

I.4.1.3- Le développement embryonnaire.

Cette phase plus ou moins longue (cf. I.4.1.3.2), qui se déroule au sein de l'oeuf, doit sa relative complexité au fait qu'elle ne soit quasiment que transformation. C'est vraisemblablement la période de vie du poisson où la part de développement l'emporte le plus nettement sur celle de la croissance, car s'il y a multiplication cellulaire, il y a surtout participation des nouvelles cellules à des arrangements tissulaires sans cesse plus élaborés, où l'on reconnaîtra bientôt une jeune larve, prête à éclore.

Nous envisagerons l'étude de ce développement embryonnaire en quatre parties successives: après une description macroscopique du chapelet d'oeufs, nous en présenterons les durées et les conditions d'incubation. Nous pourrions alors parler des différentes phases du développement embryonnaire, avant de terminer par l'exposé des principaux risques encourus au cours de cette période par l'embryon.

I.4.1.3.1- Description des oeufs.

Les pontes des perches se reconnaissent facilement à leur **aspect de dentelle translucide, accrochée à faible profondeur à divers supports.**

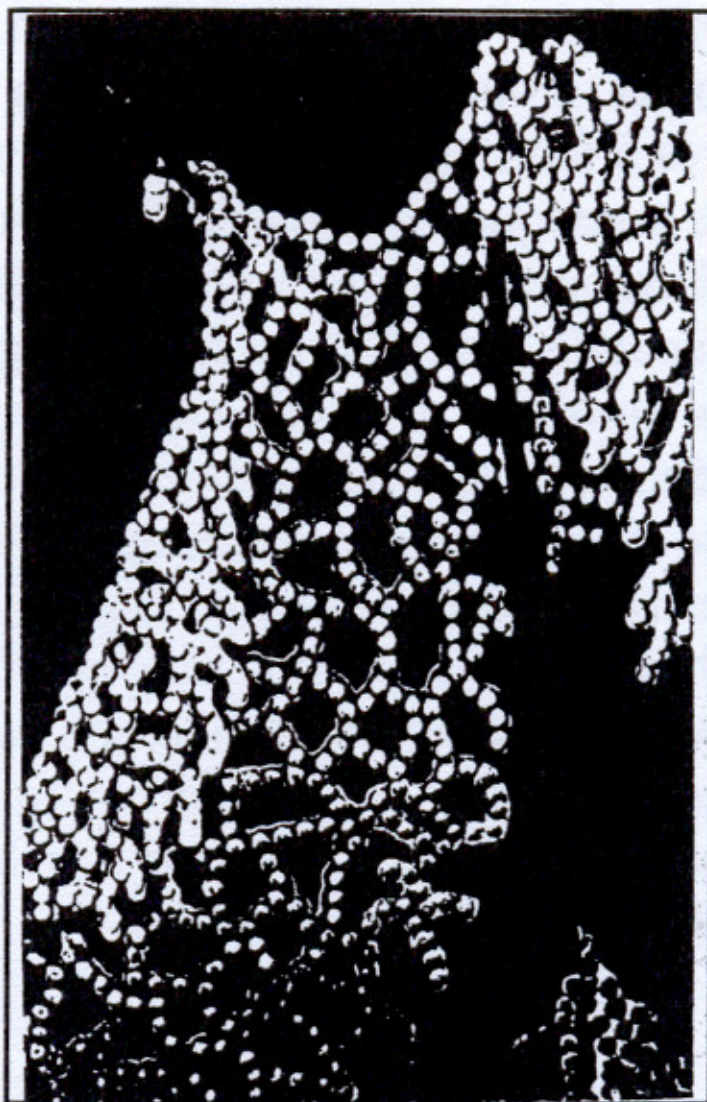


Fig. 26: Dessin d'un chapelet d'oeufs de perches *P. fluviatilis* en milieu naturel in (81).

Ces réseaux se constituent lors de l'émission, par les femelles, de leur long chapelet d'oeufs, qu'elles emmêlent au cours de la ponte par leur déplacement désordonné. Ce mouvement est couplé à l'action d'éventuels courants et à la dilatation d'une gangue muqueuse et adhésive autour du ruban d'oeufs: les portions du filament qui se rencontrent se soudent alors pour former finalement un réseau plus ou moins volumineux. On peut noter que les zones de jonction entre deux portions de filament sont de petites surfaces planes qui donnent aux oeufs en regard un aspect plus polyédrique que sphérique.

En démêlant le réseau, on revient au monofilament dont la longueur varie selon l'âge et la taille des femelles (cf. I.4.1.2.4), pouvant atteindre plusieurs mètres dans certains cas (32), (73), (108). Laissé à lui-même, ce monofilament se dispose d'ailleurs plutôt en forme de spirale, dessinant ainsi un cylindre de quelques centimètres de diamètre, aspect particulier sous lequel la ponte a pu être décrite par certains auteurs. [(32), CHEVEY (1925) in (108)].

Les oeufs, pour leur part, sont le plus souvent translucides et légèrement ambrés (des oeufs blancs opaques sont des oeufs morts). Le développement d'algues microscopiques à leur surface (oscillaires benthiques, diatomées) peut les colorer en brun, sans pour autant nuire au développement normal de l'embryon en leur sein. On observe aussi parfois, fixés sur le chapelet d'oeufs, des invertébrés du benthos (*Gammarus*, *Asellus*, trichoptères à fourreau...) ou des planaires, (73), toujours sans que cela n'ait de réelle conséquence sur l'oeuf et son contenu, bien protégé par les structures qui l'entourent: il faut savoir, en effet, que **quelques minutes après avoir été fécondé, l'oeuf dont le diamètre initial était de l'ordre de 1,5 à 2 mm, « gonfle », atteignant un diamètre total de 2 à 3 mm.** (57), (81). Ce phénomène s'explique par une hydratation de la membrane périphérique qui se développe ainsi considérablement en quelques instants, jusqu'à représenter 1/4 à 1/3 du diamètre final de l'oeuf (108).

Cette membrane s'organise en une couche périphérique (dont les propriétés adhésives permettent au chapelet de se structurer en réseau), une couche médiane épaisse et striée radialement (qui concentre les propriétés de protection mécanique de l'oeuf) et une couche interne que certains ont considéré comme la *zona radiata* de l'ovule.

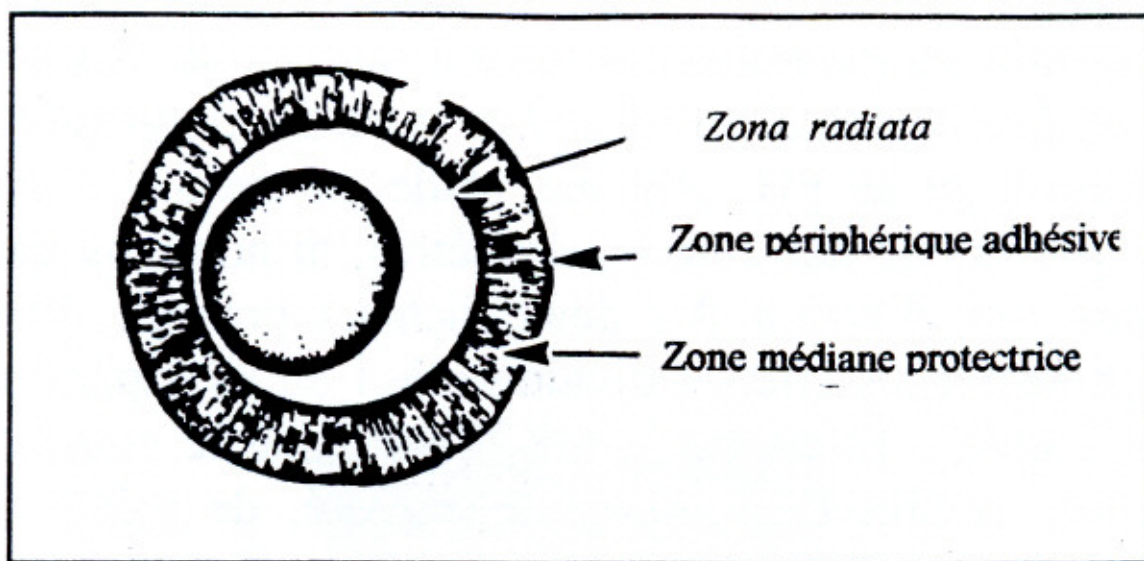


Fig. 27: Coupe d'un œuf de *P. flavescens* selon MANSUETI, (1964) in (26).

