

RÉSORPTION DU VITELLUS CHEZ LES ALEVINS DE TRUITE COMMUNE (*SALMO TRUTTA L.*) GARDÉS A JEUN OU NOURRIS

Anne-Marie ESCAFFRE, P. BERGOT

I.N.R.A. Station d'Hydrobiologie
Unité Elevage Larvaire
64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France.

Reçu le 15 février 1990
Accepté le 28 février 1990

Received 15 February, 1990
Accepted 28 February, 1990

RÉSUMÉ

L'évolution du poids du corps et du vitellus d'alevins de truite commune (*Salmo trutta L.*) est étudiée pendant les 91 jours qui suivent la fécondation. Les alevins sont élevés à une température moyenne de 8,8°C (écart 3,8°C-12,3°C). Ils sont, soit nourris dès l'ouverture de l'œsophage, soit gardés à jeun. Cette étude permet de montrer que la résorption du vitellus peut être décrite dès la fécondation à l'aide d'un modèle théorique qui tient compte du poids corporel des alevins gardés à jeun. Il n'existe pas de différence de résorption du vitellus entre les alevins nourris et ceux gardés à jeun. Avant la fin de la résorption du vitellus, les alevins nourris présentent un poids corporel significativement supérieur à ceux gardés à jeun. De ce fait, le nourrissage précoce serait recommandé pour diminuer la durée d'alevinage.

YOLK RESORPTION IN FASTED OR FED BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA L.*) ALEVINS

SUMMARY

Evolution of body and yolk weights of brown trout (*Salmo trutta L.*) alevins was studied during 91 days following fertilization. The alevins were reared under a mean temperature of 8,8°C (range : 3,8°C-12,3°C). They were either fed from the opening of the œsophagus or fasted. This study shows that yolk resorption can be described, from fertilization, by means of a theoretical model, which takes into account body weight of fasted alevins. No difference in yolk resorption between fasted and fed alevins was detected. Before the complete yolk resorption, body weight of fed alevins was significantly higher than that of fasted alevins. Consequently, early feeding should be recommended to reduce the period of alevin stage.

INTRODUCTION

Le passage de la vie endotrophe à la vie exotrophe constitue une étape critique du développement des poissons (BALON, 1985).

Chez les Salmonidés, les réserves vitellines sont encore importantes à l'ouverture de l'œsophage et la période d'alimentation mixte (endogène et exogène) dure plusieurs jours ou plusieurs semaines suivant les espèces.

Chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), la durée de cette période représente 42 à 63 degrés-jours, soit 8 à 11 % de la durée de résorption totale du vitellus pour des quantités initiales de vitellus de 12 à 22 mg (ESCAFFRE et BERGOT, 1984) et chez le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), 550 à 600 degrés-jours, soit une fraction de l'ordre de 40 % de la durée de résorption totale du vitellus pour une quantité initiale de vitellus de 174 mg (HEMING *et al.*, 1982). Chez ces deux espèces, le poids sec corporel de l'alevin gardé à jeun atteint son maximum avant la fin de la résorption complète du vitellus.

Chez la truite commune (*Salmo trutta*), la durée de la période d'alimentation mixte est intermédiaire entre celle des deux espèces précédentes. Elle est de 125 à 200 degrés-jours et représente 15 à 20 % de la durée totale de résorption du vitellus pour des poids secs initiaux de vitellus de 23 mg (RACIBORSKI, 1987) à 40 mg (GRAY, 1926). Chez cette dernière espèce, les auteurs (GRAY, 1926 ; RACIBORSKI, 1987) considèrent que le poids sec corporel des alevins gardés à jeun augmente jusqu'à un maximum atteint à la fin de la résorption du vitellus.

