

I.4.1.4- Le stade larvaire.

Rappelons tout d'abord que ce stade larvaire correspond à la tranche de vie du poisson comprise entre l'éclosion et l'état de jeune perche à qui il ne reste plus qu'à acquérir une maturité sexuelle pour être adulte. Dans ce chapitre, nous n'envisagerons que l'aspect « développement », laissant volontairement de côté les notions de croissance à proprement parler pour mieux les étudier ultérieurement.

Nous commencerons par décrire ce développement larvaire comme nous avons précédemment décrit le développement embryonnaire. Les conditions de milieu permettant un déroulement optimal de cette phase ayant été ensuite présentées, nous consacrerons une 3^e partie dans ce chapitre à l'alimentation des larves, point dont l'importance capitale ressortira notamment au cours de la 4^e et dernière partie consacrée quant à elle aux taux et aux principales causes de mortalité larvaire.

I.4.1.4.1- Description du développement larvaire.

Différents auteurs ont étudié les transformations anatomo-morphologiques de la jeune perche au cours des premières semaines qui suivent son éclosion. Ils ont pu définir des étapes essentielles dans le déroulement de ce développement, étapes auxquelles ils se sont référés ensuite en parlant des **différents stades de développement** (I à X) de *P. fluviatilis* (SPANOVSKAYA & GRYGORASH (1977) in (49)), ou bien encore en donnant aux larves de chaque type un nom bien particulier: ainsi, pour BALON (1975) in (49), l'**éleuthéroembryon** correspondra au tout premier stade larvaire, entre le moment de l'éclosion et celui où la larve sera capable de trouver sa nourriture dans le milieu. Viendra ensuite la protoptérygiolarve, ou larve capable de s'alimenter seule mais dont les nageoires impaires sont encore indifférenciées; lorsque ces nageoires commenceront à s'individualiser, on pourra parler de **ptérygiolarve**. Le terme de **juvénile**, enfin, sera réservé aux jeunes perches qui auront perdu leur aspect extérieur de larve.

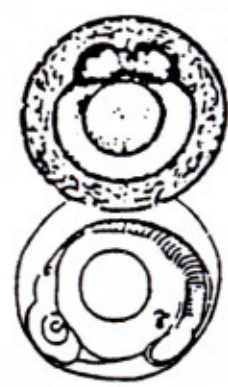


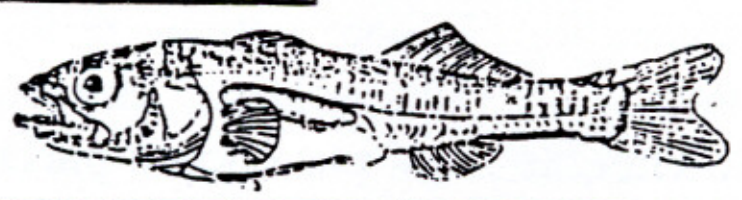
phase	SEUIL DE TRANSITION	STADES DE DEVELOPPEMENT
œuf segmenté 2,5 à 3 mm		stades I et II
embryon		
éléuthéroembryon (embryon libre) 8 à 9 mm	 alimentation exogène	stades III et IV
protoptérygolarve		
ptérygolarve	 différenciation ébauche des nageoires	stades V à VIII
Juvenille		stades IX à X

Fig. 36: Terminologie et synonyme des différents stades étudiés par BALON (1975) ou SPANOVSKAYA & GRYGORASH (1977) in (49).

• Extérieurement donc, **deux éléments principaux** sont pris en compte dans l'évolution post-embryonnaire du poisson: **le début d'une alimentation exogène** (qui est plus ou moins liée à la résorption de la vésicule vitelline) et **l'apparition progressive de nageoires impaires fonctionnelles** remplaçant l'unique nageoire embryonnaire (appelée protoptérygie) qui entourait, de la pointe postérieure de la vésicule vitelline jusqu'à l'aplomb des nageoires pectorales en passant par l'appendice caudal, tout le corps de la larve.