Le développement d'une telle enveloppe alourdit considérablement l'ensemble. SERGEEV et al (1955) in (108) a ainsi estimé que de **500 à 1000 œufs par gramme de chapelet avant fécondation, on passait à seulement 170-180 œufs par gramme juste après...**

Suite à cette hydratation, la membrane aura tendance à durcir, renforçant ainsi ses propriétés protectrices, mais elle perdra son caractère adhésif (ce qui empêchera la ponte de s'agréger en une masse trop compacte qui étoufferait les œufs situés à l'intérieur).

En conclusion, nous retiendrons cette structuration particulière et rapide de la ponte en réseaux suspendus à leur support et protégés par une gangue épaisse d'éventuels chocs mécaniques (liés au courant par exemple). Il semblerait que cette enveloppe puisse également protéger la ponte face à certaines infections (saprolegniose), voire face à la prédation exercée par des invertébrés ou des poissons: selon THORPE, (108), ceux-ci, même affamés, ne toucheraient pas aux pontes de *P. fluviatilis*. Ainsi apparemment bien défendus des dangers qui les menacent, les œufs vont pouvoir se développer, tout au moins si certaines conditions sont respectées. Ce sont ces conditions et les durées possibles du développement embryonnaire que l'on va voir maintenant.

I.4.1.3.2- Durées et conditions d'incubation.

Les notions de durée et de conditions d'incubation doivent obligatoirement être envisagées ensemble. Il a, en effet, été établi que **la durée nécessaire au développement embryonnaire, très variable dans l'absolu (d'une dizaine de jours à presque un mois) est principalement régie par les conditions du milieu d'incubation** (nous verrons qu'une part de génétique, propre à l'œuf, intervient aussi, mais dans une bien moindre mesure...).

Parmi tous les paramètres servant à caractériser le milieu, deux ont un rôle reconnu dans le déroulement global de ce développement embryonnaire: la **température** et le **pH**. Aucune étude ne semble s'être intéressée à l'influence potentielle des autres paramètres, ni non plus aux conséquences des combinaisons d'action des deux facteurs précités. Nous ne pourrions donc que présenter les effets individuels de l'un en supposant optimales les valeurs de l'autre... Et en gardant à l'esprit que le couple de ces valeurs optimales n'a, semble-t-il, jamais été exploré, de même que le sujet de possibles compensations, dans certaines limites, d'un paramètre par l'autre.

1.4.1.3.2.1- La température et le développement embryonnaire de P. fluviatilis.

Ce chapitre, qui reprend et développe certaines des données évoquées en I.2.2.1.2.1., a déjà pour buts de rappeler les limites extrêmes de la température (au-delà desquelles le développement embryonnaire devient généralement impossible) puis de définir quelles en sont en revanche les valeurs optimales, qui verront l'incubation se dérouler au mieux (c'est à dire rapidement, jusqu'à l'éclosion de larves parfaitement viables et disposant d'un maximum d'atouts pour survivre...). On présentera ensuite les conséquences qu'un éloignement, dans un sens ou dans un autre de la température par rapport à ces valeurs optimales, pourra avoir sur la durée d'incubation et l'embryon lui-même.

Les températures respectives de 5°C d'une part et de 20-21°C d'autre part, semblent correspondre aux températures limites inférieures et supérieures maximales, au-delà desquelles le développement embryonnaire ne peut aboutir, [(61), (63), (72)], parce que stoppé à ses tous premiers stades qui, pourtant, correspondent aux plus thermotolérants.

En effet, HOKANSON K.E.F. (63) montre bien que la **température létale inférieure** (celle où plus de 50% de la population meure: cf. I.2.2.1.1.) n'est pas une constante, mais **évolue avec l'embryon: estimée à 3,7°C en début d'incubation, elle s'élève à 7°C pour des embryons proches de l'éclosion, et atteint 9,8°C chez les jeunes larves commençant à nager.** De nombreux auteurs ont également constaté que l'essentiel de la mortalité embryonnaire s'observe en fin d'évolution plutôt qu'aux premiers jours, ce qui semble confirmer une fragilité croissante de l'embryon au fur et à mesure de son développement, (51), (97).

Les **températures optimales**, quant à elles, pourront être définies comme celles sous lesquelles, au contraire, les pourcentages de réussite à l'éclosion et les taux de survie larvaire sont les plus élevés. Elles semblent se situer globalement **autour de 11-16°C**: KOKUREWICZ B., (72) note en effet qu'à l'éclosion des oeufs placés dans cet intervalle de température

pendant leur incubation, les larves sont d'une longueur maximale et ont atteint un stade de développement plus avancé que les autres (notamment au niveau de leur mâchoire, élément dont on appréciera toute l'importance lors de l'étude des premiers stades larvaires). Certains auteurs pensent également qu'un tel résultat, qualitativement optimal à l'issue de la période d'incubation, s'obtient plus précisément quand cette période est marquée par une **élévation progressive et régulière de la température (de l'ordre de 0,5°C à 1°C par jour) jusqu'à l'éclosion, date à laquelle la température de l'eau devra se situer dans l'intervalle optimal précité (63)**. (On peut d'ailleurs imaginer que ce phénomène ne soit que la traduction de l'élévation progressive, au cours du développement embryonnaire, du niveau de la température limite inférieure tolérée).

Ayant ainsi tracé le cadre limite des températures autorisant un développement embryonnaire, et positionné dans ce cadre les valeurs permettant d'optimiser ce développement, on peut maintenant s'intéresser à la durée d'incubation des oeufs de *P. fluviatilis*.

Chez les homéothermes, la durée du développement embryonnaire est une constante, spécifique. Chez les poïkilothermes en revanche, il n'existe pas de telle constante: la **durée d'incubation dépend des paramètres du milieu, et notamment de la température**. On a rapidement remarqué que les deux variables évoluaient en sens inverse: **plus la température d'incubation est forte, et plus l'éclosion sera rapide**.

Tableau VI: Durée d'incubation de 2000 oeufs provenant d'un même couple de poissons, répartis en 4 lots identiques, incubés à température différente in (58).

Durée d'incubation (en jours).	Température d'incubation (en °C).	Nombre de degrés jour.
19	10°C	190°Cj
14	13,23°C	185°Cj
7	17,24°C	120°Cj
4,33	24,65°C	106°Cj

Tableau VII: Durée d'incubation des pontes situées à différentes profondeurs d'un même lac in (31).

Durée d'incubation (en jours)	Profondeur d'incubation (en mètres)	Température d'incubation (en degrés Celsius)	Nombre de degrés jour
14	2	11,8	165
27	19	6,6	178

La recherche d'une constante, si possible spécifique, a alors amené les chercheurs à s'intéresser au produit des deux variables, température et durée d'incubation, dont l'unité est le degré jour (°Cj).

L'espoir d'aboutir à une réelle constante de cette façon, a cependant été déçu chez *P. fluviatilis*: les valeurs du nombre de degrés jour nécessaires peuvent varier dans des rapports de 1 à plus de 2:

- 136°Cj à 243°Cj: amplitude de variation du nombre de degrés jour entre les différentes pontes d'un même lac, une même année: (31).
- 3j à 22°C -> 66°Cj
33j à 6°C -> 198°Cj: SWIFT (1965) in (108).

Cependant, cette notion de degré jour a été l'objet d'études et de conclusions intéressantes, notamment de la part de KOKUREWICZ, (72): il s'agit déjà de bien voir les **différences** pouvant exister au sein d'une même ponte, placée dans les mêmes conditions, **entre les premiers et les derniers oeufs à éclore**, qui sont parfois séparés de plusieurs jours, d'où de suite des différences nettes du nombre de degré jour. (Des différences génétiques entre les embryons pourraient expliquer cette observation, comme elles pourraient aussi expliquer les différences de rapidité d'éclosion parfois observées entre les pontes de géniteurs différents issus du même milieu).

KOKUREWICZ observe ensuite que le **nombre maximum de degrés jour nécessaires à un développement embryonnaire s'obtient lorsque la température d'incubation est faible** (aux alentours de 7-8°C) sans qu'elle atteigne toutefois les limites inférieures tolérées par l'espèce. Dès que cette température d'incubation augmente, le nombre de degrés jour correspondant diminue: (une courbe représentant l'évolution de la durée nécessaire au développement embryonnaire selon la température à laquelle se déroule ce développement, s'écarte peu à peu de l'hyperbole qui représenterait une situation où le nombre de degrés jour serait constant).