La présente étude a été menée pour déterminer si chez la truite commune existent des particularités de résorption du vitellus par rapport au modèle décrit chez la truite arc-en-ciel (ESCAFFRE et BERGOT, 1984). Ce modèle tient compte de l'évolution du poids corporel. Nous avons aussi recherché si pendant la période d'alimentation mixte, les animaux à jeun utilisent leur vitellus plus vite que ceux qui sont nourris ; ce phénomène a été observé par RACIBORSKI (1987) chez la truite commune mais pas par HEMING *et al.* (1982) chez le saumon chinook.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel animal

Les animaux utilisés dans cette expérience sont issus de géniteurs *Salmo trutta*, provenant de la pisciculture de Saint-Pée-sur-Nivelle, Pyrénées-Atlantiques (France). Les pontes de 3 femelles sont fécondées séparément par un même mélange de sperme recueilli sur 3 mâles. La fécondation est pratiquée selon la méthode "sèche" (HUET, 1970).

Dans les 3 familles ainsi obtenues, l'éclosion a eu lieu 46 jours après la fécondation et le stade "ouverture de l'oesophage" (repérable par l'apparition de la bulle d'air dans la vessie natatoire) est apparu 76 jours après la fécondation.

Au moment où les alevins atteignent le stade "ouverture de l'oesophage", 2 lots sont constitués par famille (environ 250 individus pour les lots des 2 premières familles et 140 pour les lots de la troisième famille). Un des lots de chaque famille est gardé à jeun, l'autre est nourri avec un aliment commercial (Trouvit miette) en continu (12 h/24 h), à l'aide d'un distributeur automatique.

Des échantillons de 10 individus sont prélevés dans chaque famille tous les 7 jours depuis la fécondation jusqu'au stade "ouverture de l'oesophage", puis tous les 2 jours pendant 2 semaines dans tous les lots constitués.

La température de l'eau ayant varié durant l'expérience entre 3,8°C et 12,3°C (figure 1), l'âge des alevins est exprimé en degrés-jours (dj) à partir de la fécondation.

Aucune mortalité n'a été observée dans les lots jusqu'en fin d'expérience.

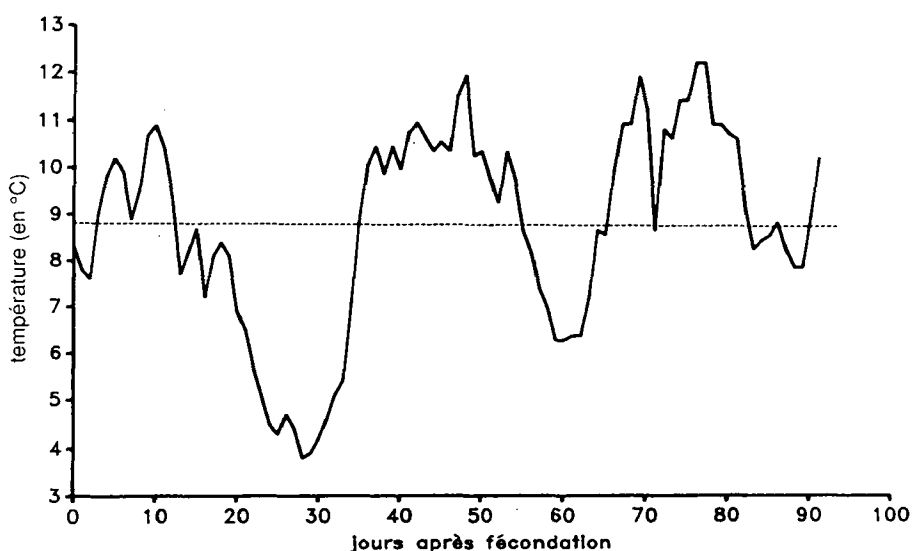


Figure 1 : Variation de la température de l'eau au cours de l'expérience.

Figure 1 : Variation of water temperature during the experiment.

2. Méthodes

Les alevins sont fixés dans du formol à 10 %. Après 1 mois de conservation, le vitellus pris en masse est dissocié du corps de l'alevin. Les corps des 10 alevins de chaque échantillon sont regroupés et pesés (précision $\pm 0,1$ mg) après séchage à 60°C jusqu'à poids constant. Les vitellus sont traités de la même façon. Dans la phase finale de résorption du vitellus, une partie des alevins ne possèdent plus de vitellus pris en masse. Pour ces animaux, c'est l'enveloppe contenant un résidu visqueux qui est dissociée du corps et pesée à la place du vitellus.