Au sortir de l'oeuf, l'éléuthéroembryon est globalement transparent (seuls les yeux, relativement gros, sont bien pigmentés). Sa tête est infléchie sur la vésicule vitelline qui, plus ou moins ovoïde, est de taille relativement réduite chez *P. fluviatilis*. La gueule, parfois dessinée, ne semble pas fonctionnelle, et le très jeune alevin ne peut donc s'alimenter autrement qu'en épuisant les dernières réserves que contient encore sa vésicule vitelline.

Ceci ne l'empêche cependant nullement d'être **actif**: avec ses nageoires pectorales déjà bien distinctes, et cette fameuse protoptérygie, **il se déplace sans cesse en direction de la surface de l'eau**, se laissant retomber (leur flottaison est faible car leur vessie natatoire n'est pas encore parfaitement développée), pour aussitôt s'élancer de nouveau vers la lumière.

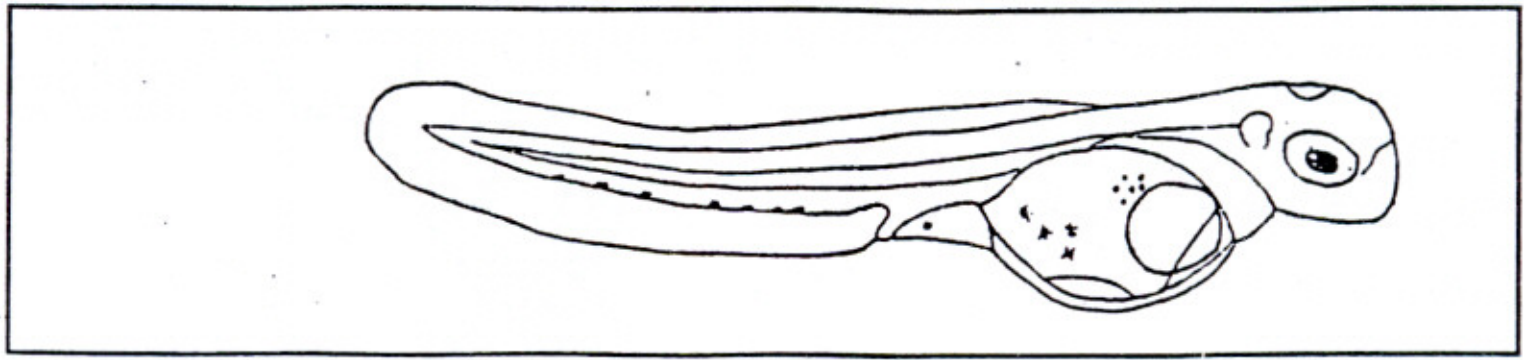


Fig.37: Alevin de *P. fluviatilis* à l'éclosion in (5).

En quelques jours, la tête semble se redresser et se placer dans le prolongement du corps. La gueule se dessine nettement, large avec de solides mâchoires. Sachant que les déplacements, peu à peu, ont évolué, pouvant désormais être entrepris dans toutes les directions de l'espace, la jeune larve va pouvoir commencer à chasser et à s'alimenter de façon autonome, en puisant dans son milieu (si toutefois celui-ci renferme des proies adaptées aux mensurations encore petites de la gueule du poisson): l'éleuthéroembryon devient protoptérygiolarve, alors que normalement, la résorption de la vésicule vitelline n'est pas encore parfaitement achevée. La larve continuera d'évoluer morphologiquement, pendant plusieurs jours à quelques semaines, essentiellement en faisant apparaître ses différentes nageoires impaires et en se pigmentant de plus en plus: C'est la nageoire caudale que l'on distinguera en premier, suivie par la nageoire anale et les rayons durs de la première dorsale. Selon LAKE (1967) in (108), les nageoires ne seront définitivement en place que lorsque le poisson aura atteint une taille d'environ 14 mm, et elles ne disposeront de tous leurs rayons que chez les larves d'au moins 21-27 mm de longueur... (c'est à dire des larves de quelques mois...). Quant à la pigmentation, MANSUETI (1964) in (108) affirme que les bandes verticales, tellement reconnaissables chez la Perche, apparaissent chez les individus qui atteignent 20 mm environ, alors que les premières écailles commencent à recouvrir le corps de *P. flavescens*, partant de la queue pour s'étendre petit à petit le long de la ligne latérale puis de part et d'autre de celle-ci. (PYCHA & SMITH (1955) in (108)).