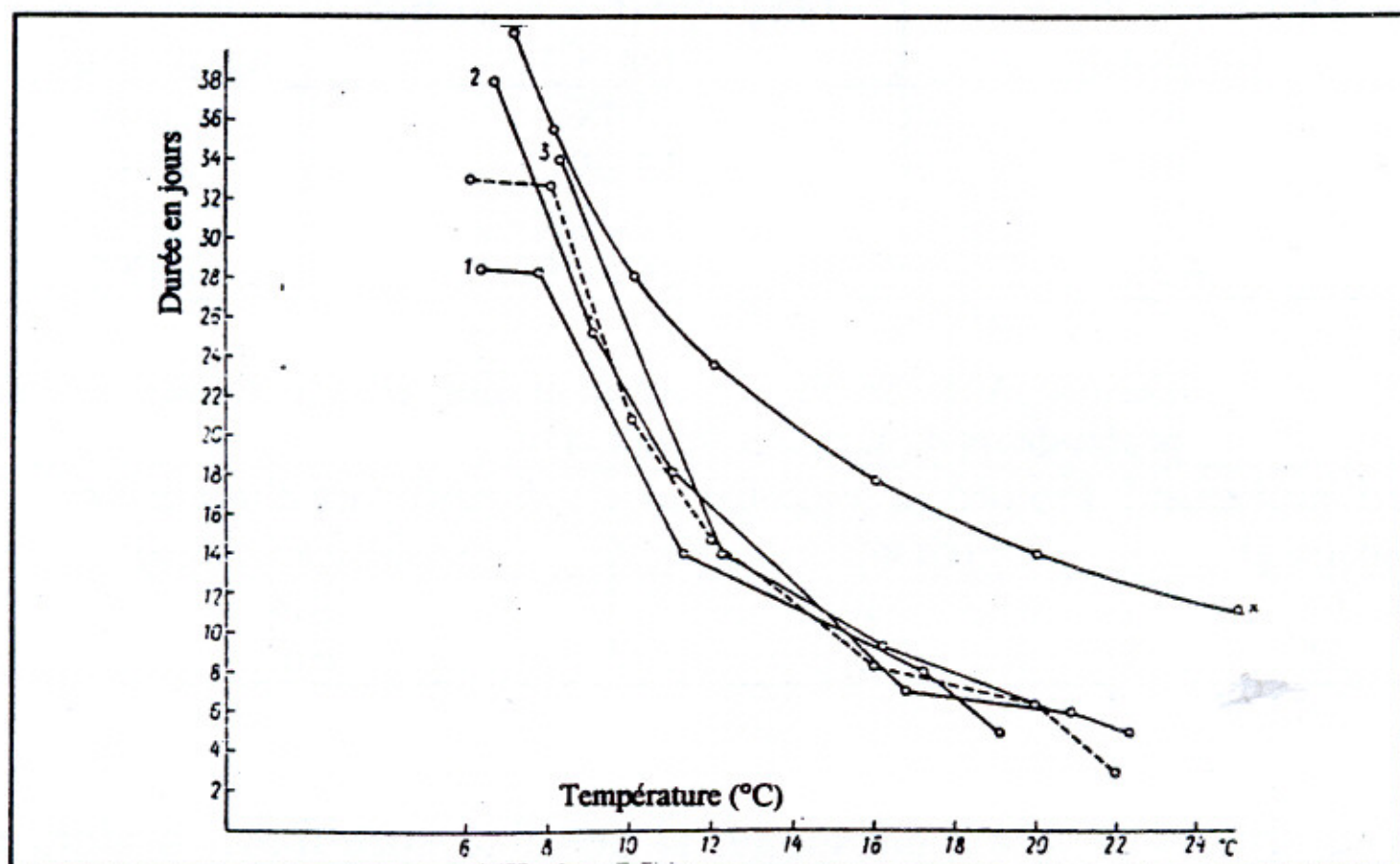


Fig. 28: Relations durée d'incubation/ température d'incubation chez *P. fluviatilis*, observées lors de différentes incubations, et hyperbole correspondant à 280°C.j in (72).

En comparant maintenant, à différentes températures d'incubation, les nombres de degrés jour nécessaires pour atteindre non pas le stade ultime de l'éclosion, mais des stades intermédiaires bien précis du développement embryonnaire (notés de I à V, dans le même sens que celui de leur apparition), on constate que l'élévation de température diminue d'autant plus nettement la durée nécessaire pour atteindre ce stade, que celui-ci est plus évolué: on peut exprimer cette idée en disant que les fortes températures n'influencent qu'assez peu la vitesse de développement embryonnaire dans ses premières étapes, alors qu'elles accélèrent considérablement la fin de ce développement. (Ce qui est peut-être à mettre en parallèle avec la relative indifférence aux très faibles températures qu'on avait observée chez ces premiers stades embryonnaires: tout semble se passer comme si l'organisme était trop primitif pour être réellement sensible à son environnement; au fur et à mesure de son évolution, il se sensibiliserait aux paramètres de son milieu et « répondrait » à leurs variations).

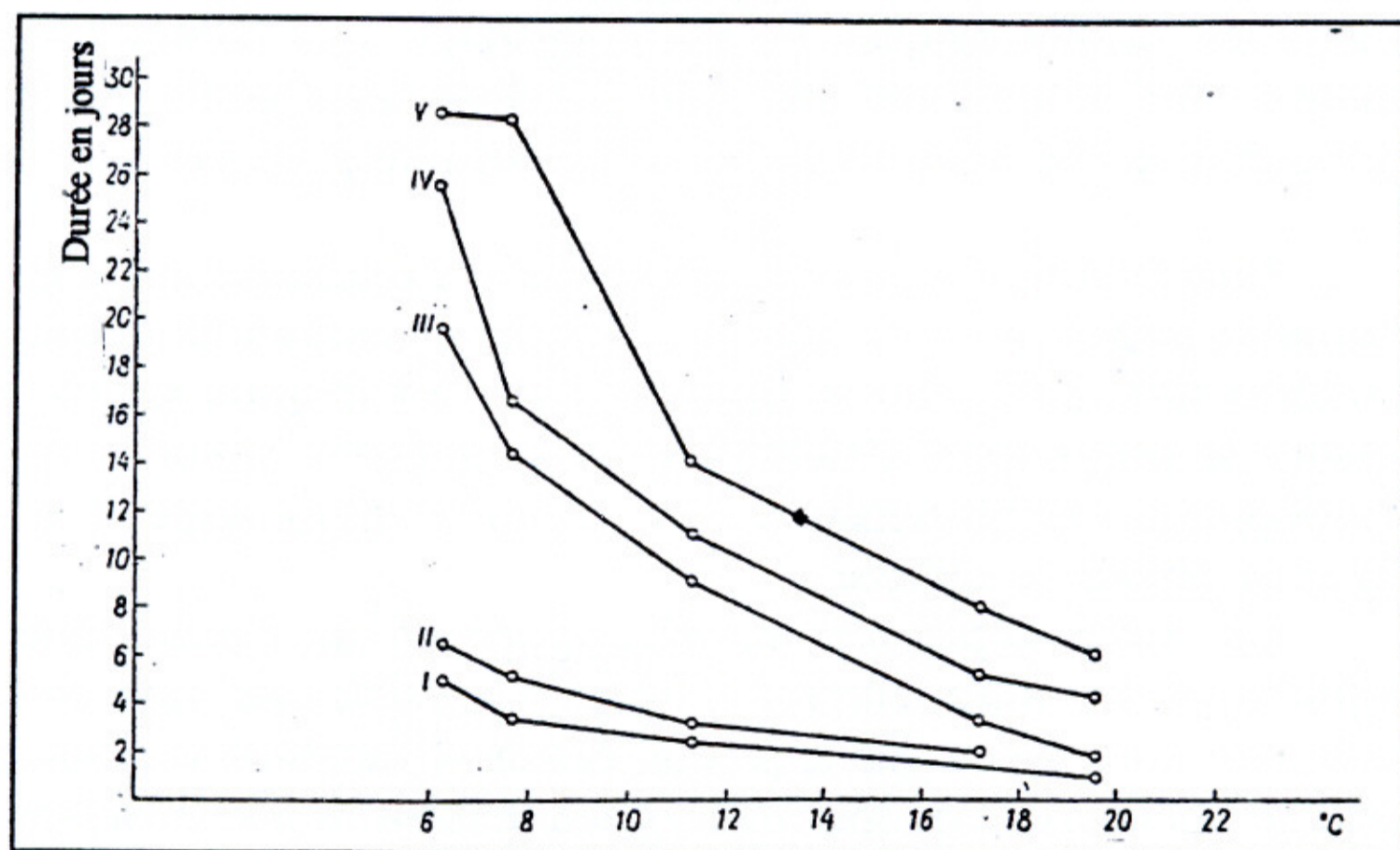


Fig. 29: Durées nécessaires pour atteindre à différentes températures d'incubation les stades particuliers de développement embryonnaire suivants: I: Fermeture du blastopore; II: apparition de la vésicule optique; III: embryon enroulé, queue par-dessus tête dans ses enveloppes; IV: stade oeil pigmenté; V: éclosion de masse in (72).

