10 %
1977	110.000	30	50 mg	Ile Tudy	60	260 (28 mois)	340	5 %
		30	50 mg	Certes	10 (5 mois)			1 % (5 mois)
1978	120.000	30	50 mg	Ile Tudy	40 (9 mois)			1 % (12 mois)
	7.000		100 mg	Noirmoutier	87	30		
1979	75.000	30	50 mg	Ile Tudy	2 (5 mois)			
1980	15.000	40	80 mg	Marennes	160 (18 mois)			0,5 %

Tableau 1 - Bilan des essais d'élevage de sole en conditions extensives : lâcher vers un mois sans enclos de protection à une charge de 1 à 5 soles par m².

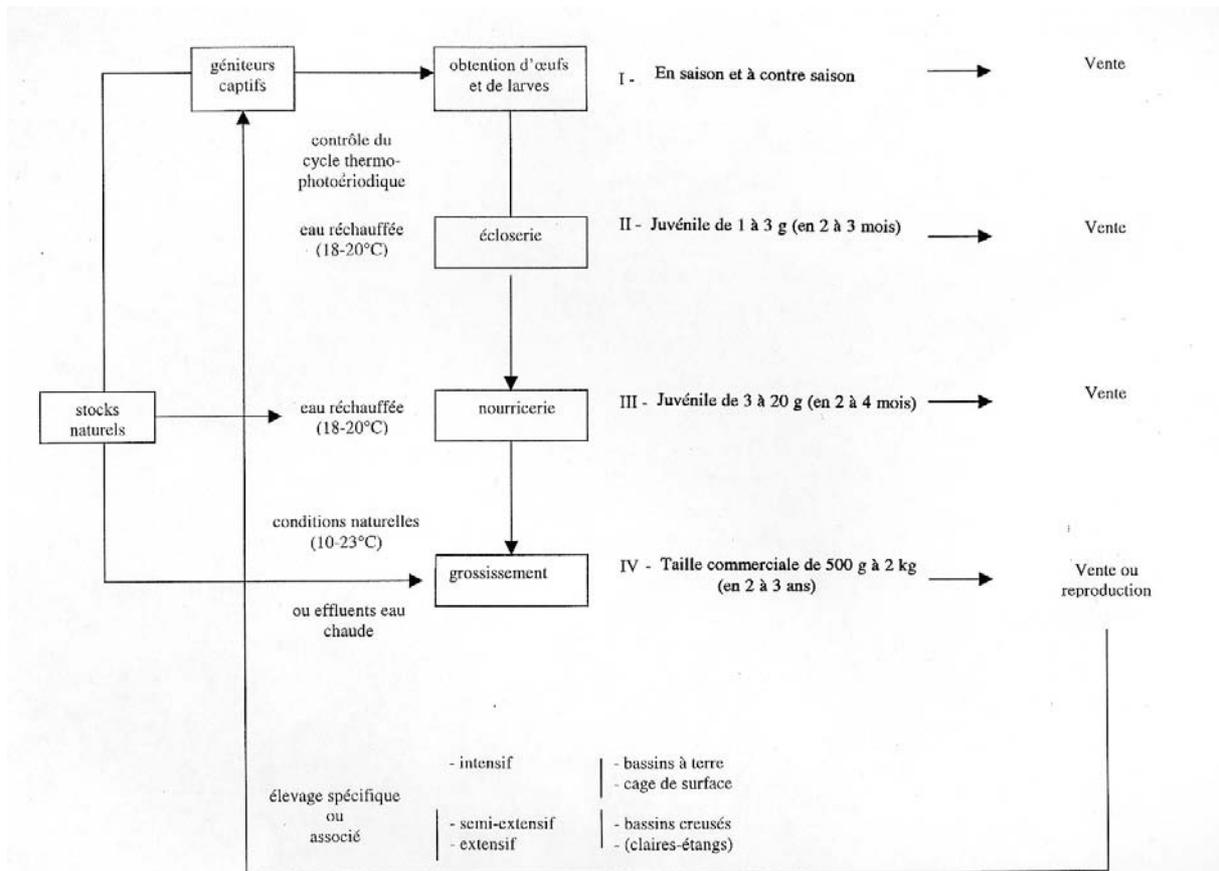


Fig. 1 - Le cycle d'élevage du turbot

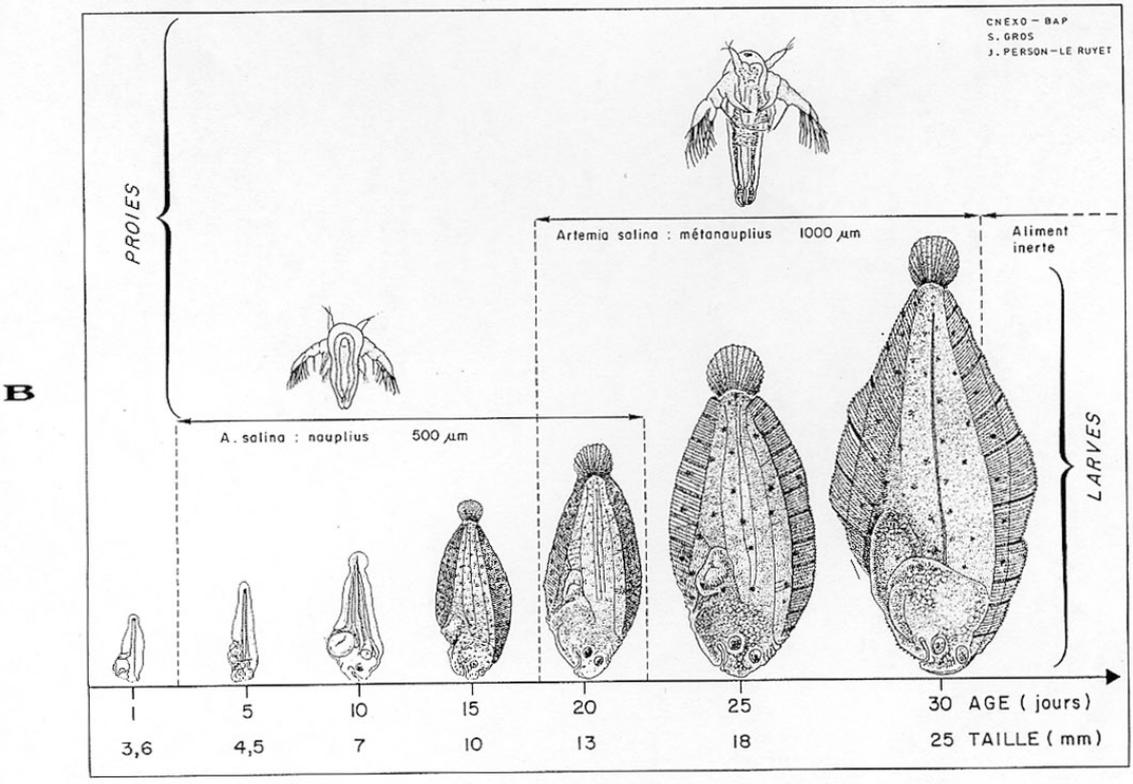
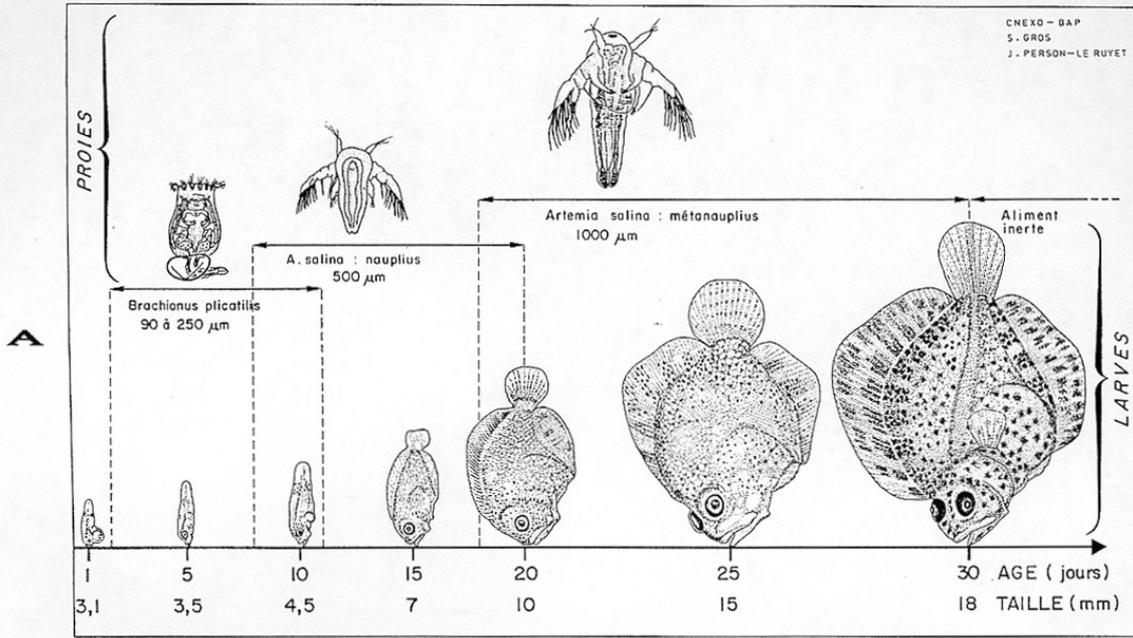


Fig. 2 - Evolution comparée de la larve de (A) turbot et (B) sole lors du premier mois d'élevage à 18-19 °C et séquence alimentaire utilisée.

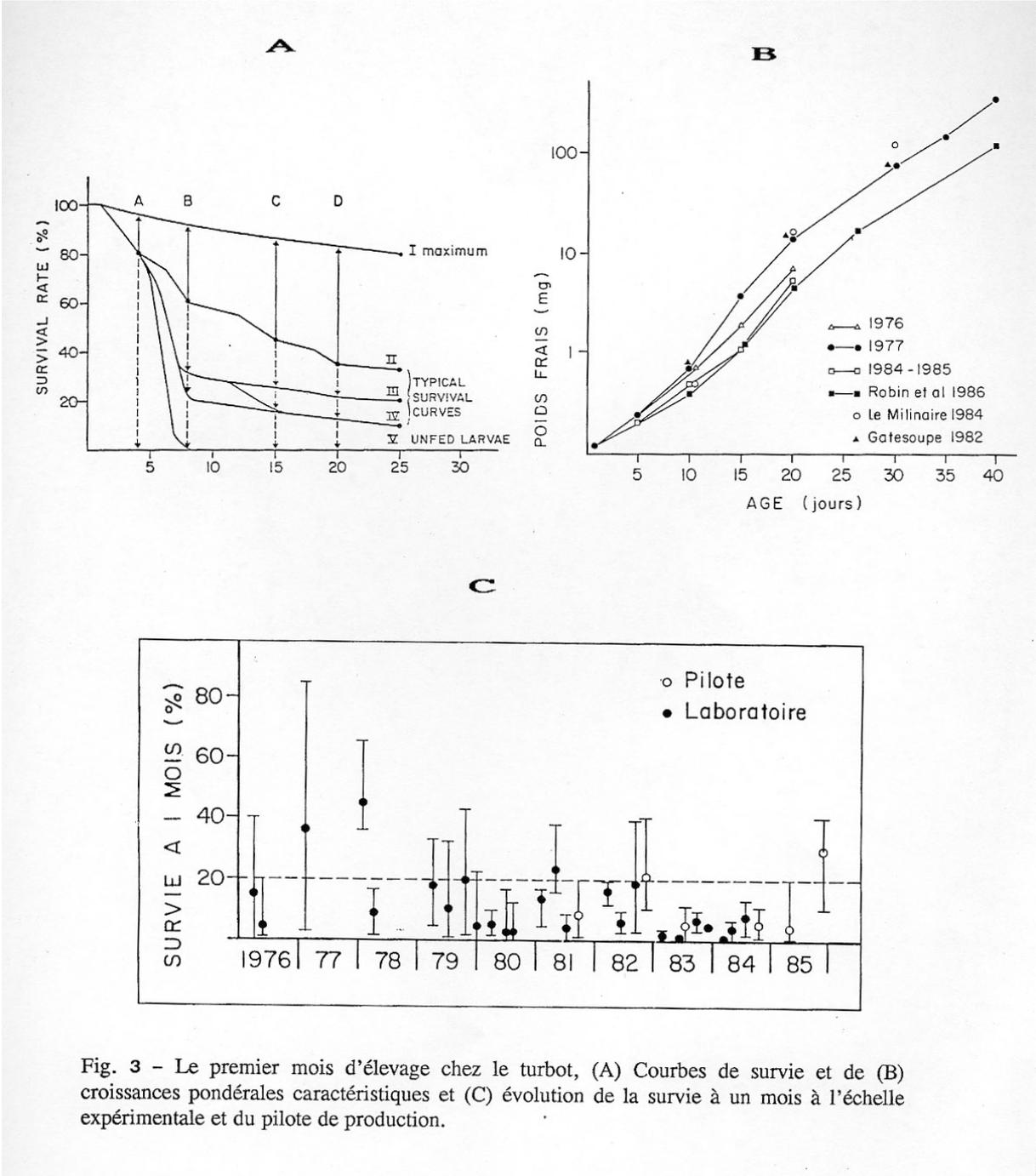


Fig. 3 - Le premier mois d'élevage chez le turbot, (A) Courbes de survie et de (B) croissances pondérales caractéristiques et (C) évolution de la survie à un mois à l'échelle expérimentale et du pilote de production.