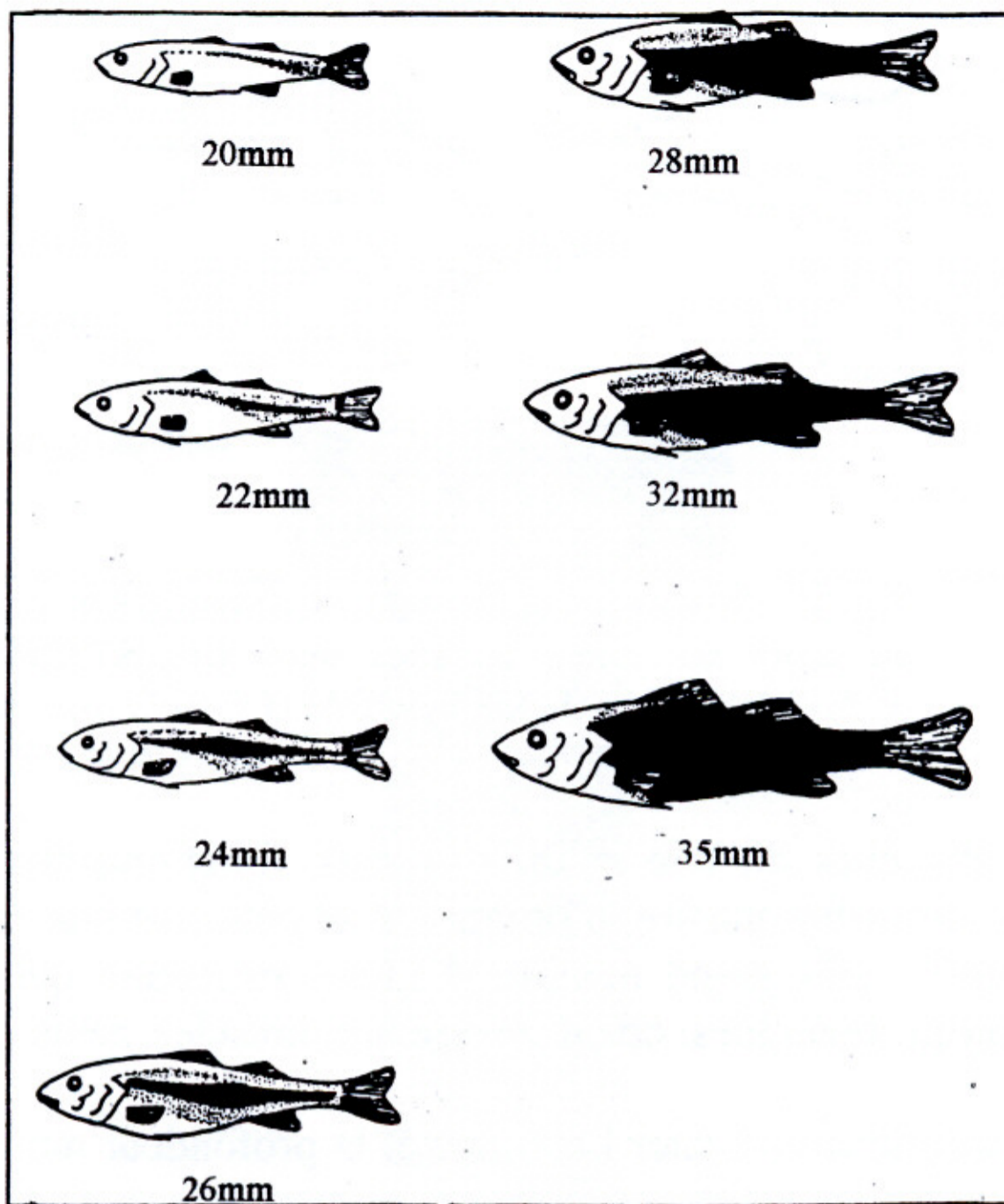


Fig. 38: Mise en place du revêtement d'écaillés chez *P. flavescens* (PYCHA & SMITH, 1955, in (108)).