Dire maintenant que les températures optimales pour un développement embryonnaire se situent entre 11 et 16°C, revient à avancer qu'une incubation trop courte (à forte température) ou trop longue (à température faible) aboutit à l'éclosion de larves moins bien armées pour connaître un développement ultérieur normal: les embryons dont l'oeuf s'est développé à faible température naissent prématurés malgré une

longue durée d'incubation (grosses réserves vitellines, mâchoires insuffisamment développées et non fonctionnelles, yeux peu pigmentés...); **ceux dont l'oeuf s'est développé à toute allure sous l'effet de fortes températures, souffrent pour leur part souvent d'anomalies** (malformations, embryons hydrocèles, troubles de la régulation hydroionique...) qui apparaissent d'ailleurs d'autant plus tôt que la température était élevée.

Ces observations ont permis d'émettre une hypothèse d'explication relative au mode d'action de la température sur le développement embryonnaire. **On pense que la température agit à la fois sur la morphogenèse de l'embryon et sur la libération d'une enzyme d'éclosion** (qui fragiliserait peu à peu le chorion de l'oeuf).

Lorsque la température est optimale, les deux phénomènes de morphogenèse et de lyse du chorion sont équilibrés: l'éclosion a donc lieu au moment le plus opportun pour l'embryon.

Quand la température est plus élevée, la lyse est plus rapide, mais le développement embryonnaire accéléré peut conduire à des aberrations et des anomalies morphologiques ou physiologiques. Les faibles températures, quant à elles, ralentiraient surtout le développement plutôt que la lyse des enveloppes: à l'éclosion les larves sont prématurées, parfois non viables.

Pour conclure, nous retiendrons que si l'incubation de la ponte de *P. fluviatilis* peut *a priori* se dérouler dans des conditions de température très variables (6°C-22°C), les meilleurs résultats à l'éclosion semblent obtenus lorsque la température d'incubation, en progression régulière au cours du développement embryonnaire, atteint une valeur située entre 11 et 16°C à la fin de la période considérée.

La durée nécessaire au développement de l'oeuf varie avec la température du milieu: elle est d'autant plus faible que cette dernière sera forte, sans pour autant que le produit des deux variables, exprimé en degrés jour, ne soit constant ou spécifique. **Globalement, il faut compter sur 20 à 10 jours de développement embryonnaire, selon qu'on sera plutôt à 11°C ou à 16°C (ceci correspond donc à 150 -200°Cj).**

Il nous reste à envisager le rôle tenu par le facteur pH sur l'incubation, ses conditions et ses résultats.

I.4.1.3.2.2- Le pH et le développement embryonnaire de *P. fluviatilis*.

De la même façon que précédemment, nous présenterons les limites de variation de pH tolérées par des oeufs en développement, puis la valeur optimale de ce paramètre qui accompagnera les meilleurs taux de réussite à l'éclosion. Nous verrons alors les conséquences des modifications de pH sur la durée et les résultats du développement embryonnaire (cf. I.2.2.2.).

Un oeuf de *P. fluviatilis* en phase de développement embryonnaire semble pouvoir supporter des pH s'abaissant jusqu'à 5,5. Au delà de cette limite, quand l'acidification du milieu atteint des pH de 4 - 4,5 - 5, les éclosions se font d'autant plus rares que le milieu devient acide, et les taux de survie des jeunes larves sont extrêmement faibles. Les incubations dont le déroulement et les résultats sont optimums ont lieu en milieu neutre ou légèrement acide (6,5 à 7,5). (97).

RUNN P., & al (97), et RASK (93) constatent les mêmes conséquences d'une acidification du milieu sur le développement embryonnaire de *P. fluviatilis*. Seuls les pH très acides (autour de 4,5), sont susceptibles de provoquer une mortalité embryonnaire dans les toutes premières phases de développement; mais jusqu'à un pH de 5, quasiment aucun oeuf n'atteint le stade de l'éclosion (ceci rappelle d'ailleurs la relative indifférence des premières phases du développement embryonnaire vis à vis des températures extrêmes et la sensibilisation progressive des phases suivantes à des températures pourtant de plus en plus élevées...). Il faut franchir la valeur seuil de 5,5 pour que le développement embryonnaire puisse se dérouler en totalité, et qu'une larve éclore. (A pH 5, la larve bien qu'achevée, n'éclôt pas, et finit par mourir dans son oeuf après plusieurs jours de prolongation du temps d'incubation).

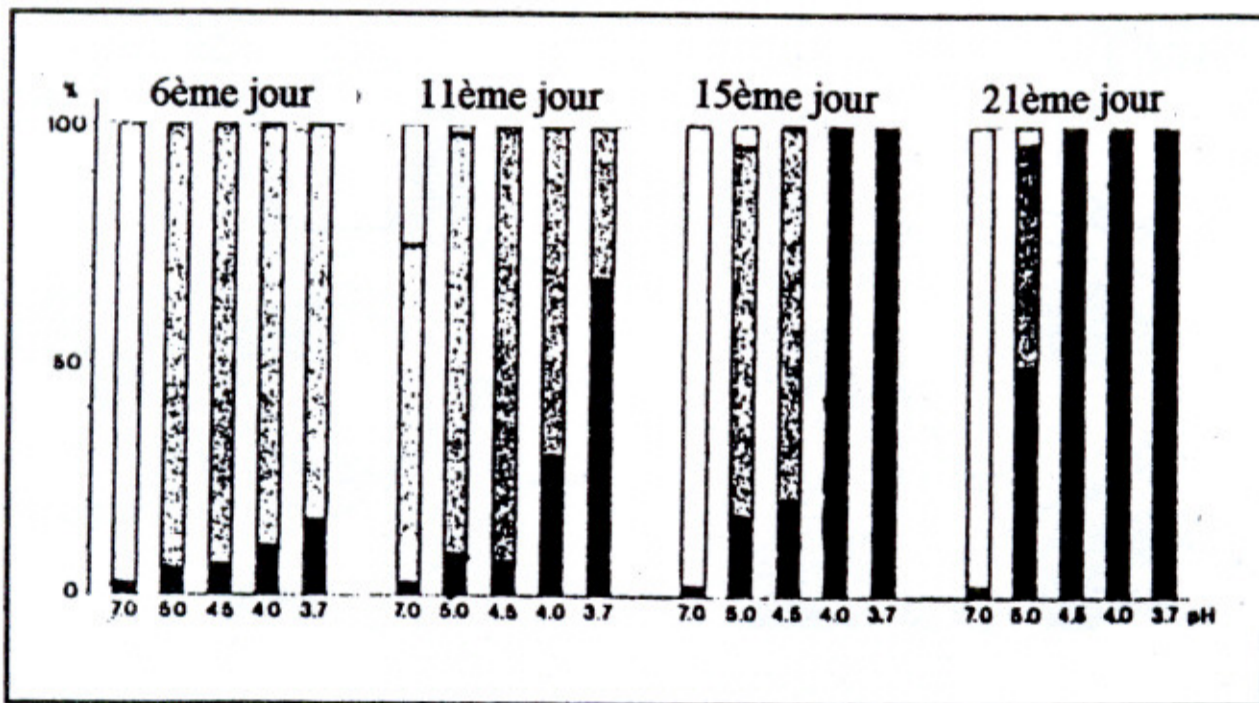


Fig. 30: Incidence du pH sur les proportions d'oeufs éclôs, d'oeufs vivants mais non éclôs, et d'oeufs morts avant éclosions chez *P. fluviatilis*. (Le nombre d'oeufs observés dans chaque groupe est d'environ 400) in (97).