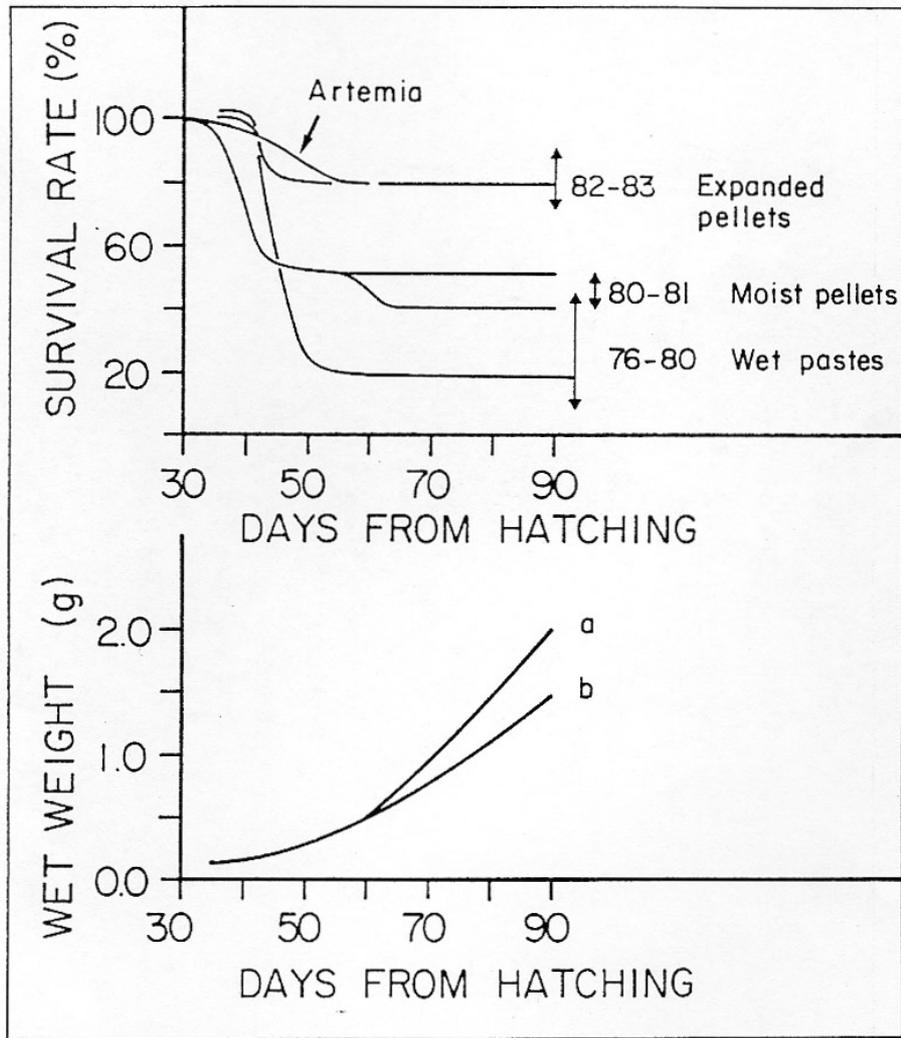


Fig. 4 - Evolution des taux de survie du turbot en sortie d'écloserie pour 3 périodes correspondant à l'utilisation d'aliments sevrage de conception différente (aliments frais, pâtons humides et granulés extrudés) et croissance pondérale maximale (a) et moyenne (b) obtenues avec les premières formulations d'aliments extrudés éprouvés en 1982-1983.

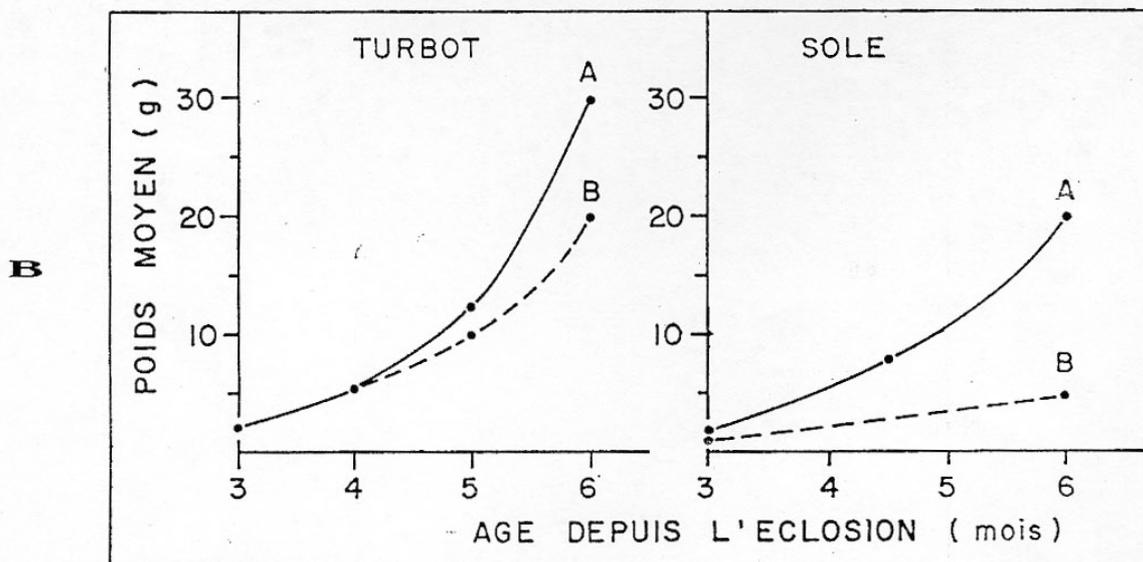
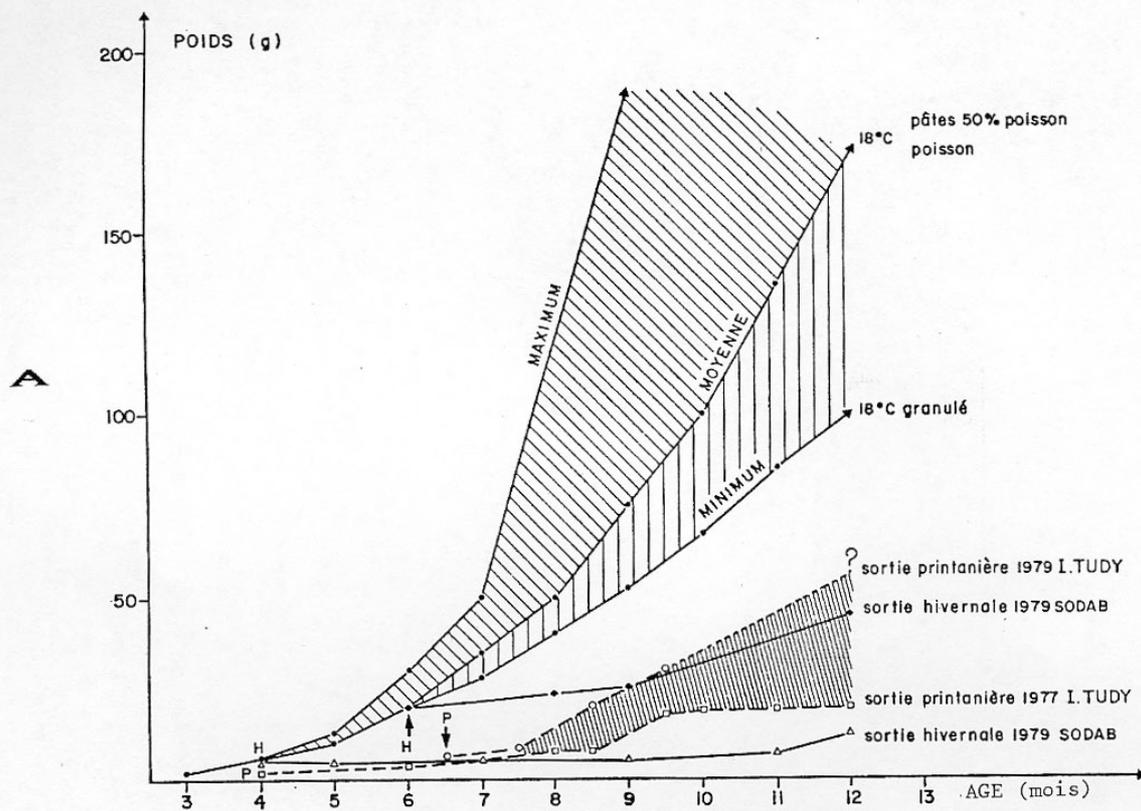


Fig. 5 - Premières données sur le grossissement du turbot au cours de la première année selon le contexte thermique (A) et (B) comparaison des croissances pondérales de la sole et du turbot entre 3 et 6 mois à 18°C (A, maximum et B, moyenne).

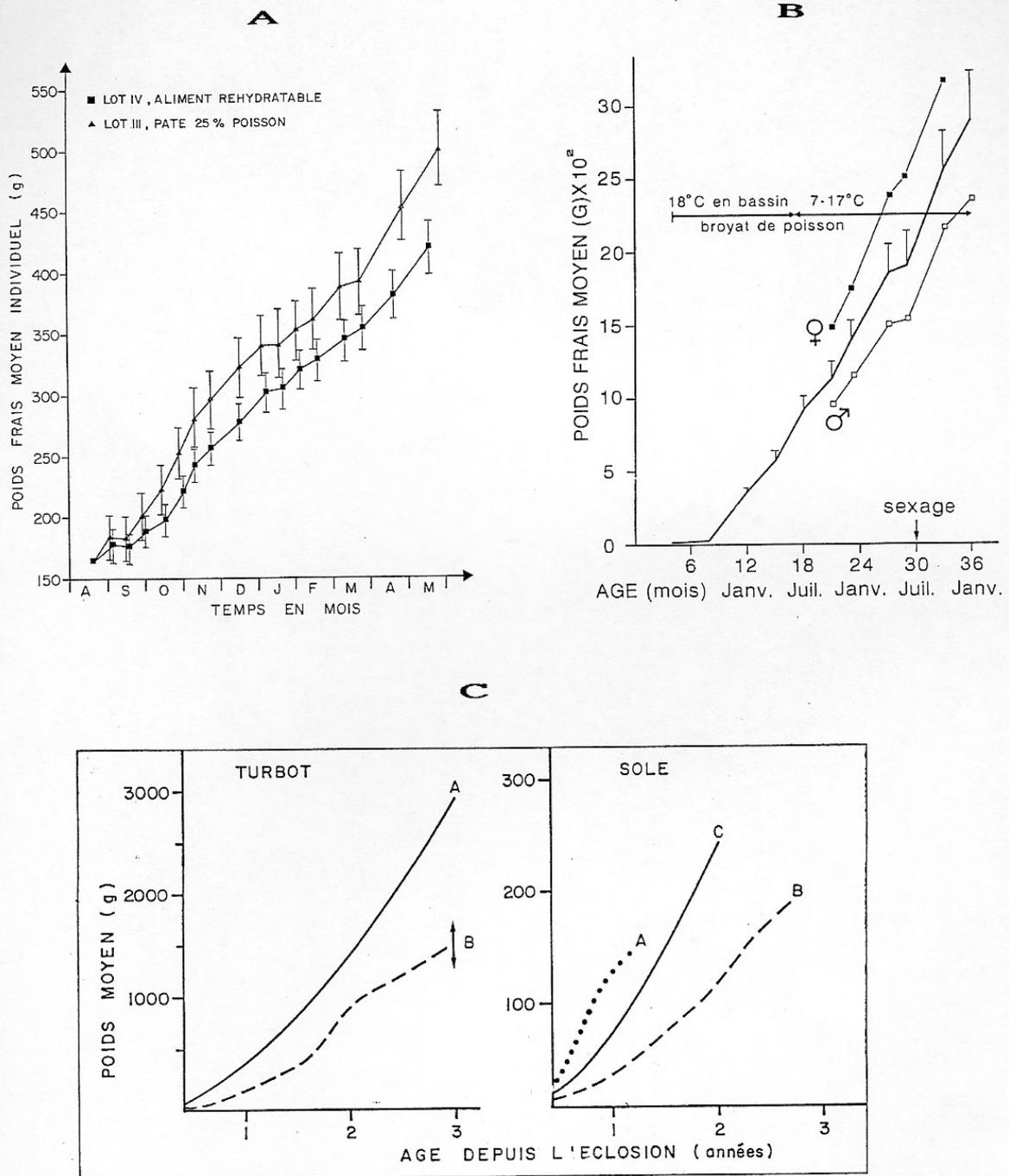


Fig. 6 - Performances de croissance du turbot sur p \hat{a} ton humide et granul \acute{e} extrud \acute{e} (A), croissance diff \acute{e} rentielle selon le sexe (B) et (C) comparaison des croissances pond \acute{e} rales de la sole et du turbot entre 1 et 3 ans en conditions intensives : (A) maximum, (B) moyenne) et chez la sole (C) en conditions extensives.