• A ces transformations extérieures correspondent bien évidemment des modifications anatomiques, dont nous signalerons simplement les plus importantes: (21). La vessie natatoire, de très petite taille, reliée par le canal pneumatique à la lumière du tube digestif, va augmenter considérablement de volume (atteignant bientôt l'aplomb de la zone anale). Elle s'isolera assez rapidement (alevin d'une dizaine de millimètres de longueur seulement) de l'intestin, le canal pneumatique étant enserré puis fermé par la gaine fibreuse qui se développe autour de la vessie même. Le canal s'atrophiera ensuite progressivement. L'intestin, simple tube à peu près rectiligne au moment de l'éclosion, va peu à peu s'allonger, et se recourber (notamment et surtout dans sa région antérieure).

L'estomac, quant à lui, ne se met en place, dans la région antérieure du tube digestif, qu'assez tardivement (larve d'environ 30 mm de longueur) alors que les structures histologiques qui le caractérisent sont différenciées et fonctionnelles depuis un certain temps déjà (indispensables d'ailleurs à partir du moment où l'alevin trouve sa nourriture dans son milieu).

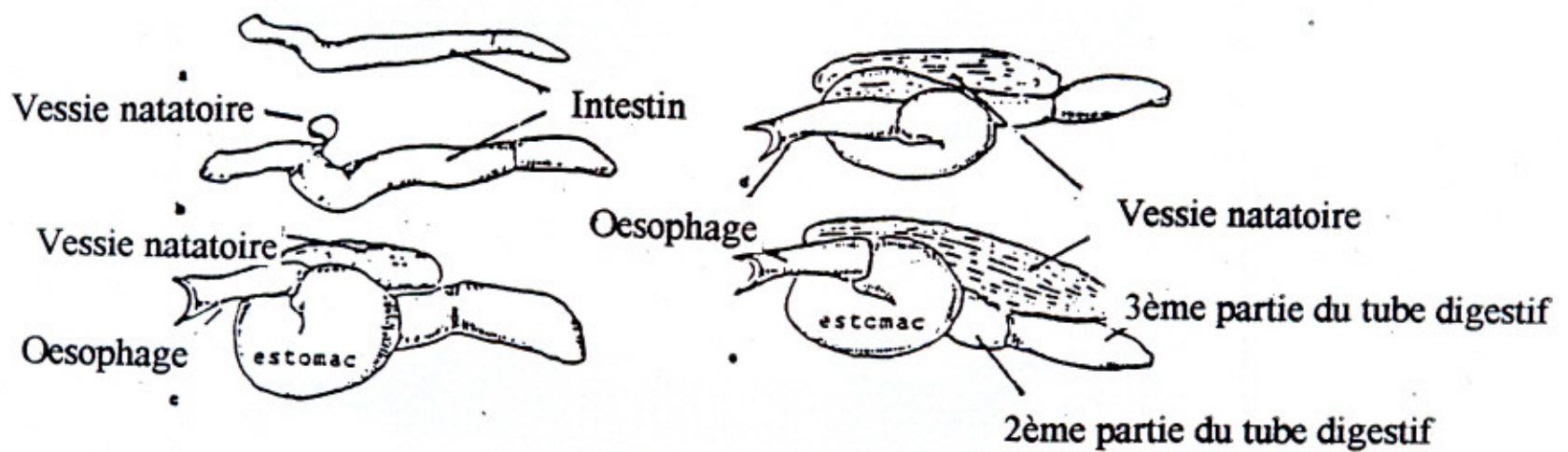


Fig. 39: Développement et différenciation du tube digestif de la Perche au cours des stades larvaires selon KONSTANTINOV (1957) in SPANOVSKAYA & GRYGORASH (1977): a = stade I; b = stade III; c = stade V; d = stade VII; e = stade VIII in (49).