- : Oeufs éclos.
- : Oeufs vivants mais non encore éclos.
- : Oeufs morts avant éclosion.

La durée d'incubation est ainsi d'autant plus longue que le pH est acide: (17 jours à pH_{7,3}, 23j à pH_{5,5}).

Par ailleurs, les oeufs incubés en milieu acide ne se développent visiblement pas bien, les différences par rapport aux oeufs placés en pH neutre devenant de plus en plus évidentes au fur et à mesure que l'éclosion se fait proche: d'un volume initial de 2,8 à 3 μl à pH_{5,0-5,5} ou pH_{7,3} (1,8 μl à pH_{4,5}), on passe à 8,5 μl (pH_{5,5}) et 10,5 μl (pH_{7,3}) au 17^e jour, pour 4,5 μl seulement à pH_{4,5-5} (les oeufs ayant atteint ce volume au 13^e jour pour ne plus évoluer ensuite).

Tableau VIII: Volume des oeufs au cours de leur évolution à différents pH in (97).

	J ₁	J ₁₃	J ₁₇
pH = 4,5	1,8 μl	4,5 μl	4,5 μl
pH = 5,0	2,8-3 μl	-	8,5 μl
pH = 5,5			10,5 μl
pH = 7,3			

A côté de ces différences de volume, des malformations embryonnaires peuvent être constatées (avec un taux et une gravité qui s'accroissent avec l'acidité du milieu, surtout en dessous de la valeur pH = 5).

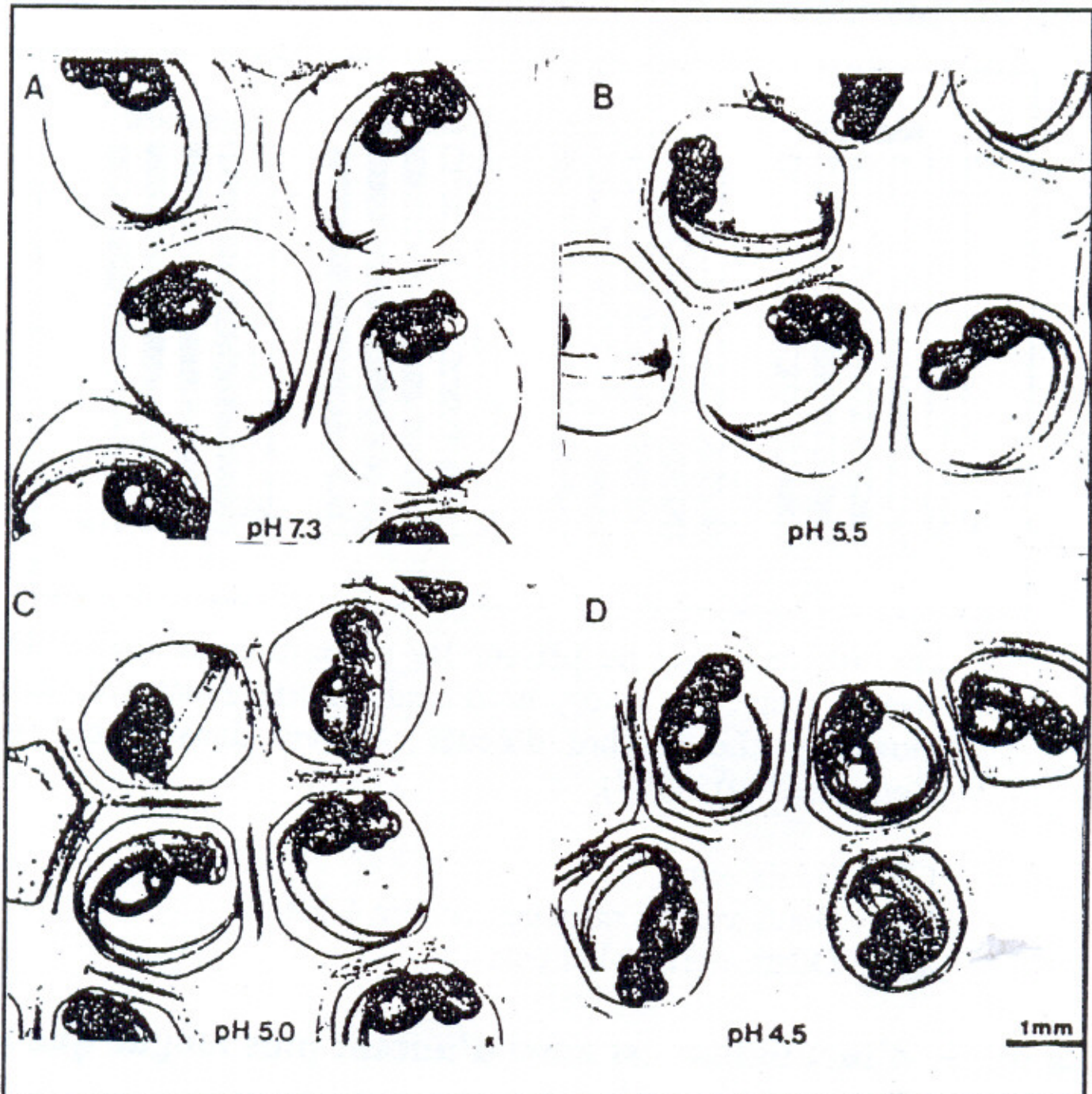


Fig. 31: Photographies d'oeufs de au 13 ème jour d'incubation à différents pH (7,3; 5,5; 5; 4,5) in (97).

La dernière influence que le pH semble pouvoir exercer au cours du développement de l'oeuf, ne porte plus sur le contenu de ce dernier mais sur les enveloppes mêmes: **alors qu'en milieu neutre, le chorion se retrouve très aminci au moment de l'éclosion, il semble d'épaisseur inchangée lorsque le pH n'est que de 4,5 - 5,5.**

Cette dernière observation a été couplée à celle selon laquelle **il est possible de « récupérer » les dégâts occasionnés par un pH acide** (en ce qui concerne les taux d'éclosion) **en transférant les embryons dans un milieu de pH neutre.** Plus ce transfert est précoce, et plus les résultats sont spectaculaires:

Transfert pH _{4,5} -> pH _{7,3} au 14 ^e j:	Taux d'éclosion 8% -> 94%
..... 18 ^e j: 91%
..... 19 ^e j: 74%
..... 20 ^e j: 25%

(50% des éclosions se font dans les 24 H suivant le transfert...).

Face à ces observations, on a pu avancer des **hypothèses d'explication** quant au mode d'action du paramètre pH sur le déroulement du développement embryonnaire de *P. fluviatilis*.

Il semble que les pH acides agissent surtout en entravant le fonctionnement des mécanismes d'éclosion, retardant ainsi, voire bloquant la libération des larves. On peut supposer une action du pH sur l'activation de l'enzyme de digestion du chorion ou sur la libération même de cette enzyme puisque, en milieu acide, rien ne semble réduire l'épaisseur des enveloppes pour aider l'embryon, actif, à se libérer.

On peut aussi imaginer une perturbation de l'hydratation de l'oeuf, ce qui expliquerait son moindre volume à pH acide; ceci pourrait modifier la structure des récepteurs de l'enzyme (celle-ci devenant alors inefficace) et peut-être renforcer la rigidité du chorion (les mouvements de l'embryon ne suffisent alors plus pour rompre mécaniquement ses enveloppes).

Concernant les déformations embryonnaires, on estime qu'elles ne sont que secondaires, le pH acide ne semblant pas avoir de réelle incidence directe sur l'embryomorphogenèse, qui se poursuit normalement jusqu'à la date approximative de l'éclosion.

En pH acide, cette éclosion est différée pour les raisons invoquées précédemment, sans que cela n'ait de conséquence vitale immédiate sur l'embryon. Celui-ci continue donc à vivre, c'est à dire à produire différents métabolites, déchets normalement évacués vers le milieu extérieur au travers du chorion. Or, la surface d'échange se trouve être, en milieu acide, très réduite (cf. diminution du volume de l'oeuf) et épaisse (puisque non digérée par voie enzymatique). Les déchets s'accumuleront dans l'oeuf, exerçant assez rapidement leur toxicité sur l'embryon et son développement.