THEME 2

Alimentation composée des jeunes stades

	Aliment Enrichissement brachions et artémies	Aliment Grossissement artémies
Protéolysat de poisson	69.0	-
Levure lactique	-	75.3
Mélange vitaminique Ifremer (1)	5.5	3.1
Vitamine C (a. ascorbique)	5.5	-
Huile de foie de morue	9.0	17.2
Vitamine E (α tocophérol)	1.0	-
A. cholique (50 %)	4.0	3.5
DL méthionine	2.0	0.9
Mélange minéral Ifremer (2)	4.0	-
SE ($\text{Na}_2 \text{Se O}_3$)	1ppm	-

(1) mélange vitaminique Ifremer

Vit. A (Acétate)	1.000.000	UI par kg de mélange
Vit. D3	100.000	UI par kg de mélange
Vit. E (Acétate)	4.000	mg par kg de mélange
Vit. K3	100	mg par kg de mélange
Vit. B1 (Thiamine)	1.000	mg par kg de mélange
Vit. B2 (Riboflavine)	2.500	mg par kg de mélange
D pantothénate de Calcium	5.000	mg par kg de mélange
Vit. B6 (Pyridoxine)	1.000	mg par kg de mélange
Vit. B12	6	mg par kg de mélange
Vit. PP (Niacène)	10.000	mg par kg de mélange
Acide folique	500	mg par kg de mélange
Biotine	100	mg par kg de mélange
Méso inositol	100.000	mg par kg de mélange

(2) mélange minéral Ifremer

Phosphate de potassium	10
Iodure de potassium	0,005
Phosphate disodique	45
Sulfate de cuivre	0,4
Sulfate de zinc	0,5
Sulfate de cobalt	0,002
Sulfate de fer	2,2
Sulfate de manganèse	0,4
Carbonate de calcium	13,8
Lactate de calcium	13,8
Hydroxyde de magnésium	13,8
Fluorure de sodium	0,2

Tableau 2 - Composition des aliments utilisés pour l'enrichissement des brachions et des artémies et pour le grossissement des artémies.

	SEVBAR2	SEVBAR3	SEVBAR4
Farine de poisson VSI	42,3	-	-
Farine de poisson Norseamink	-	38,6	35,1
Concentré protéique soluble de poisson	16,5	18,0	16,4
Creton	-	18,0	16,4
Levure de bière micronisée	3,4	6,0	5,5
Gluten de maïs	7,6	-	-
Farine de blé	3,8	-	-
Germe de blé	2,4	-	-
Remoulage	4,1	-	-
D.L.méthionine	0,5	-	-
Amidon prégélatinisé	11,7	11,7	11,7
Amidon cru	-	-	6,7
Huile de poisson	3,8	3,8	4,3
Lécithine de soja	1,0	1,0	1,0
Mélange vitaminique Ifremer (1)	1,0	1,0	1,0
Mélange minéral Ifremer (2)	1,0	1,0	1,0
Chlorure de choline 50	0,6	0,6	0,6
Vitamine C	0,255	0,28	0,255
Vitamine E50	0,035	0,035	0,035
BHT	0,01	0,01	0,01
Protéines	55,4	60,2	55,7
Lipides totaux	10,5	10,7	10,2
Cendres	8,2	12,0	11,4

Tableau 3 - Composition centésimale (% de la matière sèche) des 3 régimes Sevbar éprouvés. La composition du mélange vitaminique (1) et minéral (2) est donnée dans le Tableau 2.

Régimes	MP-alginate		MP-zéine	
	I	II	III	IV
Calmar entier (F)	44			
Manteau de calmar (F)		45		
Crevettes entières (F)	20,7			
Filet de lieu noir (F)		27,2		
Gonade de poisson (F)				19
Farine de calmar			22,8	14
Farine de moule			10	4
Farine de langoustine				14
Protéolysat de poisson			10	4
Caséine de lait			10	4
Œuf de poule (jaune)	15	8,3	12,6	14
Levure lactique				4
Lécithine de soja		3	1,8	3
Huile de poisson	4	2	2,2	5
Glucose		1	1,8	
Saccharose		1	1,8	
Mélange vitaminique Ifremer (1)	2	2	1,8	2,5
Vitamine C	2	2	1,8	
Mélange minéral Ifremer (2)	2	2	1,8	4
Carophyll rouge (3)	0,3	0,3		
Acide cholique	0,02	0,02		0,02
Alginate de Na	10	3		
Amidon pré-gélatinisé		3	3,6	
Zéine de maïs			16,6	6
Attractants (4)			1,8	
Protéines	55	65	67	60
Lipides totaux	16	13	12	25
Cendres	11	8	6	9

Tableau 4 - Composition centésimale (% de la matière sèche) de 4 régimes alimentaires élaborés à partir d'alginate de Na ou de zéine de maïs.

La composition du mélange vitaminique (1) et minéral (2) est donnée dans le tableau 2

(3) contient 10 % de canthaxantine

(4) en % : L-Proline-50,3 ; glycine-30,6 ; L-alanine-9,3 ; L-thréonine-1,5 ; L-sérine-1,1 ; L-valine-1,2 ; DL-méthionine-1,0 ; L-isoleucine-1,0 ; L-leucine-1,8 ; L-tyrosine-0,75 ; L-phénylalanine-1,0.

REFERENCE FEEDING SCHEME (D 90 : 1,2 g fish)

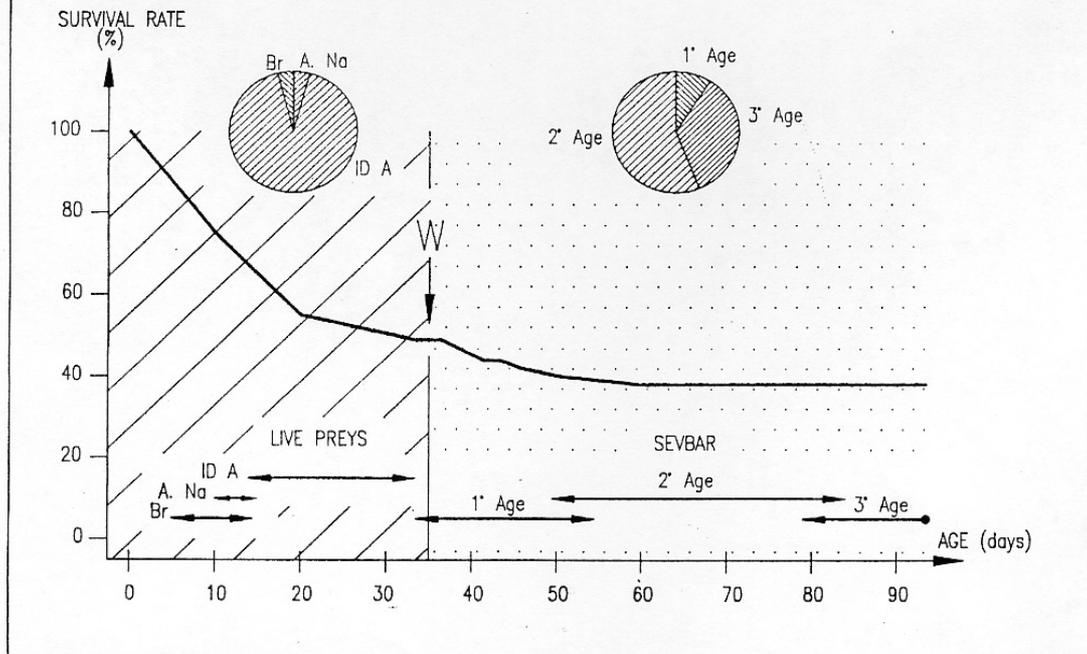
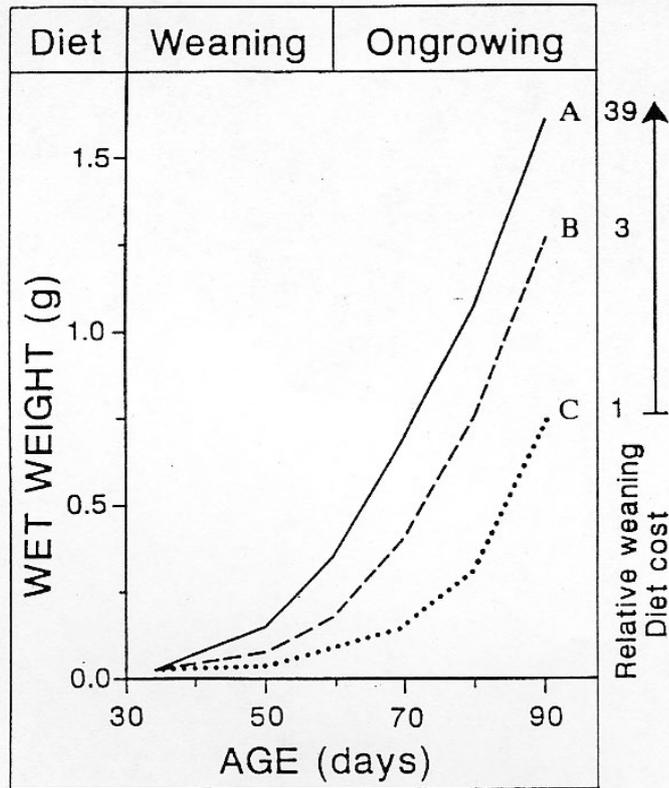


Fig. 7 - Schéma de référence utilisé pour l'alimentation du bar jusqu'à 3 mois.

A



B

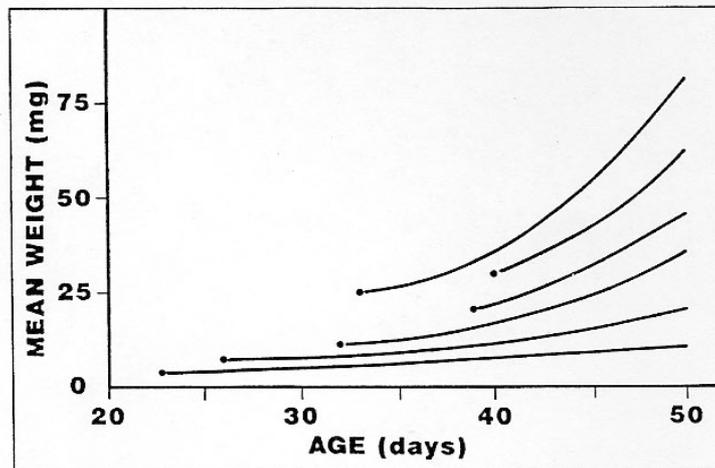


Fig. 8 - (A) Croissance du bar pendant le sevrage et le prégrossissement selon l'aliment utilisé (A = Kyowa®, 1-2 mois et Sevbar®, 2-3 mois ; B = Sevbar®, 1-3 mois et C = Aqualim®, 1-3 mois) et (B) performances comparées du Sevbar® selon l'âge des bars en début de sevrage.

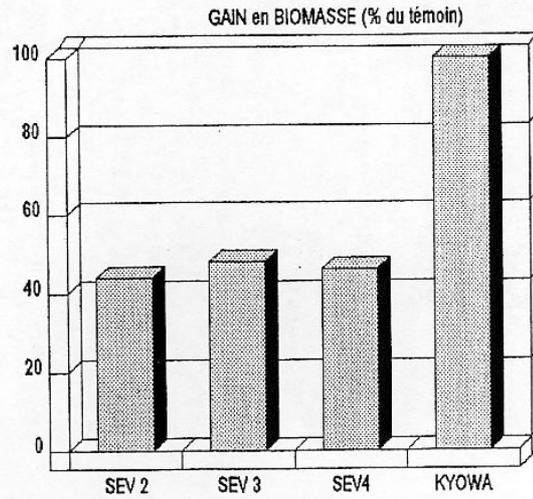
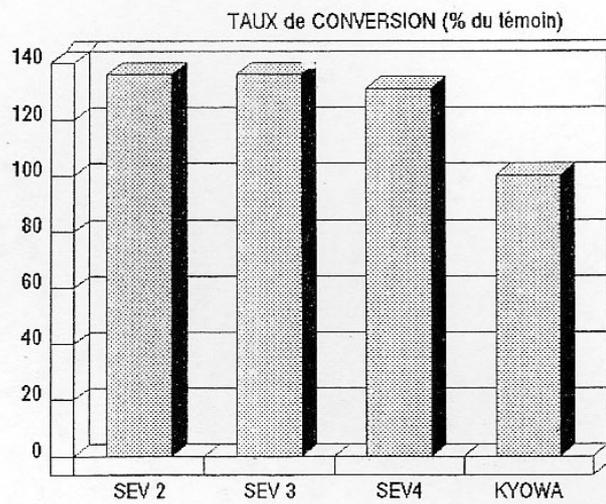
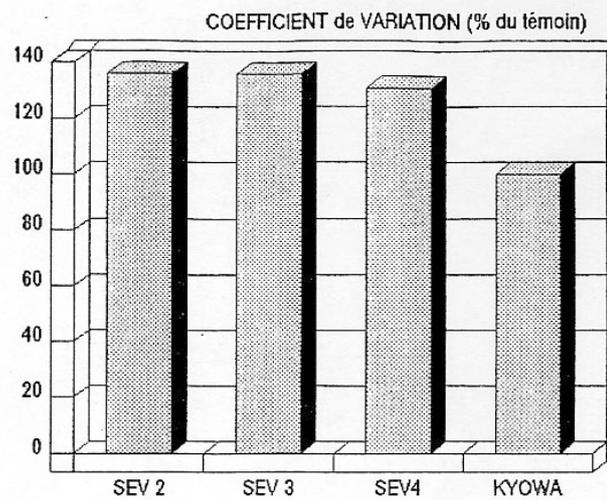
A**B****C**

Fig. 9 - (A) gain en biomasse lors du sevrage (J36-56) selon 3 régimes Sevbar (Sev 2, 3 ou 4) et comparaison avec l'aliment Kyowa®, (B) taux relatif de conversion alimentaire et (C) coefficient de variation pondéral.