Les ébauches du foie et du pancréas, fonctionnelles pour leur part depuis le stade embryonnaire, s'organisent et prennent leur forme définitive, de même qu'un très grand nombre d'autres structures qui existaient déjà chez l'embryon: branchies, coeur, vaisseaux, muscles, reins...

On peut donc constater l'étendue et la profondeur des transformations que subissent les jeunes larves au cours des premiers mois de leur existence: elles sont telles qu'on a reconnu différents stades larvaires et donné aux larves de chaque stade un nom bien particulier. Par ailleurs, ces transformations se déroulent désormais au contact même du milieu, sans plus la moindre protection... : pour qu'elles arrivent à leur terme, et que d'un éleuthéroembryon se forme un juvénile de *P. fluviatilis*, il faudra que le milieu soit favorable par ses paramètres propres, et par sa richesse en aliments potentiels. Lorsque ces deux points auront été évoqués (chap. I.4.1.4.2 et I.4.1.4.3), il restera à envisager d'autres risques encore, tels que ceux de la prédation. Nous verrons alors que le stade larvaire paie généralement un très lourd tribut à un milieu facilement hostile.

I.4.1.4.2- Conditions optimales de milieu pour le développement larvaire.

Nous n'envisagerons ici que les paramètres physico-chimiques (température, pH, oxygène, éclairage...) susceptibles d'influencer le développement des larves. Ces données ont déjà été évoquées précédemment (cf. I.2.2.) mais il nous semble important de les rappeler ici pour éventuellement pouvoir les développer et les préciser.

1.4.1.4.2.1- Température et développement larvaire.

La gamme de températures que tolèrent les larves de *P. flavescens* à leur éclosion est très large: HOKANSON, (63), parle de 3°C - 28°C pendant 24^H pour des larves dont l'incubation s'est faite à 18°C.

Cependant, lorsque les conditions de température atteignent de telles extrêmes, on ne peut espérer qu'une survie plus ou moins longue, et jamais un réel développement (le même auteur rapporte d'ailleurs que ses larves restaient immobiles en dessous de 5,3°C).

On définira alors la **température optimale** comme étant celle qui est associée aux meilleurs taux de survie, c'est à dire essentiellement celle à laquelle les larves se nourrissent le mieux. Cet optimum semble se situer **un peu en dessous de 20°C pour les tous premiers stades de développement** (63); CALBERT & HUH (1976), SODERBERG & QUIGLEY (1977) in (49).

CRAIG, (26), précise pour sa part qu'une **élévation progressive de la température, de 20-21°C au stade éleuthéroembryon à 24-25°C au stade juvénile correspondra au schéma idéal d'évolution du facteur**, et permettra de toujours espérer cette fameuse prise alimentaire optimale. **Quand la température s'abaisse, au contraire, la survie des jeunes larves reste possible jusqu'à 10°C environ**, dépendante des autres facteurs du milieu à une température donnée, et toujours globalement d'autant plus faible que la température se rapprochera de cette limite de 10°C, (26).

Par contre, on rappellera que des larves insuffisamment alimentées au départ, survivront d'autant plus longtemps que la température sera faible (car celle-ci ralentira leur métabolisme et donc leurs dépenses et leurs besoins: cf. I.2.2.1.2.2.).

1.4.1.4.2.2- Conditions d'éclairement et développement larvaire.

Le lien qui rattache les conditions d'éclairement au développement larvaire correspond, à nouveau, à la notion de prise alimentaire (indispensable au développement larvaire mais impossible dans l'obscurité complète): **les jeunes perches doivent voir leurs proies pour espérer pouvoir les attraper** (cf. I.3.2.1.).

Nous avons vu l'importance que pouvait revêtir le **contraste** des proies sur leur milieu, (55): il permet aux jeunes perches, dans des conditions données d'éclairement, et de richesse alimentaire, de toujours mieux distinguer leur nourriture.