Le modèle théorique proposé par ESCAFFRE et BERGOT (1984) pour décrire la résorption du vitellus (en prenant en considération le poids corporel) chez la truite arc-en-ciel à jeun, est testé sur les animaux s'alimentant uniquement sur leurs réserves vitellines. Dans un premier temps, la variation du poids sec corporel (P) des alevins en fonction du temps (t), exprimé en degrés-jours après la fécondation, est estimée par l'équation

$$P = 4P_m Z(1 - Z)$$

avec $Z = 1/(1 + e^{\lambda(tm - 1)})$

P_m correspond à la valeur maximale de P en mg ; t_m au temps nécessaire pour que P atteigne P_m ; λ au coefficient de croissance initial.

Dans un second temps, l'évolution du poids sec vitellin (V) est estimée par la fonction

$$V = 4P_m (\alpha - Z)^2$$

Le paramètre α correspond à la valeur de Z pour laquelle la fonction du modèle s'annule ainsi que sa dérivée. Ce paramètre est calculé à partir des estimations de P_m , t_m , λ trouvées pour P et des valeurs expérimentales trouvées pour V. Les valeurs de la phase finale de résorption du vitellus qui ne correspondent pas uniquement à du vitellus pris en masse, ne sont pas prises en compte pour ce calcul.

Ce modèle permet également d'évaluer le temps nécessaire à la résorption complète du vitellus ($R_v = t_m - 1/\lambda \cdot \log((1 - \alpha)/\alpha)$) et le taux de conversion du vitellus en poids corporel ($t_c = 1/(4\alpha - 1)$).

Les comparaisons des poids corporels, des poids vitellins et des pourcentages d'individus avec du vitellus pris en masse sont effectuées entre les lots d'alevins nourris et gardés à jeun, à l'aide des méthodes d'analyses statistiques classiques (analyse de variance, test t, test du X^2) décrites par SNEDECOR et COCHRAN (1971).

RÉSULTATS

1. Résorption du vitellus et stades de développement (tableau I)

La quantité de vitellus en poids sec, présente dans les ovules des 3 femelles au moment de la fécondation, est du même ordre de grandeur. Elle est en moyenne de 37,9 mg.

Au stade "éclosion" (403 dj), les alevins des 3 familles possèdent 83 à 85 % du stock de vitellus initial. Ces réserves représentent 89 à 90 % du poids sec total de l'alevin.

Au stade "ouverture de l'œsophage" (654 dj), il reste encore 27 à 29 % du poids initial de vitellus dans la vésicule des alevins. A ce stade, le vitellus représente 37 à 40 % du poids sec total de l'alevin.

2. Résorption du vitellus des animaux gardés à jeun

Le poids du vitellus des animaux nourris uniquement à partir de leurs réserves vitellines suit la même évolution dans les 3 familles. Il en est de même pour le poids du corps (figure 2).

Tableau I : Poids sec vitellin à différents stades de développement (fécondation, éclosion, ouverture de l'œsophage).

Table I : Yolk dry weight at different developmental stages (fertilization, hatching, opening of the œsophagus).

STADES DE DEVELOPPEMENT	VITELLUS	FAMILLES		
		1	2	3
Fécondation	poids initial (mg)	38,1	37,9	37,7
Eclosion	% poids initial	84	85	83
	% poids alevin	89	90	89
Ouverture de l'oesophage	% poids initial	27	28	29
	% poids alevin	37	40	40