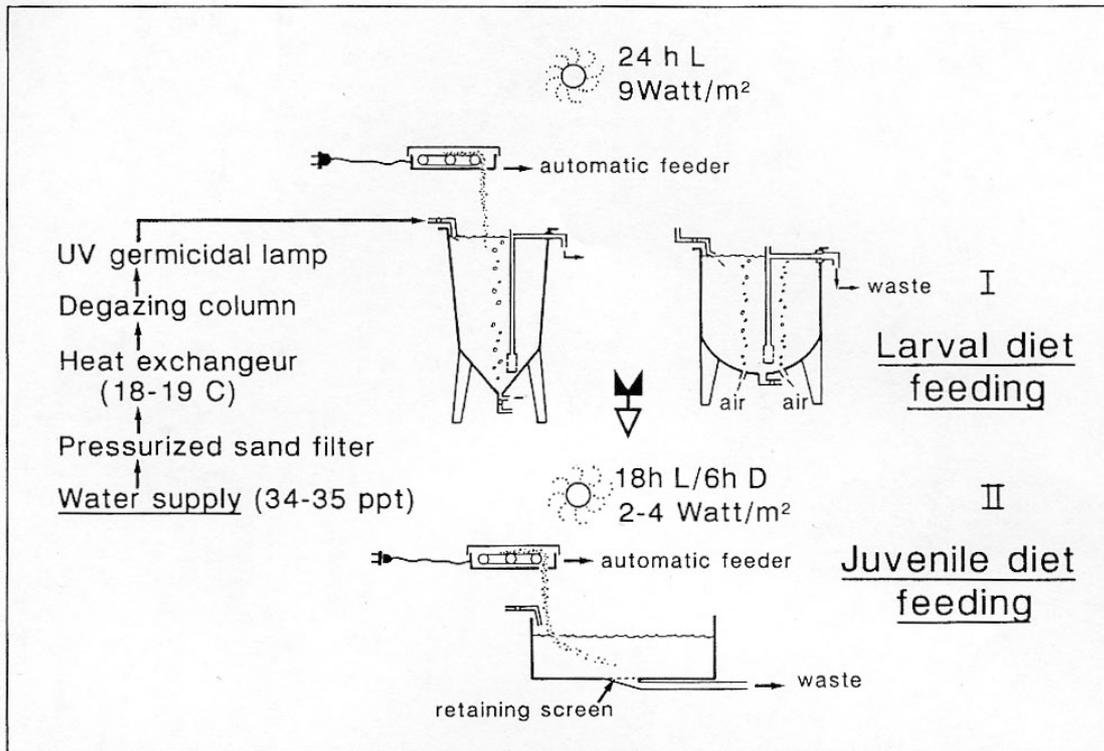


Fig.10 - Les 2 étapes retenues lors du sevrage de larves de bar avant un mois.

Procédé	micro-encapsulation	micro-texturisation (microbinding)	micro-enrobage (microcoating)
Liant	nylon-protéine gélatine-gomme arabique chitosan	agar-agar gélatine carraghénane	nylon-protéine cholestérol-lécithine zéine

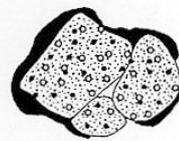
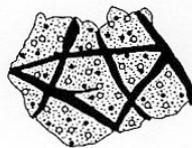
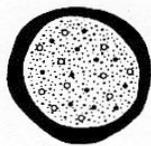


Fig.11 - Représentation des principaux types de microparticules.

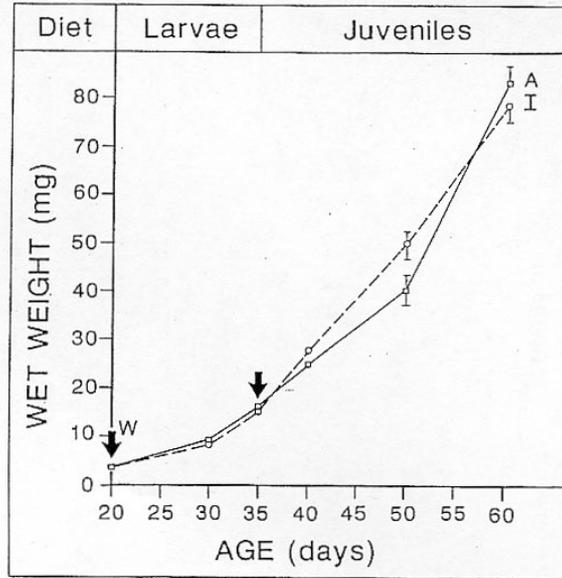
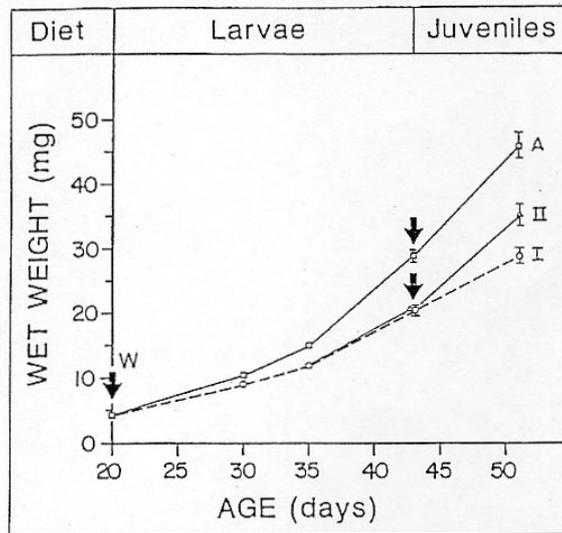
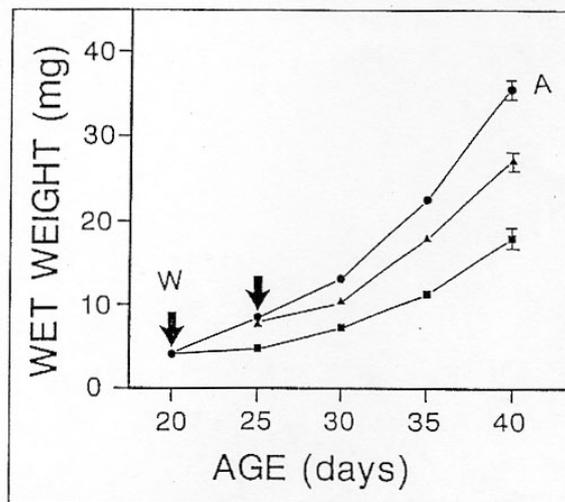
A**B****C**

Fig. 12 - Exemples de croissances pondérales obtenues lors du sevrage de bars âgés de 20 à 25 jours avec (A) une microparticule commerciale Kyowa®, et 2 microparticules expérimentales, (B) MP-alginate (formulations I et II) et (C) MP-zéine ; aliment Sevbar® utilisé à partir de J35-45.

THEME 3

Capacités adaptatives des juvéniles au milieu

Espèce	Durée (h)	Poids (g)	CL50 (mg l ⁻¹)		Conditions expérimentales	Références
			NH ₃	AAT		
Turbot (<i>Scophthalmus maximus</i>)	96	6-163	2,6	59	18°C, pH 8,15, S : 35	Person-Le Ruyet <i>et al.</i> , 1995
Daurade dorée (<i>Sparus aurata</i>)	96	0.4-3	1,3	23,7	26°C, pH 8,01, S : 40	Wajsbrodt <i>et al.</i> , 1991
	96	6-136	2,5	57	18°C, pH 8,15, S : 34	Person-Le Ruyet <i>et al.</i> , 1995
Bar européen (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	96	6-93	1,7	40	18°C, pH 8,15, S : 34	Person-Le Ruyet <i>et al.</i> , 1995
Muge cabot (<i>Mugil cephalus</i>)	48	10	2,38	(47)	23°C, pH 8,0, S : 10	EPA, 1989
Bar américain (<i>Morone saxatilis</i>)		50	1,3	(27)	23°C, pH 7,9, S : 11	EPA, 1989
Bar américain hybride (<i>Morone sp.</i>)	96	43	0,7	(65)	25°C, pH 7,3, S : 35	Weirich & Tomasso, 1993
Cardeau (<i>Paralichthys orbignyanus</i>)	96	120	0,7	49,6	25°C, pH 7, S : 30	Bianchini <i>et al.</i> , 1996
Saumon Atlantique (<i>Salmo salar</i>)	48	430	0,34-0,24	59	6°C, pH 7,55, S : 34	Knoph & Thorud, 1996
	24	50-100	0,11-0,28	(15)	10°C, pH 7,9, S : 10	Alabaster <i>et al.</i> , 1979
Saumon (<i>Oncorhynchus sp.</i>)	24		0,5-1,15	40	12-15°C, pH 7,5-8,3, S : 26	EPA, 1989
Omble (<i>Salvelinus sp.</i>)	24-48	alevin		36,4	pH8,0, S : 0	EPA, 1998
Poisson chat (<i>Ictalurus sp.</i>)	24-48	alevin		34,4	pH8,0, S : 0	EPA, 1998
Bar (<i>Micropterus</i>)	24-48	alevin		26,5	pH8,0, S : 0	EPA, 1998
Saumon (<i>Salmo</i>)	24-48	alevin		23,74	pH8,0, S : 0	EPA, 1998
Saumon (<i>Oncorhynchus sp.</i>)	24-48	alevin		21,95	pH8,0, S : 0	EPA, 1998

Tableau 5- Comparaison des seuils de toxicité aiguë, CL50, exprimés en NH₃ et AAT ambiant (valeurs calculées incluses dans une parenthèse) chez des poissons marins et d'eau douce (données EPA pour un pH ambiant de 8).

Espèce	Durée (jour)	Poids (g)	Seuil de sécurité (mg l ⁻¹)		Seuil de risque (mg l ⁻¹)		CL50 chronique (mg l ⁻¹)		Références
			NH ₃	AAT	NH ₃	AAT	NH ₃	AAT	
Turbot (<i>Scophthalmus maximus</i>)	11	2,3			0,11	12	# 0,90	# 40	Alderson, 1979 Rasmussen & Korsgaard, 1996 Person-Le Ruyet <i>et al.</i> , 1997a
	20	20	0,11	3					
	34	104			0,09	4	1,1	44	
	42	14	0,18	7	0,40	16	0,95	37	Person-Le Ruyet <i>et al.</i> , 1997b
	28	23			0,21	8	1,0	38	
	84	50	0,14	5,1	0,33	11,6	1,2	44	
	84	72			0,17	5,6	1,0	37,5	
Sole commune (<i>Solea solea</i>)	42	0,6-0,20			0,066	7	# 0,77	# 40	Alderson, 1979
Daurade dorée (<i>Sparus aurata</i>)	20	0,3	0,27	4,7	0,5	6,5	0,7	13	Wajsbrodt <i>et al.</i> , 1993
Bar européen (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	54	2,9			0,25	6	0,9	22	Lemarié <i>et al.</i> , 1996
	61	140	<0,14	<5	0,25-0,30	9-10			Person Le Ruyet <i>et al.</i> , 2000
Saumon Atlantique (<i>Salmo salar</i>)	31	600	0,06	6,2					Fivelstad <i>et al.</i> , 1995
Perche (<i>Bidyanus bidyanus</i>)	39	2			0,36	4,3			Frances <i>et al.</i> , 2000
Poisson chat (<i>Ictalurus sp.</i>)	30					8,8			EPA, 1998
Bar (<i>Micropterus sp.</i>)						4,6			EPA, 1998
Saumon (<i>Oncorhynchus nerka</i>)						<4			EPA, 1998
<i>Lepomis sp.</i>						2,8			EPA, 1998
<i>Pimephales promelas</i>						3,1			EPA, 1998

Tableau 6 - Comparaison des seuils de toxicité chronique, de risque et de sécurité exprimés en NH₃ et AAT ambiant chez des poissons marins et d'eau douce (données EPA pour un pH ambiant de 8).