Concernant maintenant l'intensité optimale d'éclairement, HINSHAW (1985) in (49), l'évalue à environ **200 lux en surface**, soit facilement le double de ce que requièrent les adultes. Nous rappellerons d'ailleurs ici, qu'au contraire de ces mêmes adultes, les larves sont animées d'un certain

lac additionnée à 2% d'eau de mer artificielle pour aboutir à une salinité de 0,6 g.l⁻¹): 53,4% contre 86,5% en eau douce. Plusieurs explications peuvent être envisagées pour justifier cette observation qui, encore une fois, n'a fait l'objet que d'une seule étude apparemment chez la Perche: la présence de sel dans l'eau pourrait freiner le développement d'infections bactériennes et fongiques, donc favoriser la survie des jeunes larves (?). L'auteur ayant par ailleurs constaté que la plupart des individus qui mouraient n'avaient pas développé correctement leur vessie natatoire, il imagine aussi une possible relation entre la présence de NaCl dans l'eau et la mise en place normale de cet organe, qui semble effectivement fondamental à la survie des poissons physoclistes (DOROSHEV et al, 1981 in (96)).

En conclusion, le milieu, par ses facteurs abiotiques, peut parfaitement se révéler défavorable au développement des larves de *P. fluviatilis*. Mais à côté de ce premier grand type de difficultés, les jeunes perches se heurtent très souvent à un autre problème: trouver leur nourriture au sein de leur environnement.

I.4.1.4.3- Alimentation des larves.

Ce sujet a certes déjà été en partie abordé (cf. I.3), mais il mérite largement, vue son importance quant à la poursuite du développement des larves d'être repris et bien analysé ici:

En effet, s'il y a une période cruciale pendant la vie larvaire de *P. fluviatilis*, c'est bien celle qui verra le tout jeune poisson commencer à s'alimenter en puisant sa nourriture dans son milieu. Si ce passage ne peut se faire, la larve est condamnée à très court terme. Or, de très nombreuses causes peuvent être à l'origine de cette non-réalisation:

Tout d'abord, une larve pour qui la transition vers une alimentation exogène se déroule sans encombre, est une larve qui s'est jusqu'alors bien développée, et qui est sortie ni trop tôt ni trop tard de son oeuf (c'est à dire avec un restant de réserves vitellines suffisant pour couvrir ses besoins pendant la période qui sera nécessaire à l'achèvement de l'ensemble de son appareil digestif; ou encore avec un appareil locomoteur normal ou fonctionnel...). Quand on connaît l'incidence que les **paramètres physico-chimiques** de l'eau peuvent avoir sur ce développement embryonnaire (cf. I.4.1.3.2.), on est conduit à insister de nouveau sur l'importance de ces paramètres: non seulement, ils agissent sur les étapes préalables (mais indispensables) au commencement d'une alimentation exogène, mais il faut garder à l'esprit qu'ils agissent aussi sur le reste de la faune aquatique, autorisant telle ou telle espèce proie potentielle de *P. fluviatilis* à se développer correctement ou non. Et il va de soi qu'une larve parfaitement

formée peut mourir de faim si son milieu ne lui offre pas au moins une espèce proie en quantité suffisante.

Rappelons alors ici que la Perche, même au stade larvaire, est globalement opportuniste, et se nourrit en premier lieu de ce qu'elle trouve. Mais il existe, chez les jeunes individus, des limitantes au choix de l'aliment: limitante de capture (il est plus difficile d'attraper des espèces au déplacement rapide et/ou complexe), limitante de vision (et importance de la notion de contraste de la proie sur son milieu...). Tout cela explique que la **variété des toutes premières proies susceptibles d'entrer dans la composition du régime alimentaire de *P. fluviatilis* soit plutôt réduite**: ce seront essentiellement des **infusoires**, des **diatomées**, des **rotifères** ou de **très jeunes stades de copépodes** (naupliï et stade I). Peu à peu, avec sa croissance, la jeune Perche pourra étoffer son menu et notamment s'intéresser très tôt parfois (à partir de 13 mm de longueur) à ses propres semblables, larves plus jeunes et plus faibles à l'encontre desquelles elle pourra exercer un cannibalisme parfois sévère, [(6); SPANOVSKAYA & GRYGORASH (1977) in (49); (79)].

Les quantités ingérées quotidiennement par les larves atteignent facilement 12 - 16% de leur propre masse au départ, pour diminuer ensuite peu à peu (7% environ de leur masse à la fin du premier été de leur existence ... CRAIG (1987) in (49)).