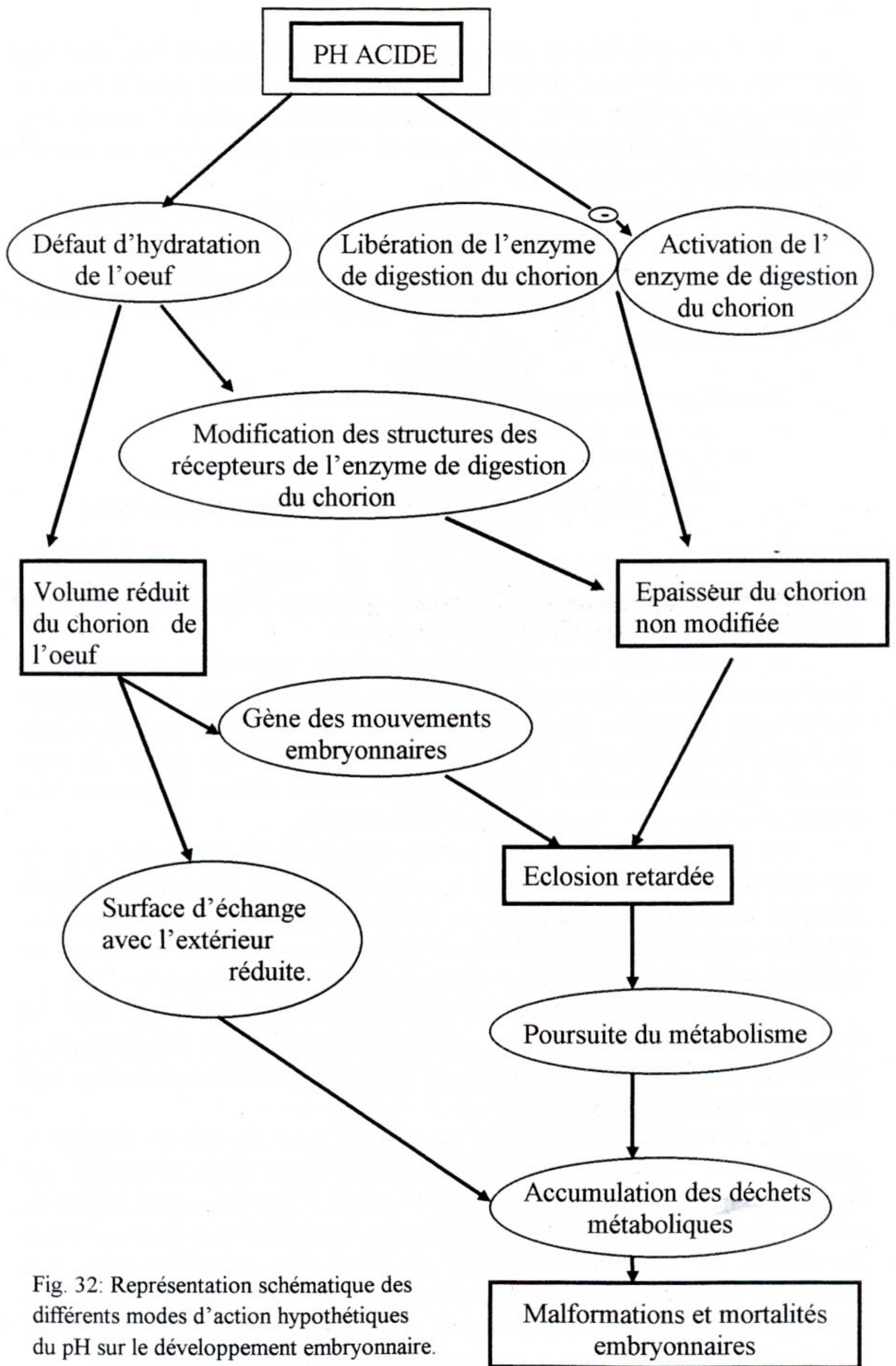


Fig. 32: Représentation schématique des différents modes d'action hypothétiques du pH sur le développement embryonnaire.

Comme la température donc, le pH est un facteur essentiel du milieu, susceptible d'entraver, voire d'empêcher totalement l'éclosion d'une ponte, lorsque ses valeurs s'éloignent trop de l'optimum requis par l'embryon pour se développer normalement.

Nous noterons ici encore une fois qu'il ne semble pas exister d'informations sur les effets exercés par un pH basique.

De même, il est difficile de trouver des indications concernant le rôle joué par les autres facteurs du milieu au cours du développement embryonnaire. Tout peut être rapidement présenté comme suit:

1.4.1.3.2.3- Les autres facteurs du milieu et le développement embryonnaire de P. fluviatilis.

- HOESTLAND, (57) signale qu'il est fort probable que la **lumière** (intensité, photopériode) ait une influence sur la réussite de la ponte, mais ne donne aucune autre indication au sujet de cette influence.

- La **teneur en oxygène** pourrait s'abaisser jusqu'à 3,4 mg.l⁻¹ sans conséquence pour l'embryon et son développement. Par contre, en dessous de cette valeur, SIEFERT & SPOOR (1974) in (26) ont noté que les larves éclosaient avec une taille réduite. Il faut ici insister sur le fait qu'il s'agit de teneurs en oxygène disponible réellement pour l'embryon: si l'oeuf, placé dans un milieu d'assez forte turbidité, est recouvert de microdébris, ses échanges avec l'extérieur se trouveront être réduits et l'embryon pourra souffrir. A l'inverse, une ponte exposée à l'air libre (projetée sur les rives par un fort courant par exemple) n'y trouvera certes pas son oxygène mais une source de dessiccation et de mort très rapide...

- Concernant les autres paramètres, nous pensons que l'on pourra se reporter utilement aux chapitres I.2.2.3 à I.2.2.5.

1.4.1.3.3- Les différentes phases du développement embryonnaire.

L'oeuf de *P. fluviatilis*, de même que celui des autres téléostéens, est dit de type télolécithe, c'est à dire que le cytoplasme de cet oeuf est nettement séparé du vitellus (substance organique de réserve par ailleurs abondante), formant au niveau du pôle animal, une goutte d'apparence huileuse qui sera le siège des premières étapes de l'embryogenèse; étant donnée la forme ovoïde légèrement aplatie de ce cytoplasme, on l'évoque parfois aussisous le terme de disque germinatif.