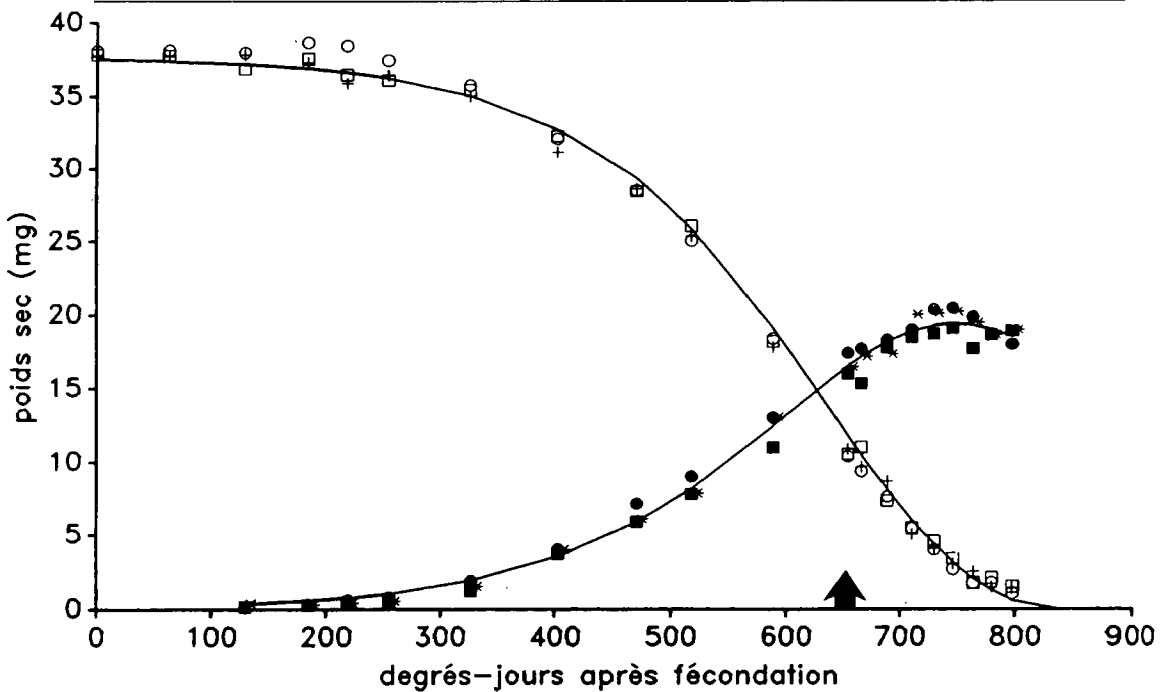


Figure 2 : Évolution du poids sec du corps et du vitellus des animaux utilisant exclusivement leurs réserves endogènes depuis la fécondation.

Ouverture de l'œsophage :
 Famille 1 : corps ● ; vitellus ○
 Famille 2 : corps ■ ; vitellus □
 Famille 3 : Corps * ; vitellus +
 Modèle : _____

Figure 2 : Evolution of body dry weight and yolk dry weight in animals using only endogenous reserves from fertilization.

Opening of the œsophagus :
 Family 1 : body ● ; yolk ○
 Family 2 : body ■ ; yolk □
 Family 3 : body * ; yolk +
 Model : _____

La variation entre familles de la valeur des paramètres estimés (P_m , t_m et λ) est inférieure à 5 % (tableau II). Le paramètre α (que l'on peut considérer comme un index de rendement du vitellus) n'est pas différent entre les 3 familles. Dans les conditions expérimentales présentes, le temps estimé nécessaire à la résorption complète du vitellus (R_v) est compris entre 835 et 855 dj et le taux de conversion du vitellus en poids corporel (t_c) est compris entre 56 et 58 %.

L'estimation des paramètres P_m , t_m , λ et α , effectuée à partir des moyennes des données des 3 familles, permet de tracer une courbe théorique de résorption du vitellus depuis la fécondation (figure 2). Cette courbe est cohérente avec les valeurs observées. L'erreur relative moyenne est inférieure à 5 % et l'écart absolu moyen est de 0,6 mg.