Enfin, il reste à signaler que, contrairement à leurs aînées, **les larves ne semblent pas présenter de pic horaire particulier pour se nourrir**: (NOBLE (1972) in (108)), ce qui peut être lié à leur phototropisme positif (tandis que les adultes diminuent leur degré d'activité générale, lorsque la luminosité dépasse un certain seuil).

Cette dernière caractéristique, associée à l'opportunisme alimentaire de *P. fluviatilis* donne à cette espèce des atouts pour que la transition d'une nutrition vitelline à une nutrition exogène se passe bien. Cependant le nombre important des facteurs qui conditionnent ce passage et des limitantes qui le réglementent font que cette transition est toujours plus ou moins aléatoire et risquée. Nous allons d'ailleurs maintenant pouvoir dresser le bilan de tous ces risques et de leurs conséquences (taux de survie larvaire généralement très bas).

I.4.1.4.4- Taux et causes principales de mortalité larvaire.

On peut essentiellement distinguer **trois grandes causes principales de pertes au stade du développement larvaire**: le **milieu** qui devient hostile par les valeurs d'un ou plusieurs paramètre(s) physico-chimique(s), l'**incapacité** (initiale ou ultérieure, momentanée ou prolongée) **de la jeune larve à puiser sa nourriture dans son environnement**, la pression de **prédation** exercée sur ces jeunes larves par d'autres êtres vivants.

Nous ne reviendrons pas sur les deux premières explications qui peuvent être données à la disparition d'un grand nombre de larves; il suffira de se reporter aux chapitres I.4.1.4.2. et I.4.1.4.3.

Concernant maintenant la pression de prédation que subissent les jeunes larves en milieu naturel, tout dépendra bien évidemment de la présence effective de prédateurs potentiels dans leur environnement. Il faut savoir que ceux ci sont nombreux, essentiellement représentés par d'autres poissons carnassiers (avec le Brochet *Esox lucius*, le Sandre *Stizostedion lucioperca*, les Salmonidés en général, et la Perche *Perca fluviatilis* elle même). [(6), (26), (34)]. HOLCIK (1969) in (108) a d'ailleurs pu observer une nette amélioration des taux de survie larvaire après que leur milieu a été débarrassé des perches adultes, et THORPE, (108) lui même a estimé que ces dernières étaient capables de consommer jusqu'à 88,6% de leur masse en petits alevins, et ce en un seul été...

Les oiseaux aquatiques peuvent aussi se nourrir de jeunes perches, mais sauf exception, avec des conséquences bien moindres, sur la population de cette espèce.

Chiffrer précisément les pertes occasionnées globalement ou plus ponctuellement par l'une ou l'autre des trois grandes causes citées, n'est pas à proprement parler possible. En effet, les conditions peuvent être très variables d'un endroit à un autre, voire même dans un même plan d'eau au cours du temps. Mais nous pourrions quand même **retenir que, si les pertes à l'état embryonnaire étaient à peu près stables et souvent faibles, celles de la période larvaire sont très variables et parfois extrêmement élevées**: TREASURER (1989) in (96) estime le taux de survie d'une population de perches à seulement 5-38% en milieu naturel et à leur 3^e semaine de vie; VILJANEN M., HOLOPAINEN I.J., (114), n'ont, eux, trouvé que 8% à une semaine (et 0,05% à 3 ans)...

Sur ces propos, nous pouvons enfin clore ce long chapitre consacré à l'étude des phénomènes de reproduction, au sens large, de *P. fluviatilis*. Il nous reste maintenant à nous intéresser au devenir des larves qui survivront, c'est à dire essentiellement à leur croissance.

I.4.2- Croissance de *Perca fluviatilis*.

Si, comme nous venons de le voir, les processus de reproduction sont sous l'influence principale des caractères physico-chimiques du milieu et de leur évolution, ceux de la croissance dépendent d'un ensemble beaucoup plus complexe d'éléments qui rendent l'étude de ses mécanismes difficile et la présentation de ses résultats sujette à variation.