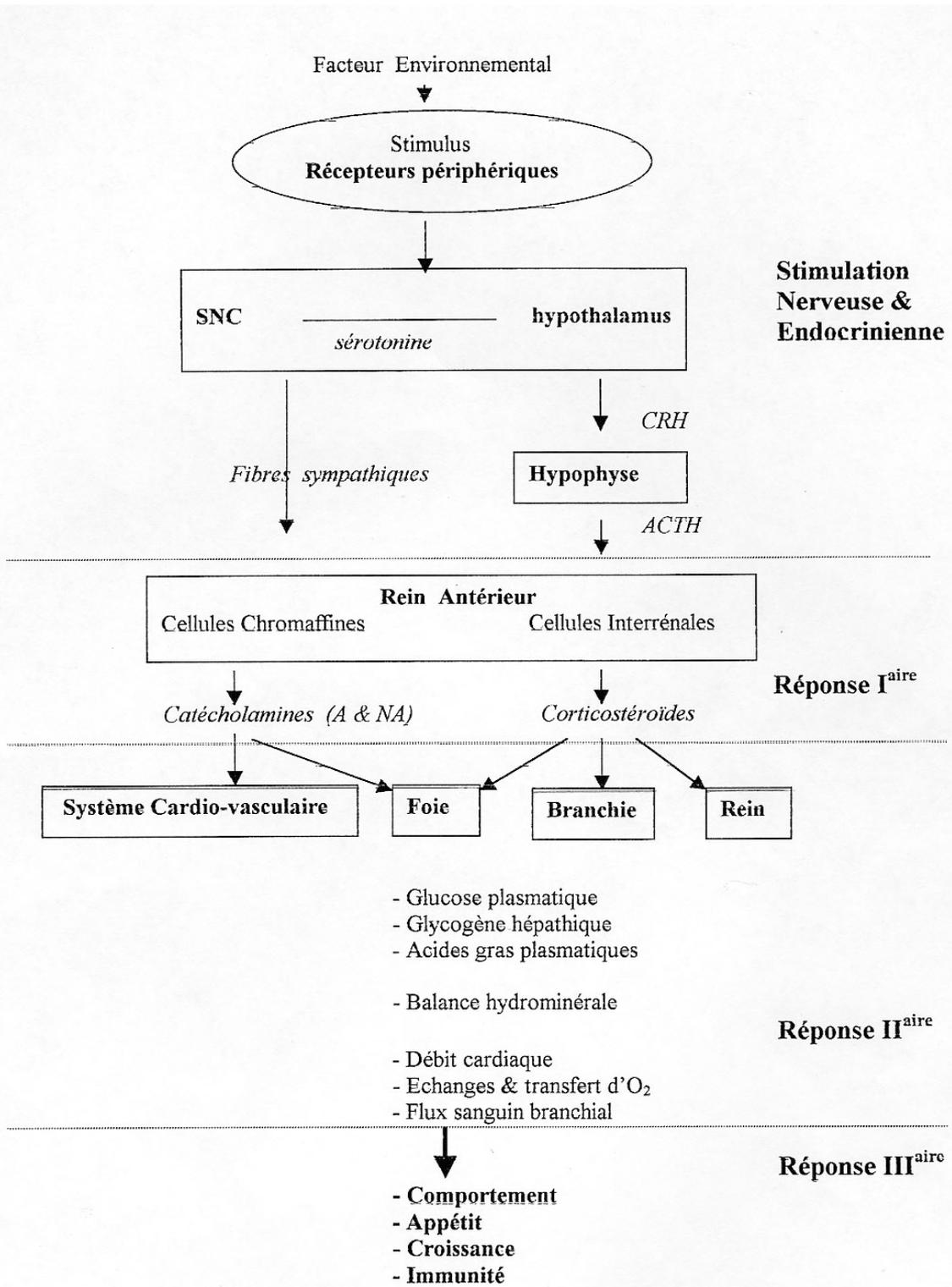


Fig.13 – Représentation schématique des réponses du poisson à un stress environnemental.

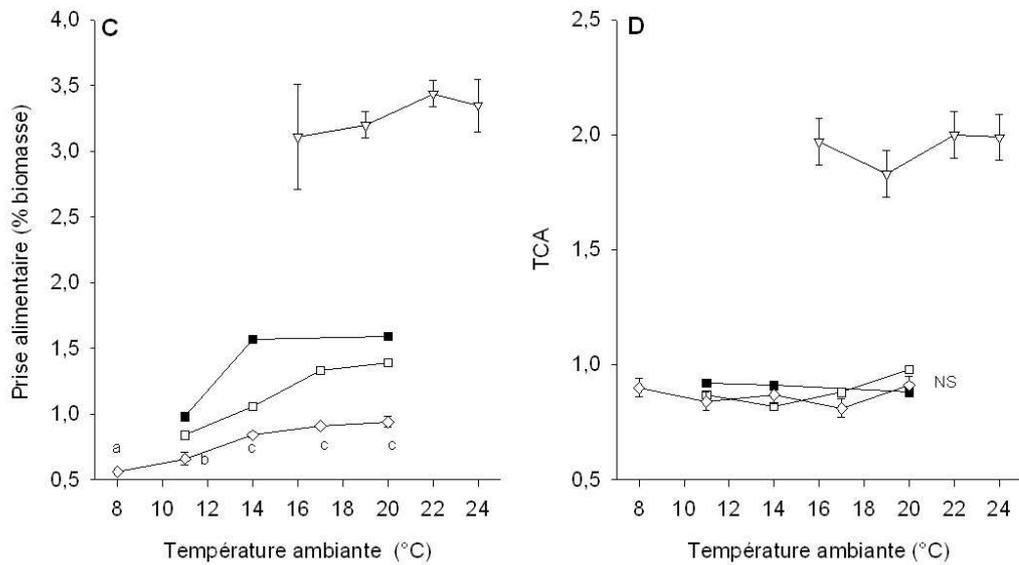
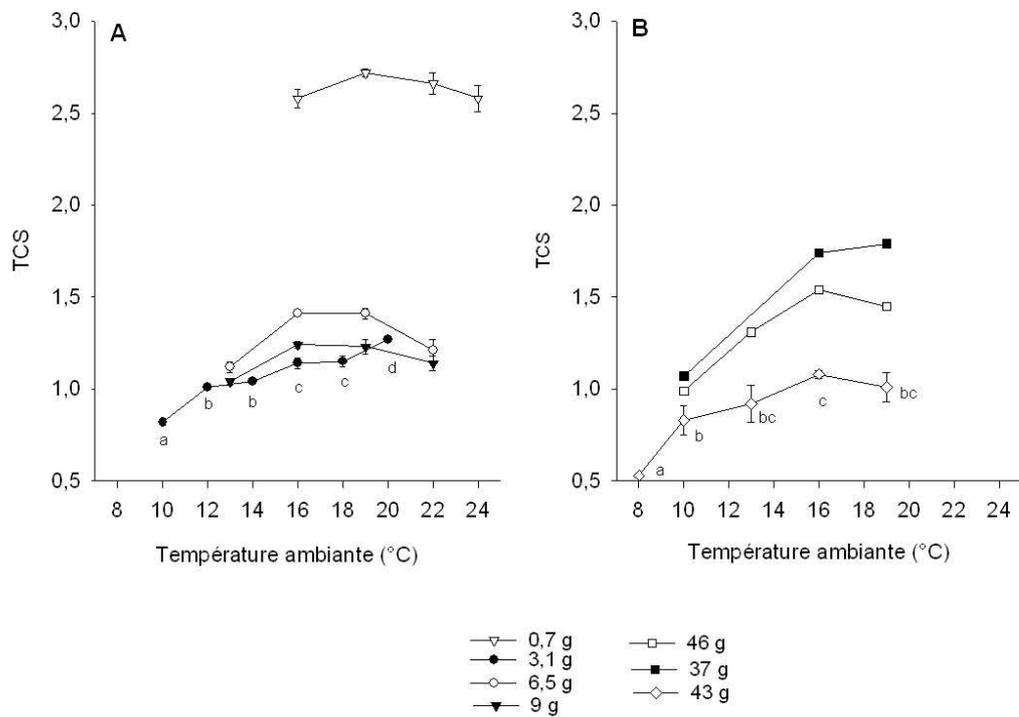


Fig. 14 - Evolution selon le régime thermique et la taille, du taux de croissance spécifique, TCS, (A et B), de la prise alimentaire moyenne (C) et du taux de conversion apparent (D) chez le turbot de 1 à 50 g (poids moyen initial). Par souci de clarté, seuls quelques résultats statistiques sont représentés.

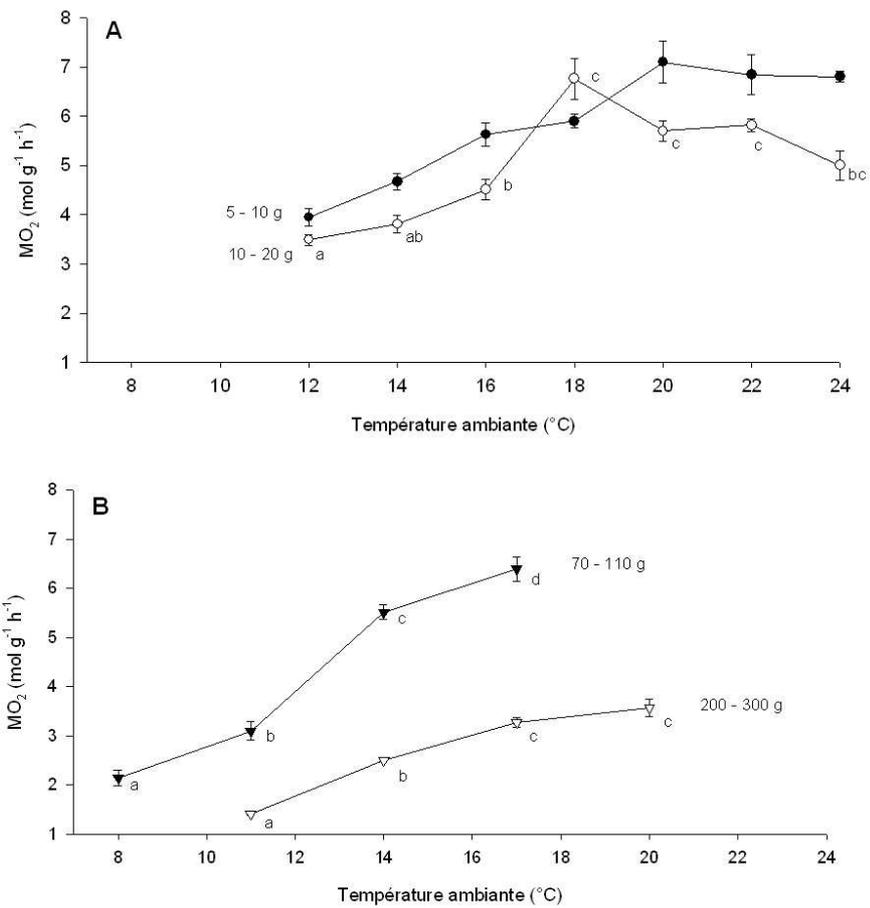


Fig. 15 - Evolution chez le turbot de la consommation en oxygène selon le régime thermique et la taille (A) métabolisme standard mesuré en enceinte respirométrique de 0,5 à 2 l et (B) métabolisme de routine mesuré en bassins de 35 l ; moyenne \pm ES.