Pour la phase finale de résorption, à partir de 780 dj, les valeurs expérimentales de V qui incluent des enveloppes vitellines en plus du vitellus pris en masse, sont supérieures aux valeurs théoriques de V estimées par le modèle.

Tableau II : Valeurs des paramètres du modèle décrivant la résorption du vitellus chez les animaux gardés à jeun. Les paramètres P_m , t_m et λ sont estimés à partir de 18 données et le paramètre α à partir de 16 données.

Table II : Values of model parameters describing yolk resorption in fasted alevins. P_m , t_m and λ are estimated from 18 data and α from 16 data.

PARAMETRES	FAMILLES			MOYENNE DES FAMILLES
	1	2	3	
$P_m \pm SD$ (mg)	19,7 \pm 0,2	18,9 \pm 0,2	19,7 \pm 0,2	19,4 \pm 0,1
$T_m \pm SD$ (dj)	738 \pm 5	759 \pm 8	748 \pm 6	748 \pm 4
$\lambda \pm SD$ (%/10 dj)	8,68 \pm 0,02	8,55 \pm 0,03	8,81 \pm 0,03	8,68 \pm 0,03
$\alpha \pm SD$	0,70 \pm 0,01	0,69 \pm 0,02	0,69 \pm 0,01	0,69 \pm 0,003
R_v (dj)	835	855	836	842
t_c (%)	56	57	58	57

3. Résorption du vitellus et alimentation exogène

Après l'ouverture de l'œsophage, la quantité de vitellus continue à diminuer dans tous les lots (figure 3).

Entre 654 dj (ouverture de l'œsophage) et 730 dj, tous les alevins, nourris ou gardés à jeun, possèdent du vitellus pris en masse. L'analyse des poids de ce vitellus (tableau III) durant cette période ne fait pas apparaître d'interaction entre le temps, l'origine des alevins et les conditions nutritionnelles. Aucune différence significative n'est mise en évidence entre les poids vitellins des alevins des 3 familles et entre ceux des alevins nourris ou gardés à jeun intra-famille.

Les alevins issus d'un même lot ne résorbent pas tous leur vitellus en même temps. A partir de 746 dj, le pourcentage d'alevins possédant encore du vitellus pris en masse diminue aussi bien dans les lots nourris que dans ceux gardés à jeun (figure 4). L'analyse de ces pourcentages montre qu'ils ne sont pas affectés significativement par les conditions nutritionnelles ($X^2 = 1,5$; $dl = 3$). A 764 dj, le nombre total d'alevins avec du vitellus pris en masse est de 50 % (écart 40-60 %).

Durant la phase finale de résorption du vitellus, entre 746 et 798 dj, les poids vitellins (moyenne des poids de vitellus et des poids des enveloppes vitellines des 10 alevins de chaque échantillon) dépendent de la proportion d'alevins ayant encore du vitellus (figure 5). La comparaison des échantillons d'alevins qui ont la même proportion d'individus avec du vitellus montre que

les poids vitellins sont semblables chez les lots nourris et gardés à jeun ($F_{1,4} = 0,84$). Les poids moyens vitellins des échantillons contenant 50 % et 100 % d'enveloppés vitellines (soit 50 % et 0 % de vitellus pris en masse), sont respectivement de 2,25 mg et 1 mg.