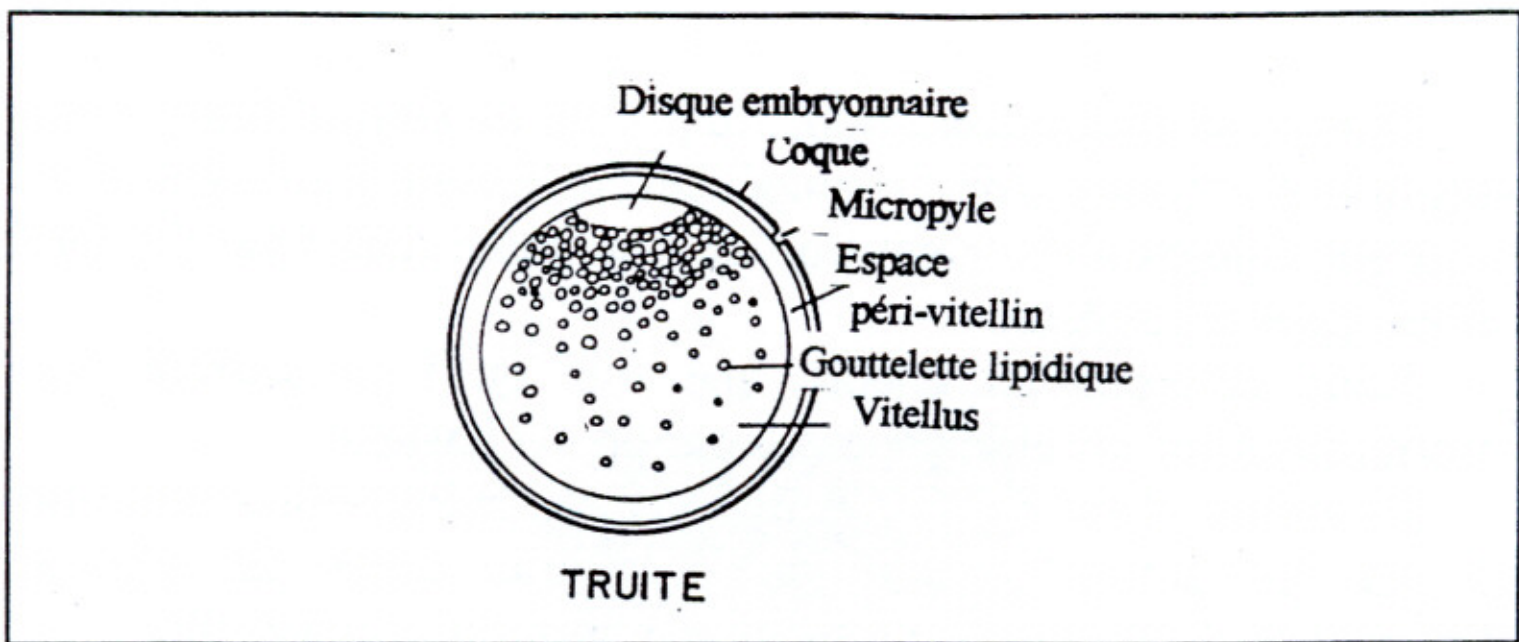


Fig. 33: Schéma d'un oeuf télolécithe de Truite in (11).

- La toute première phase du développement embryonnaire consiste en une série de mitoses successives, sans augmentation de volume, de la cellule oeuf initiale en une multitude de cellules filles de plus en plus petites (appelées blastomères): c'est **la phase de segmentation**, au cours de laquelle le vitellus reste parfaitement indivis (on parle de « segmentation partielle ») et les blastomères sont tous, à un moment donné, de même taille (d'où le terme de « segmentation égale »). Enfin, puisque cette segmentation n'intéresse que le disque germinatif, elle peut être qualifiée de « discoïdale » (11).

La première division de l'oeuf aurait ainsi lieu dans les cinq heures qui suivent la fécondation chez *P. flavescens*, la segmentation se poursuivant ensuite jusqu'à la 20-25^e heure environ: MANSUETI (1964) in (26).

On atteint alors le stade « blastula », constitué par un amas (blastodisque ou blastoderme) de cellules filles identiques (blastomères) rassemblées au pôle supérieur de l'oeuf, un peu surélevées par rapport au vitellus sous-jacent. Sous le blastoderme, ce vitellus qui s'est liquéfié, ménage une cavité: le blastocoele (terme impropre car l'espace n'est pas entouré mais simplement recouvert de blastomères). Au dessus de ce blastocoele, le blastoderme semble relativement plus clair qu'en périphérie, d'où une image en anneau (et le terme « d'anneau germinatif » souvent utilisé pour décrire la suite des événements).

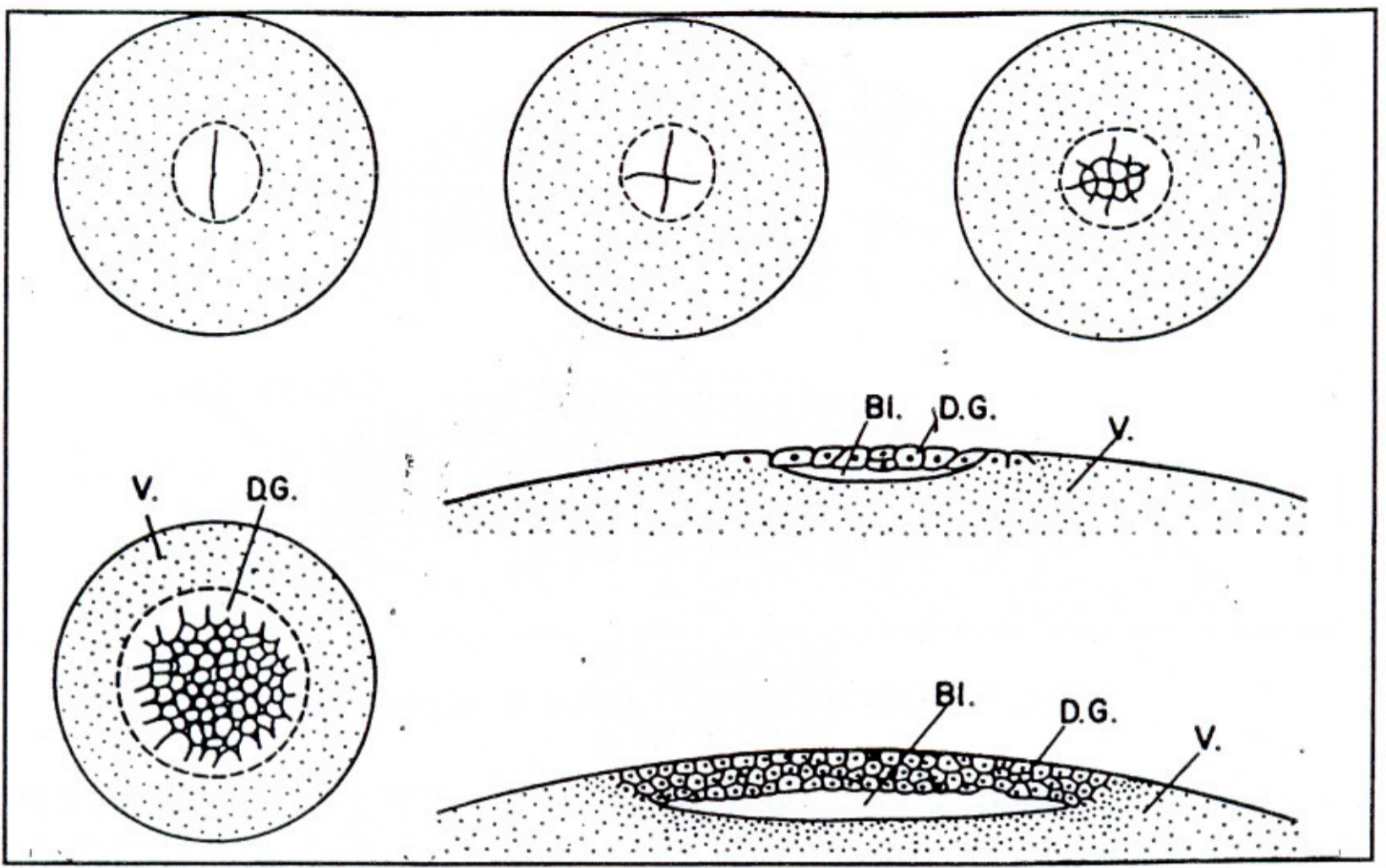


Fig. 34: Représentation de la première phase du développement embryonnaire in (11). (V = vitellus; D.G. = disque germinatif; Bl. = blastocoele).

• La **gastrulation, deuxième grande étape** du développement embryonnaire, peut alors commencer, vers la 30^e heure (MANSUETI (1964) in (26)). Il s'agit d'une phase complexe au cours de laquelle, par multiplication et surtout migration (notion de mouvements « morphogénétiques »), les cellules vont dessiner trois feuillets fondamentaux, dont se différencieront peu à peu les tissus puis les organes d'un nouvel individu: un feuillet externe (l'ectoblaste), un feuillet moyen (le chordomésoblaste) et un feuillet interne (l'entoblaste).

On peut essayer de schématiser cette morphogenèse par deux grands types de déplacements cellulaires qui, bien entendu, se déroulent simultanément: un phénomène d'invagination et un autre d'extension. L'invagination des cellules de l'amas blastodermique initial débute en un point situé à la périphérie du blastodisque: le noeud terminal. A ce niveau, les cellules semblent s'enrouler autour de la ligne marginale du blastodisque, pour se glisser entre ce dernier et le vitellus, dessinant le feuillet entoblastique (qui sera notamment à l'origine du tube digestif, de ses annexes, puis de l'appareil branchial).

Les cellules qui, dans ce mouvement, se retrouvent entre l'ex-blastodisque et le feuillet entoblastique formeront le chordomésoblaste, rapidement dissocié en matériel chordal et en mésoblaste à proprement parler (lequel donnera, lors de son évolution ultérieure, d'une part les tissus originels de la peau, des muscles somatiques et du squelette, d'autre part les néphrotomes à partir desquels se mettra en place l'appareil urinaire).