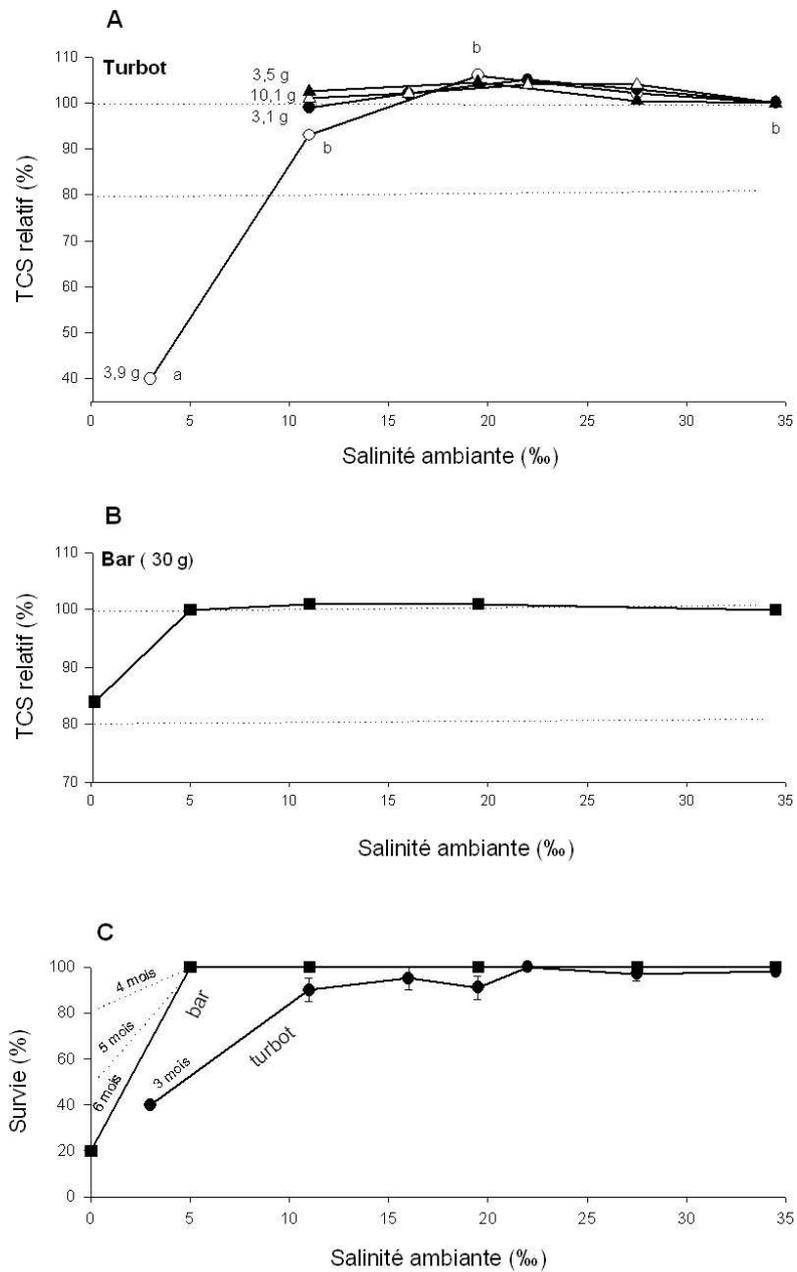


Fig. 16 - Evolution selon la salinité ambiante des valeurs relatives (en % de la pleine salinité) du taux de croissance spécifique du turbot de différente tailles (A) et du bar de 30 g (B) ; (C) survie comparée chez le turbot et le bar selon la durée d'exposition.

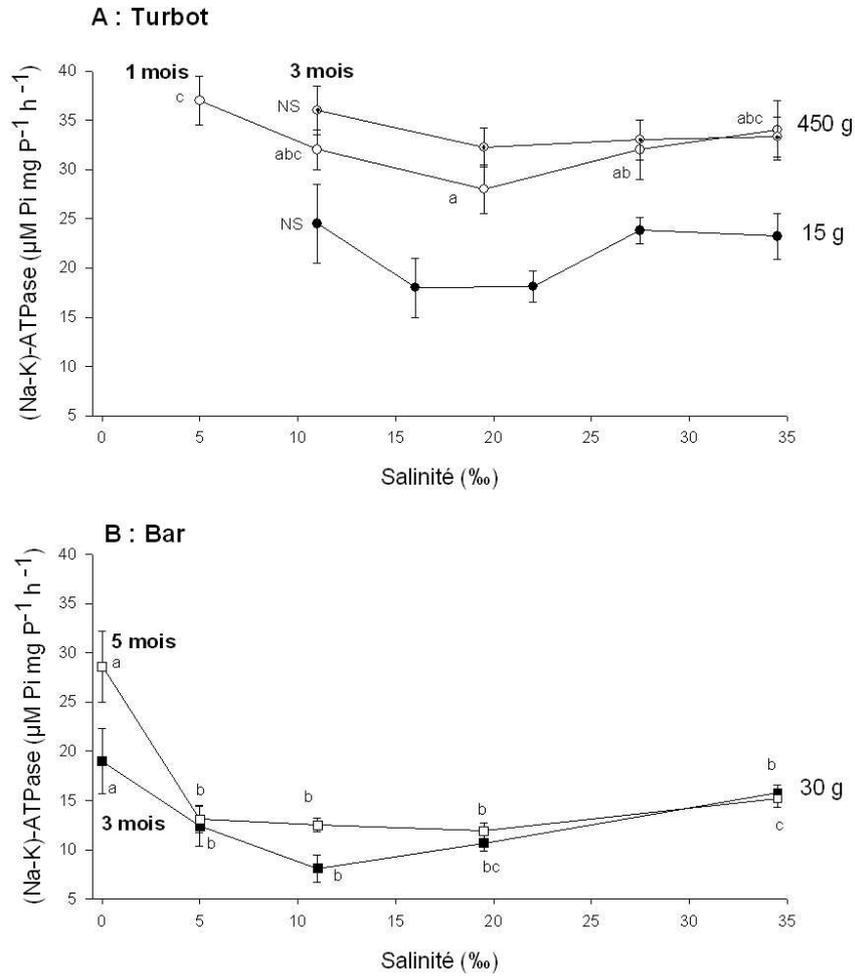


Fig. 17 - Evolution en fonction de la salinité ambiante de la (Na⁺-K⁺) ATPase branchiale (A) chez le turbot de 15 g (à 1 et 3 mois) et de 450 g (à 3 mois) (B) chez le bar de 30 g à 3 et 5 mois.

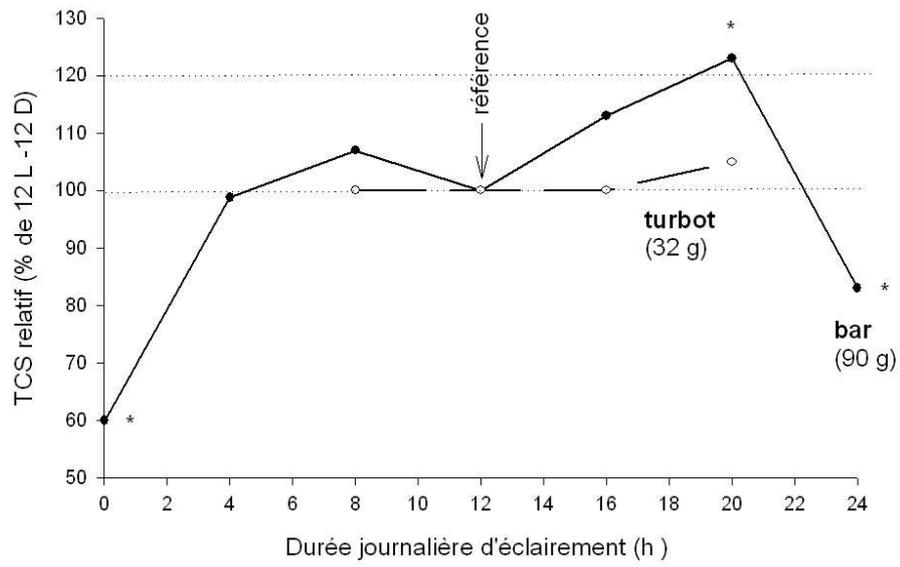


Fig. 18 - TCS relatif selon le régime photopériodique par rapport à 12 h d'éclairage jour⁻¹ chez le turbot de 32 g et le bar de 90 g.

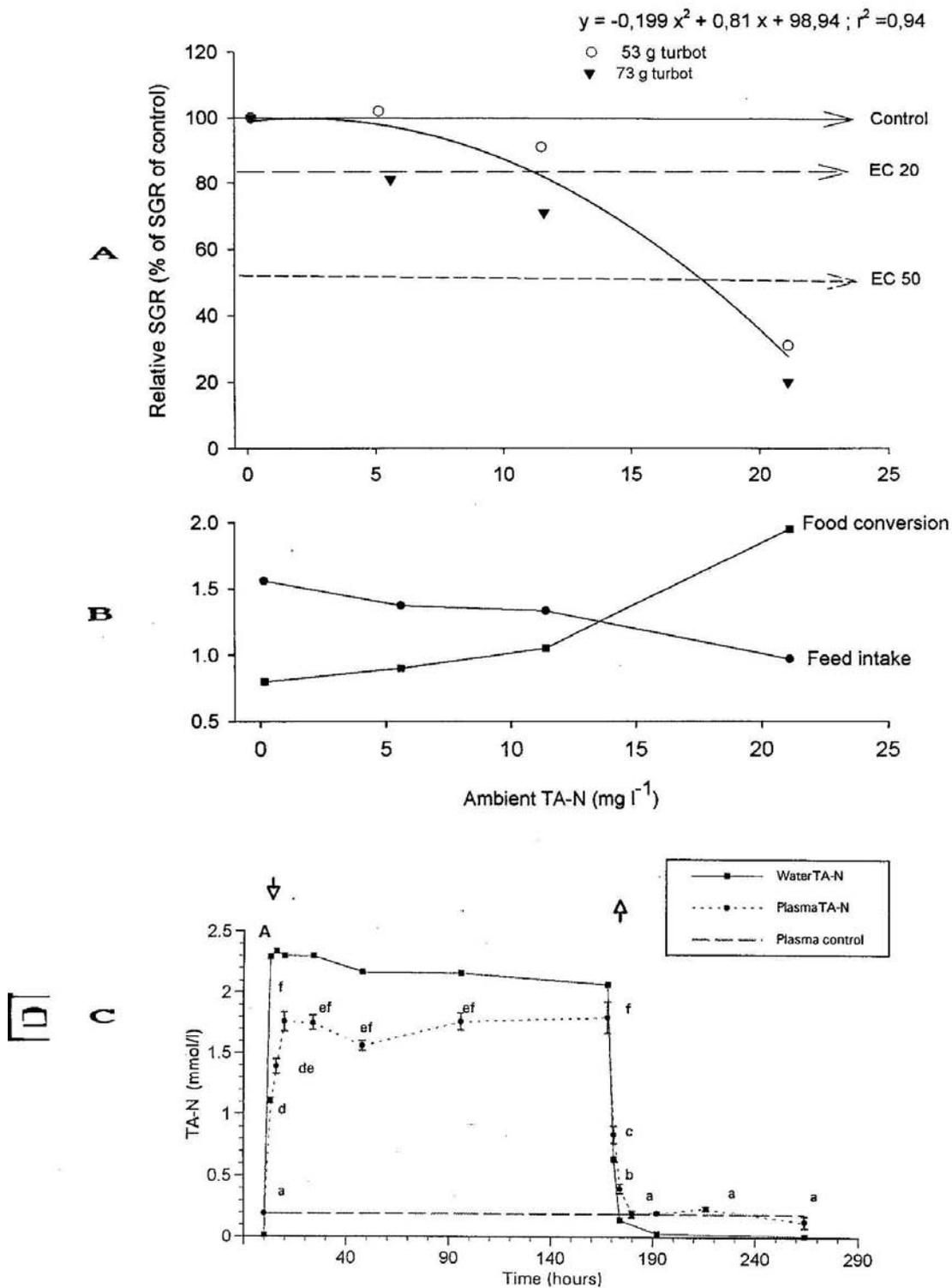


Fig. 19 - Evolution chez le turbot, (A) du TCS relatif (% du témoin) selon la concentration en AAT (durée d'exposition de 60 jours) et la taille (53 et 73 g), (B) des paramètres alimentaires (73 g) et (C) de l'ammoniémie lors d'une exposition de 180 h à 2 mmol l^{-1} (30 mg l^{-1}) et de la récupération.