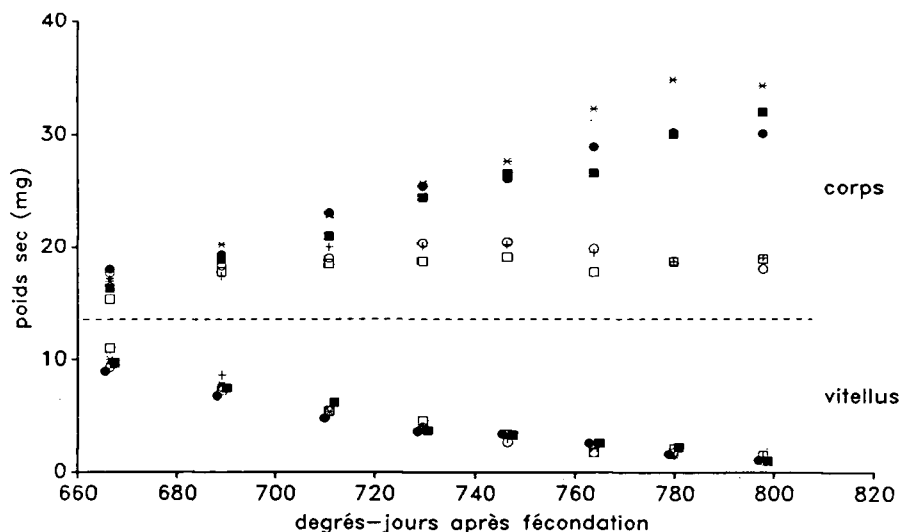


Figure 3 : Évolution du poids sec corporel et vitellin des alevins après l'ouverture de l'œsophage (mêmes symboles pour le corps et le vitellus intra-famille).

Alevins nourris : famille 1 ● ; famille 2 ■ ; famille 3 *

Alevins à jeun : famille 1 □ ; famille 2 ○ ; famille 3 +

Figure 3 : Evolution of body dry weight and yolk dry weight in alewives after opening of the œsophagus (same symbols for body and yolk intra family).

Fed alevins : family 1 ● ; family 2 ■ ; family 3 *

Fasted alevins : family 1 □ ; family 2 ○ ; family 3 +

Tableau III : Comparaison des poids vitellins des alevins nourris ou à jeun entre 654 et 730 degrés-jours.

Table III : Comparison of yolk weights of fasted or fed alevins between 654 and 730 degrees-days.

SOURCE DE VARIATION	DDL	CARRE MOYEN	TEST F
Régime	1	0,570	NS
Prélèvement	3	39,103	* * *
Famille	2	0,826	NS
Régime x prélèvement	3	0,152	NS
Régime x famille	2	0,125	NS
Prélèvement x famille	6	0,284	NS
Résiduelle	6	0,245	

* * * : significatif à 1 p 1000; NS: non significatif

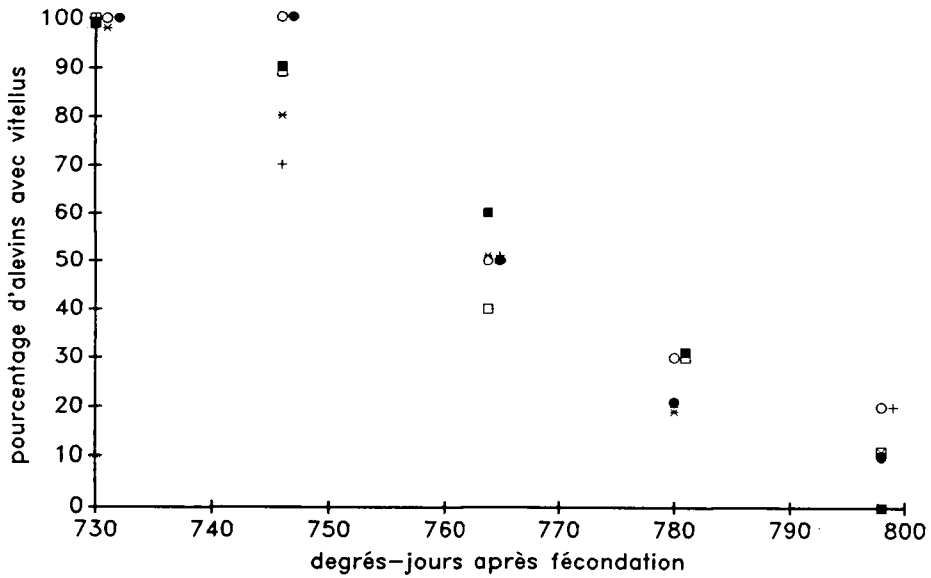


Figure 4 : Évolution du pourcentage d'alevins avec du vitellus entre 746 et 798 degrés-jours (mêmes symboles que figure 3).