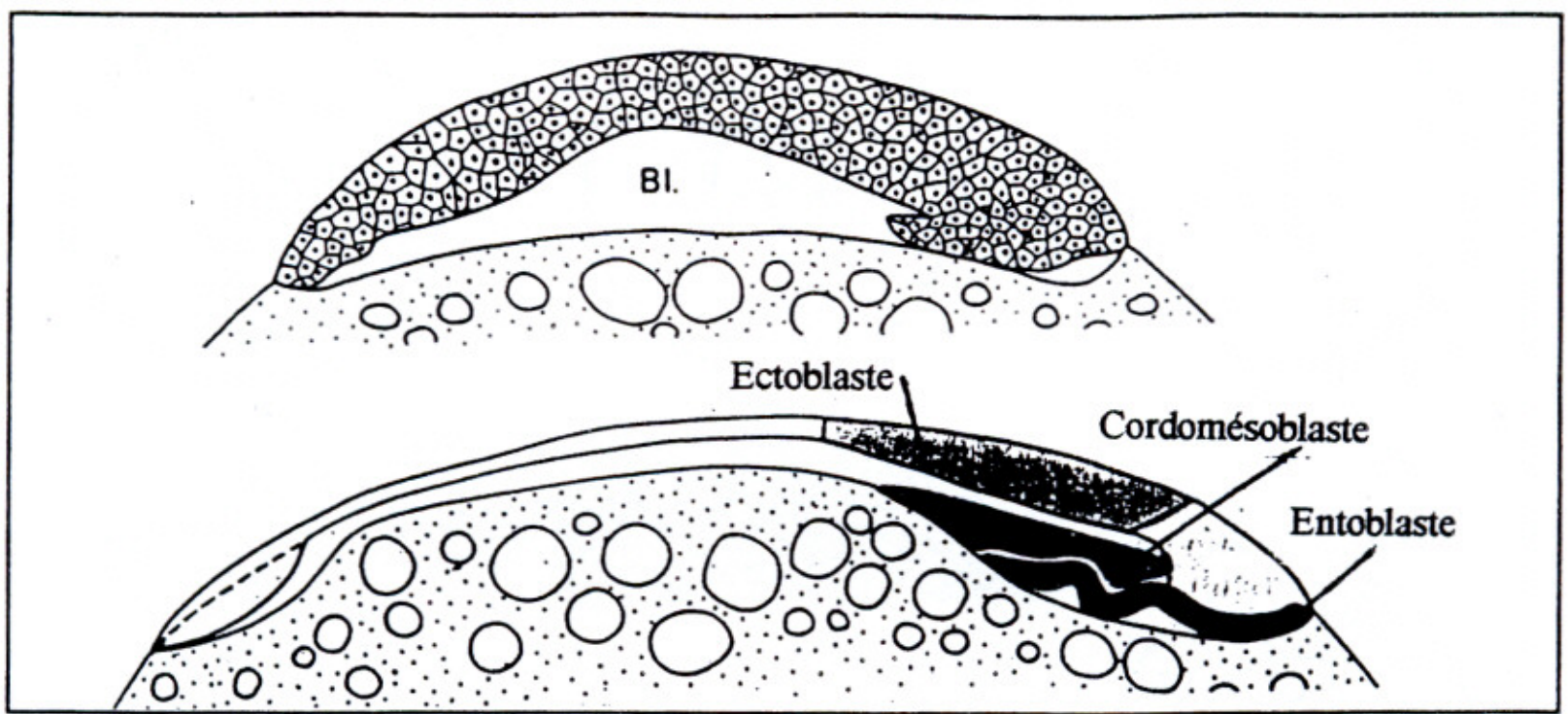


Fig. 35: Représentation du début de la gastrulation in (11).

Le mouvement d'extension, de son côté, correspond simplement à un mouvement de recouvrement de l'ensemble du vitellus par étalement à la surface de celui-ci, du disque germinatif.

- Les trois feuilletts fondamentaux ainsi mis en place en quelques jours, le développement embryonnaire peut entrer dans sa troisième phase, l'**organogenèse**, qui fera apparaître de plus en plus précisément une larve de *P. fluviatilis* à partir de la masse encore couchée sur le vitellus. VOUTSINOS, (118), reprend les observations faites à ce sujet par MANSUETI (1964): peu à peu, les bourgeons des nageoires pointent leurs reliefs, en commençant par les nageoires pectorales. La pigmentation de l'embryon dessine les yeux et la vésicule vitelline, tandis qu'on distingue nettement la bouche, l'ébauche de l'appareil branchial, ainsi que le coeur de l'embryon qui, enroulé sur lui-même, recouvre sa tête de sa queue.

En fin de période d'incubation, les mouvements de l'embryon sont perceptibles. Associés à la fragilisation des membranes de l'oeuf, ils seront à l'origine de l'éclosion: **une larve de 5-6 mm de longueur seulement va s'extirper des enveloppes qui la protégeaient jusqu'alors d'une partie des dangers auxquels elle était exposée.**

Quels étaient-ils ? Et quelle était l'efficacité de la protection offerte par l'oeuf ? C'est en répondant à ces dernières questions que nous nous proposons de clore le chapitre consacré au développement embryonnaire, en indiquant donc les taux de survie moyens d'une ponte à une telle période de transformations.

I.4.1.3.4- Taux et principales causes de mortalité embryonnaire.

On peut d'emblée retenir que **les taux d'éclosion chez *P. fluviatilis* sont excellents**, [(81), (96)], variant le plus souvent autour de 95%, **lorsque les conditions de milieu s'y prêtent.** (51), (61), (111).

Dans le cas contraire, les pertes en cours de développement embryonnaire peuvent être sévères, s'expliquant par l'intervention de différents types de facteurs, avec des fréquences de responsabilité variables pour chacun d'eux:

Il est ainsi **très rare que de gros dégâts soient occasionnés sur une ponte de perches par d'autres êtres vivants**: nous avons vu que des invertébrés pouvaient utiliser le chapelet d'oeufs comme support (cf. I.4.1.3.1) sans qu'aucun rôle néfaste n'ait pu être relevé. Les poissons, même affamés, ne semblent pas intéressés par la consommation de ces oeufs, au contraire cependant de certains oiseaux aquatiques comme le cygne (*Cygnus olor* L.): DAY (1880) in (108). (Ces données anciennes mériteraient peut-être d'être vérifiées).

En revanche, **il est très souvent signalé que le développement embryonnaire d'une ponte n'a pu atteindre son terme parce qu'un paramètre abiotique du milieu** (température, pH, oxygène..), par ses valeurs à un moment, **ne le permettait pas**. Ces « mauvaises » conditions peuvent d'ailleurs prendre un caractère « accidentel », lorsque par exemple, un abaissement brutal du niveau de l'eau découvre les pontes ou que celles-ci sont projetées sur les rives d'un lac agité par le vent violent d'une tempête..

Enfin, il reste à déplorer au sein de quasiment toutes les pontes, un **pourcentage normalement très faible de pertes dues à des ovules infertiles ou non fécondés ou bien encore dont la fécondation aboutit au développement d'embryons anormaux**, sans que les conditions du milieu ne doivent être mises en cause... TREASURER, (111), estime ainsi que sur une ponte dont les oeufs sont arrivés à 95,3% à leur terme, seuls 0,5% d'entre eux n'auraient pas été fécondés (restant alors petits, souvent regroupés, avec des enveloppes fines), 2,4% sont morts (opaques et blanchâtres très rapidement) et 1,8% sont porteurs d'anomalies plus ou moins graves, létales à plus ou moins long terme.

En conclusion, le développement embryonnaire, malgré la rapidité et l'importance des transformations qu'il implique, se déroule le plus souvent bien. L'embryon, placé dans un milieu potentiellement hostile, ne dispose pour tout moyen de défense, que de ses enveloppes. Mais les très faibles taux de mortalité couramment observés au cours de cette période sont une preuve de l'efficacité de ces dernières (efficacité seulement remise en cause lorsque les conditions du milieu deviennent extrêmes). Nous allons d'ailleurs voir que le stade larvaire, qui voit le développement du poisson se poursuivre en dehors de la protection de l'oeuf, est un stade qui paie un tribut souvent beaucoup plus lourd à la sélection naturelle.