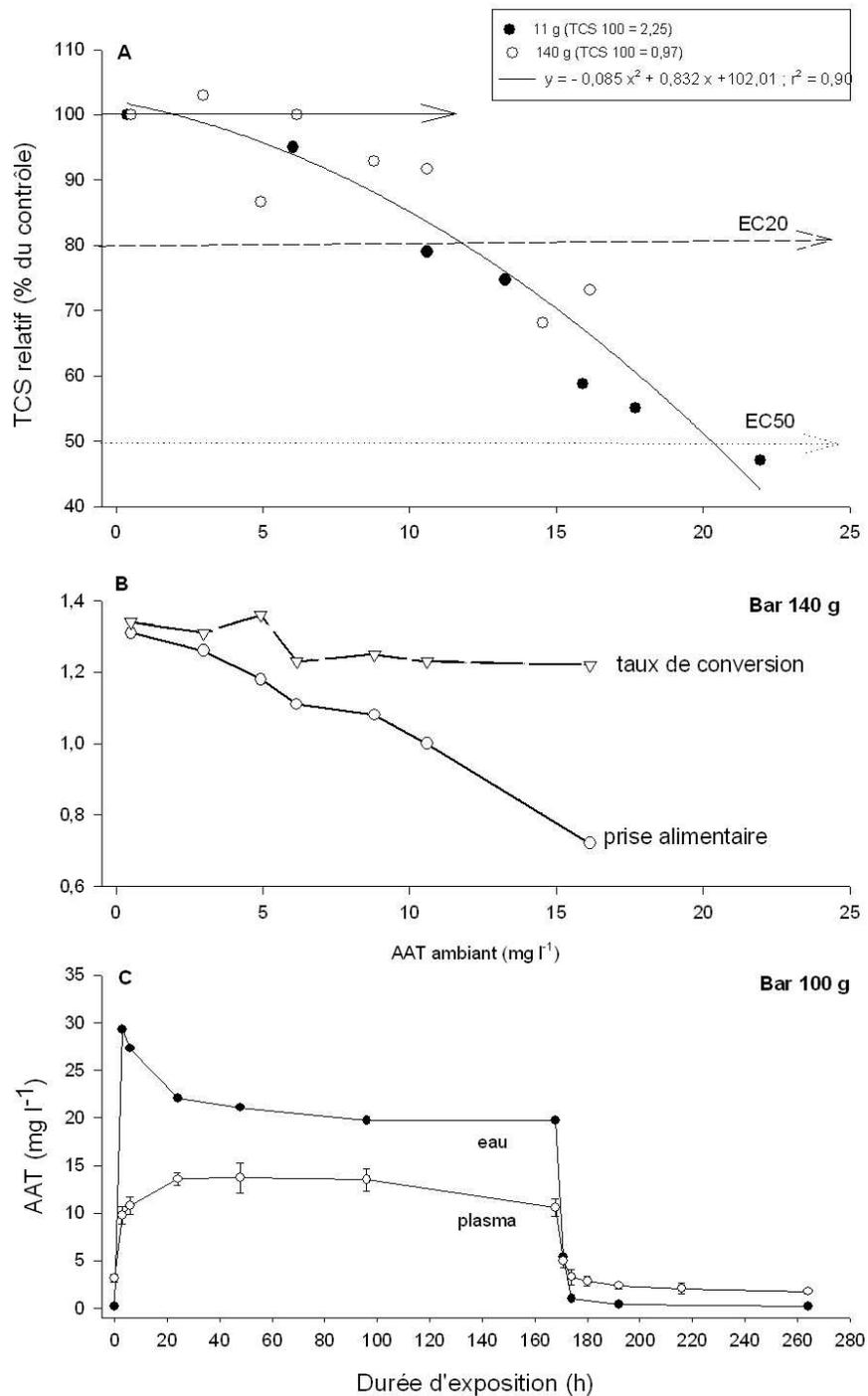


Fig. 20 - Evolution chez le bar (A) du TCS relatif (% du témoin), (B) de la prise alimentaire et du taux de conversion selon la concentration en AAT ambiant et (C) de la concentration en AAT plasmatique lors d'une exposition de 180 h à 22 mg l^{-1} d'AAT ambiant et lors de la récupération.

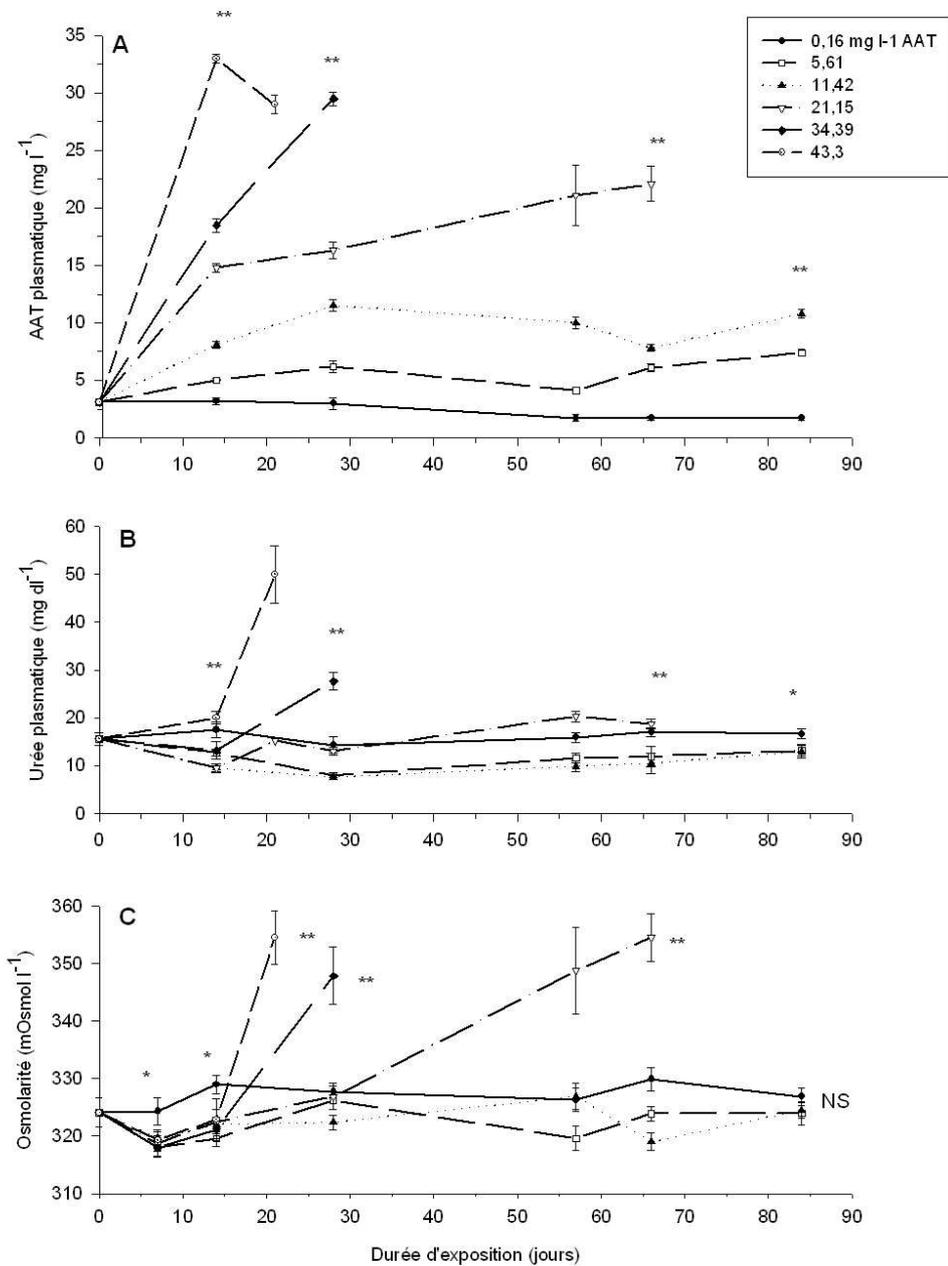


Fig. 21 - Evolution selon la durée d'exposition et la concentration en AAT ambiant de (A) l'ammoniémie, (B) l'urémie et (C) l'osmolarité chez le turbot .
 pour des raisons de clarté les résultats statistiques détaillés ne sont pas représentés
 ** P<0,001 ; * P<0,05 ; NS, non significatif.

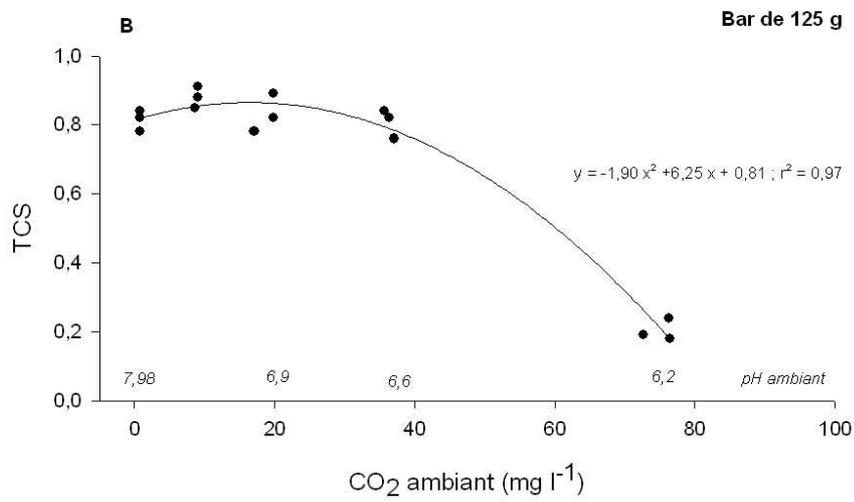
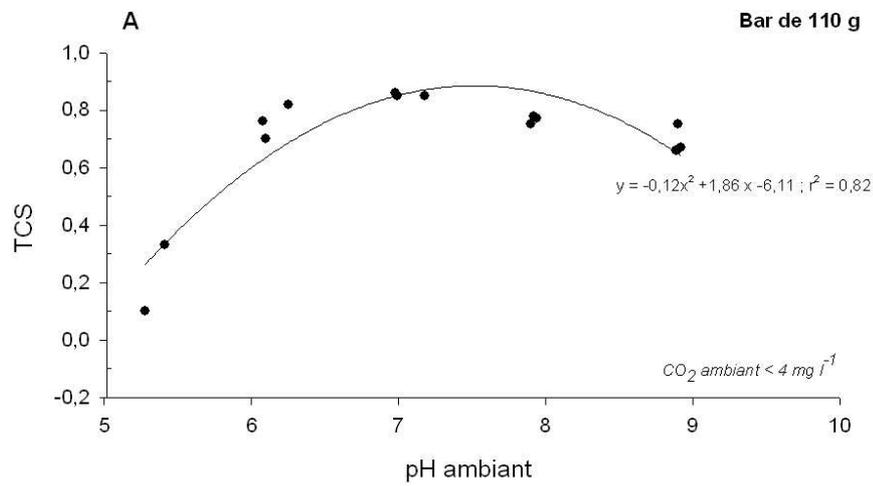


Fig. 22 - Evolution du TCS chez le bar selon le pH ambient (A) ou B) la concentration en CO_2 ambient, pour une durée d'exposition de 2 mois .

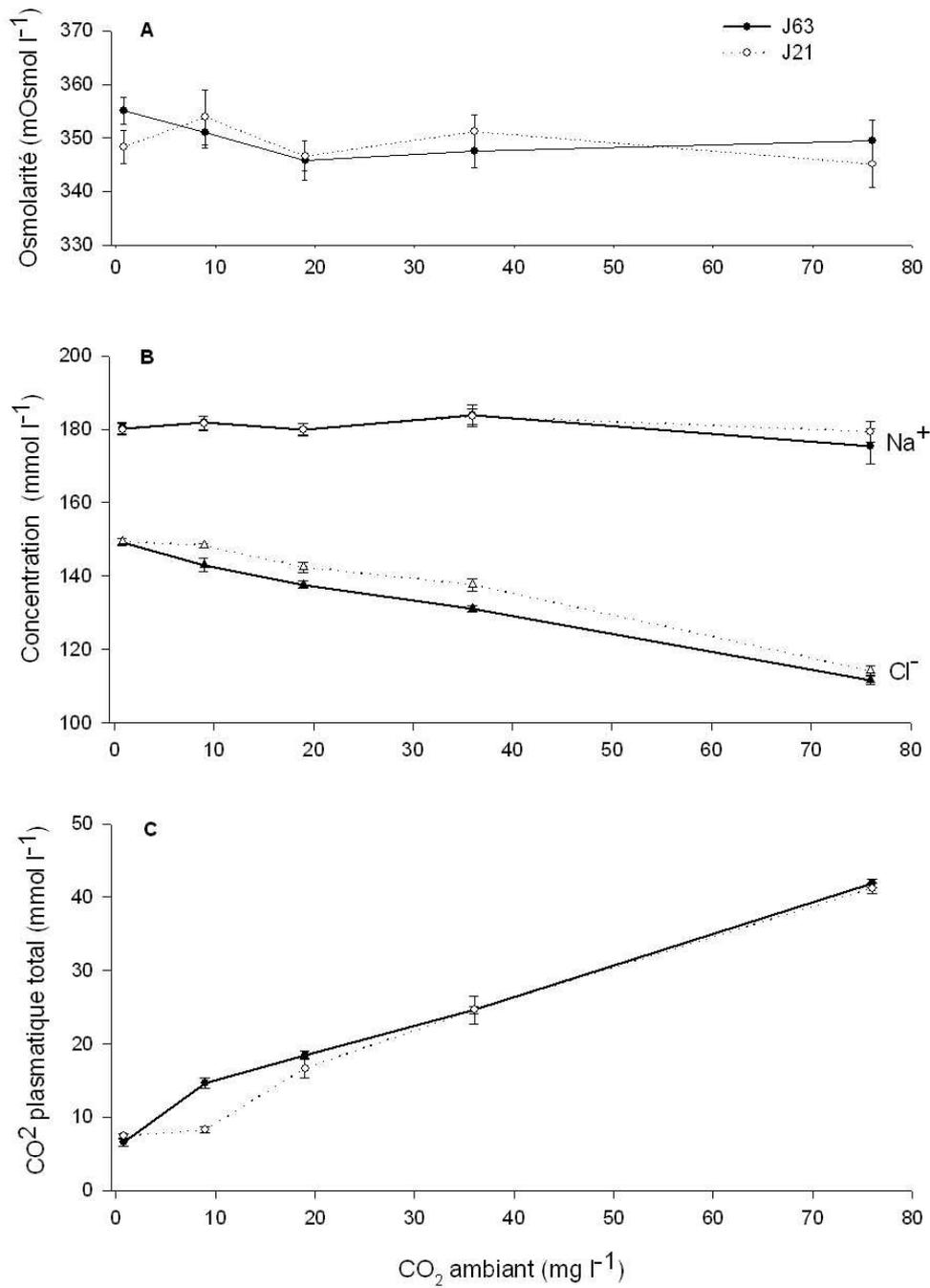


Fig. 23 - Evolution selon la concentration en CO₂ ambiant et la durée d'exposition de, (A) l'osmolarité, (B) la natrémie et la chlorémie et (C) du CO₂ total chez le bar de 110 g ; moyenne ± ES.