Figure 4 : Evolution of yolked alevin percentages between 746 and 798 degrees-days (same symbols as in figure 3).

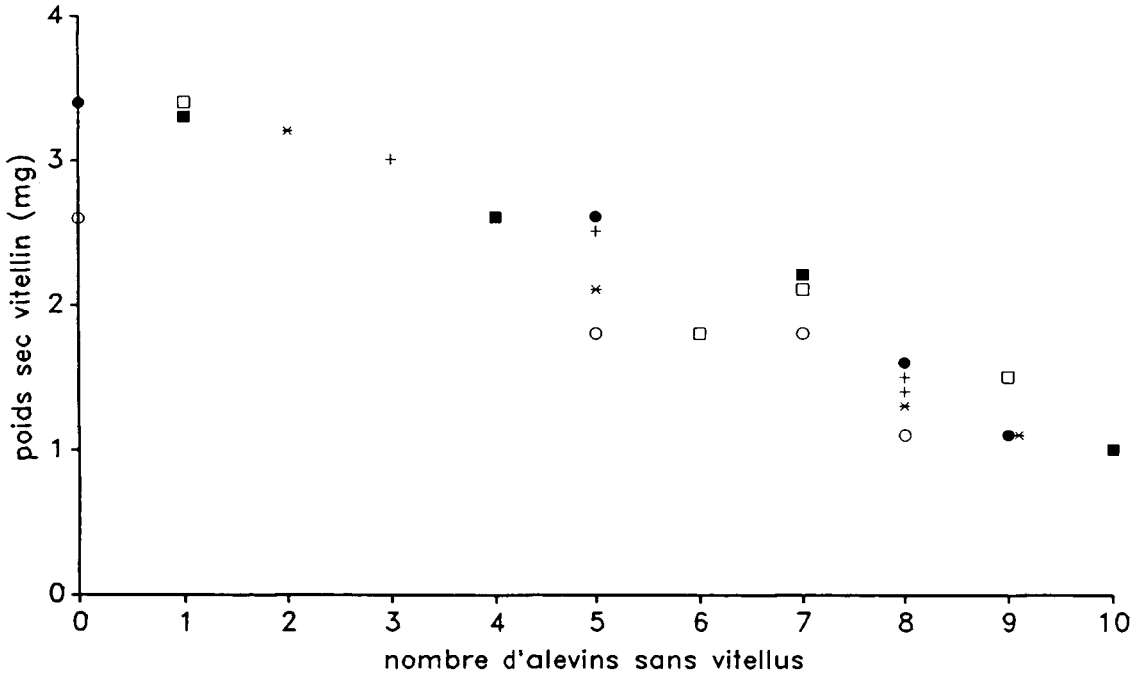


Figure 5 : Relation entre le poids sec moyen vitellin et le nombre d'alevins ayant encore du vitellus (dans échantillons de 10 alevins) durant la phase finale de résorption du vitellus (mêmes symboles que figure 3).

Figure 5: Relationship between the yolk mean dry weight and the number of alevins without yolk (in samples of 10 alevins) during the last phase of yolk resorption (same symbols as in figure 3).

En fin d'expérience à 798 dj, tous les animaux ont encore une enveloppe vitelline et 12 % d'entre eux possèdent encore une quantité très faible de vitellus pris en masse.

L'augmentation du poids corporel des alevins nourris par rapport à ceux gardés à jeun (figure 3) devient significative 35 dj après le début de l'alimentation ($P < 0,05$). En fin d'expérience le poids des alevins nourris est 1,7 fois plus grand que celui des alevins gardés à jeun. Du fait de cette différence de croissance corporelle liée au nourrissage, la diminution du vitellus en valeur relative (poids du vitellus / poids de l'alevin) est plus importante chez les animaux nourris que chez ceux gardés à jeun.