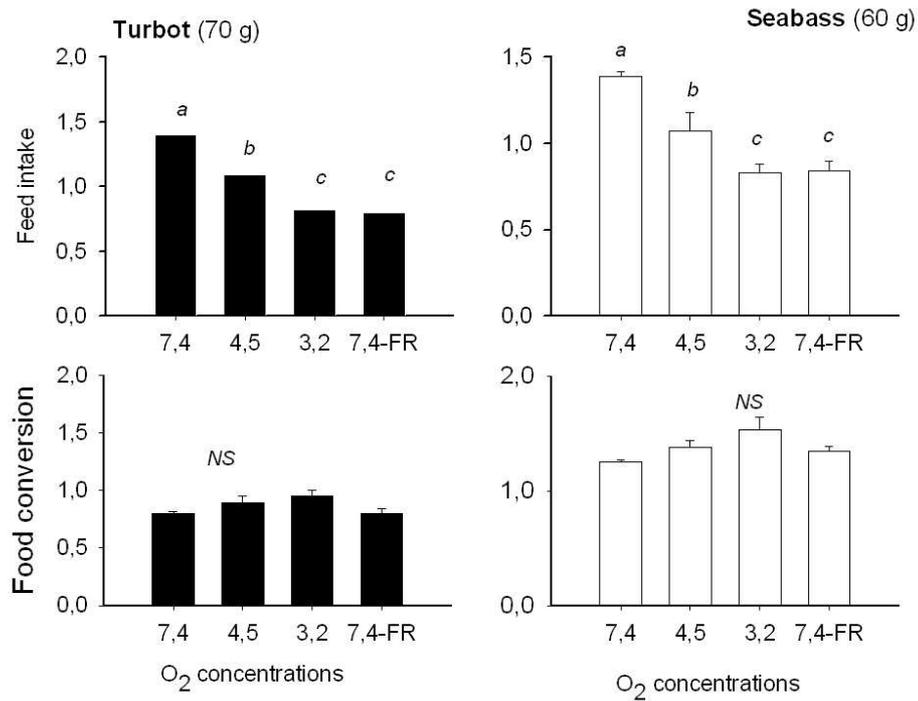
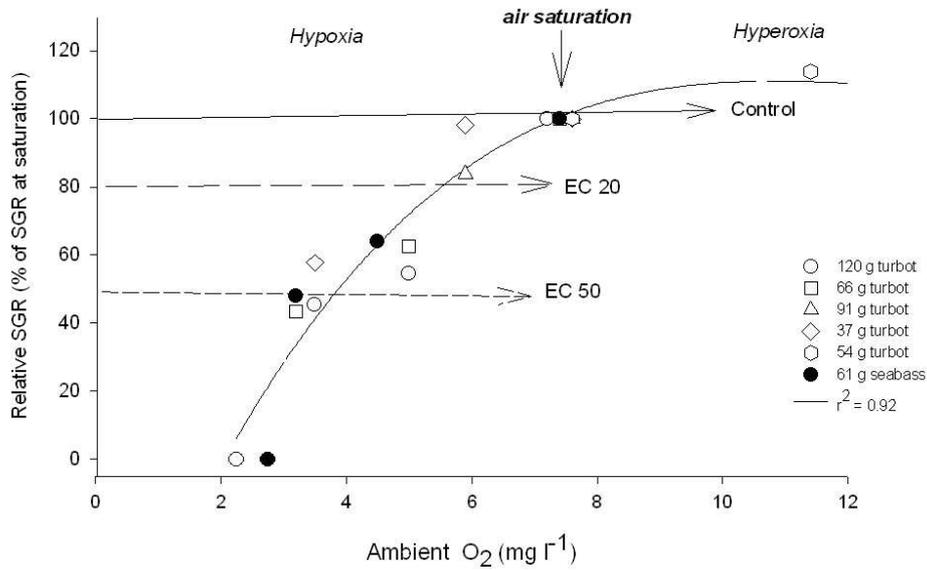


Fig. 24 - Evolution chez le turbot et le bar selon la concentration en O₂ ambiant du TCS, de la prise alimentaire et du taux de conversion alimentaire ; moyenne \pm ES

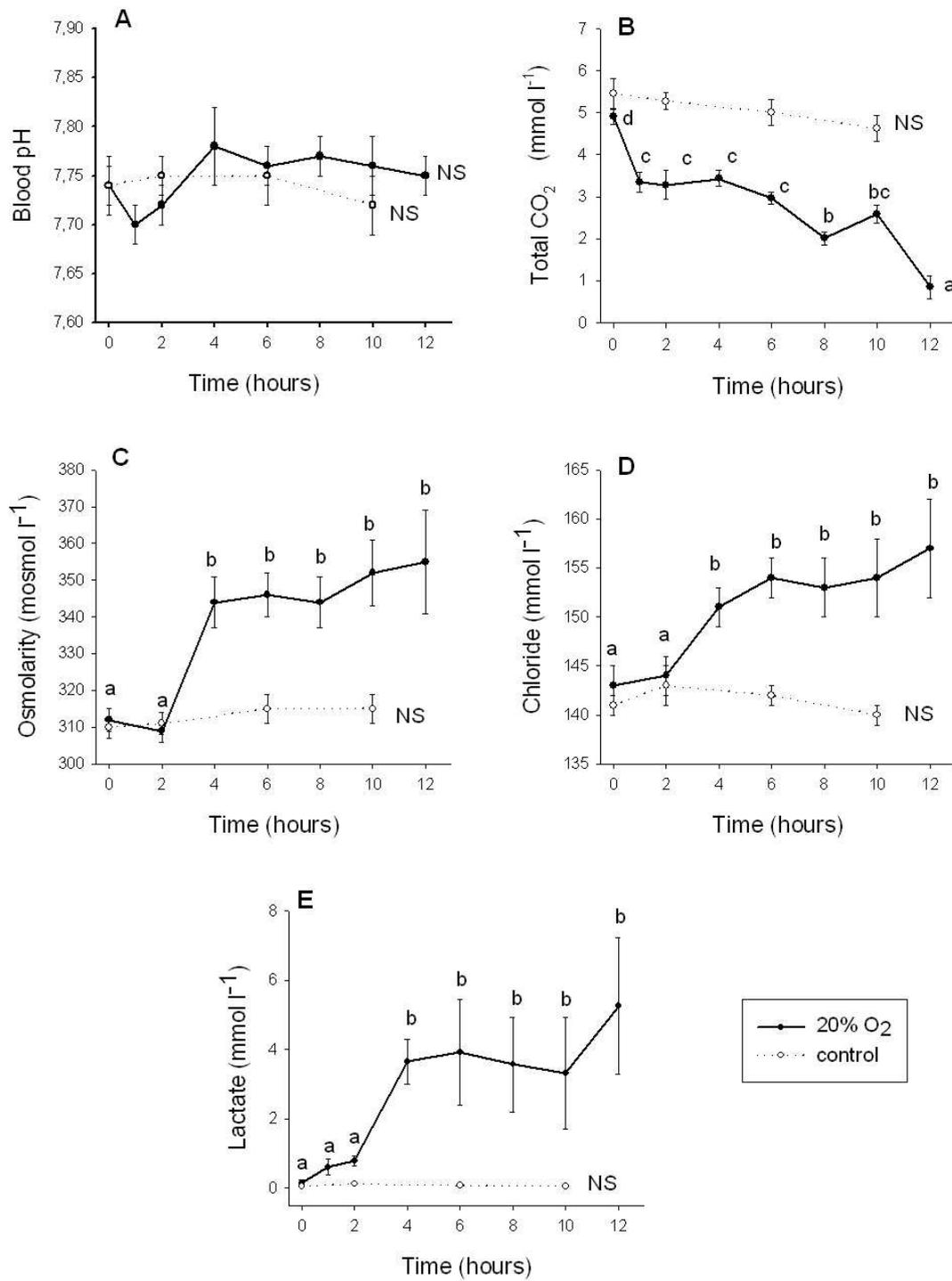


Fig. 25 - Evolution chez le turbot exposé pendant 12 h à 20 % de la saturation et chez un lot témoin (A) du pH sanguin et, pour le plasma, (B) du CO₂ total ; (C) de l'osmolarité ; (D) de la chlorémie ; et (E) de la lactacidémie ; moyenne ± ES.

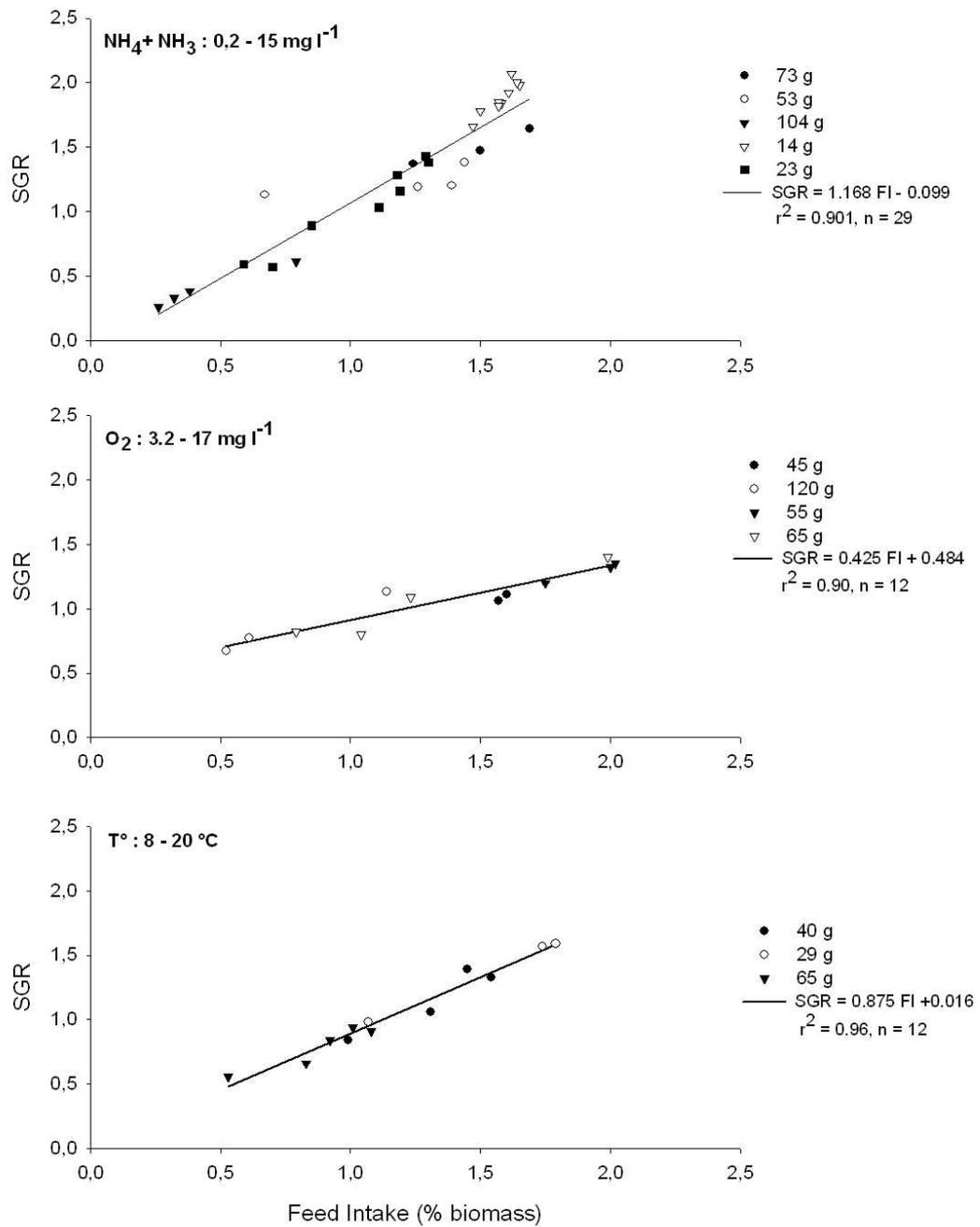


Fig. 26 - Relation entre le TCS (SGR) et la prise alimentaire (FI) pour différentes concentrations ambiantes en AAT, en O₂ et de la T°, chez le turbot