DISCUSSION

Dans la présente expérience, l'évolution du vitellus par rapport au poids corporel des alevins de truite commune gardés à jeun est comparable à celle observée chez le saumon chinook (HEMING, 1982 ; HEMING *et al.*, 1982) et la truite arc-en-ciel (ESCAFFRE et BERGOT, 1984, 1985). A la différence de GRAY (1926) et RACIBORSKI (1987), nous constatons que le poids corporel maximum des alevins de truite commune est atteint avant la résorption complète du vitellus.

Le suivi des poids corporels et vitellins des animaux nourris uniquement sur leurs réserves vitellines nous a permis de montrer que la résorption du vitellus chez la truite commune pouvait être modélisée (en fonction du poids corporel) comme chez la truite arc-en-ciel. Le modèle employé n'avait été testé jusqu'ici qu'à partir de l'éclosion. Nous montrons qu'il est applicable dès la fécondation. L'estimation des poids vitellins, depuis la fécondation jusqu'au moment où 50 % des alevins ont résorbé leur vitellus, est cohérente avec les valeurs observées. Dans le cas présent, les animaux étaient élevés à température variable et les valeurs des paramètres données dans le tableau II doivent être considérées comme liées au profil thermique particulier de l'expérience. En effet, on peut penser que l'utilisation des degrés-jours corrige en grande partie, mais pas entièrement, les effets de la température. JUNGWIRTH et WINKLER (1984), ont montré que la température optimale d'incubation pour la truite commune était de 7°C et les écarts à cette température peuvent modifier les valeurs du modèle. GRAY (1928) chez la truite commune et HEMING (1982) chez le saumon chinook ont montré en partie que le taux de conversion du vitellus en poids corporel dépend de la température. Néanmoins, il est raisonnable de penser que ce modèle est applicable à d'autres espèces de poisson dont l'évolution des poids corporel et vitellin est comparable à celle des truites arc-en-ciel et commune. La mise en œuvre d'un tel modèle pourrait ainsi servir comme outil dans la recherche de valorisation du mode d'alimentation endogène et contribuer à optimiser l'élevage des jeunes stades de poisson.

La quantité de vitellus présente chez les Salmonidés entrant dans la vie trophique peut varier en fonction de la taille de l'œuf d'origine (KAZAKOV, 1981 ; ESCAFFRE et BERGOT, 1984, 1985 ; BEACHAM et MURRAY, 1985), de la température de l'eau (HAMOR et GARSIDE, 1977 ; HEMING, 1982 ; BEACHAM et MURRAY, 1985 ; BRANNAS, 1988), du taux d'oxygène (HAMOR et GARSIDE, 1977) ou du substrat d'incubation (HANSEN, 1985 ; HANSEN et MOLLER, 1985). Dans nos conditions expérimentales, la quantité de vitellus présente chez les alevins vésiculés qui deviennent capables d'ingérer est loin d'être négligeable comme apport nutritionnel. Elle représente en poids sec 40 % de l'alevin. Cette valeur est intermédiaire entre celle donnée pour la même espèce par GRAY (1926), soit 20 % pour des animaux élevés à 10°C (température supérieure à la nôtre) et celle calculée à partir des données de RACIBORSKI (1987), soit 39-48 % pour des animaux élevés à 5,08°C et 6,08°C en moyenne (températures inférieures à la nôtre).

A l'aide d'une technique de mesure du vitellus analogue à celle utilisée par HURLEY et BRANNON (1969) chez le saumon sockeye (*Oncorhynchus nerka*) et HEMING *et al.* (1982) chez le saumon chinook, nous arrivons aux mêmes conclusions que ces auteurs pour une autre espèce de Salmonidé. Les alevins de truite commune nourris et ceux gardés à jeun présentent une durée de résorption du vitellus identique. Nous montrons en outre que la décroissance du pourcentage d'alevins avec du vitellus entre animaux nourris ou gardés à jeun est semblable. Dans notre expérience, nous constatons que l'enveloppe vitelline subsiste plus de 52 dj après la disparition du vitellus pris en masse. Si l'on considère les prélèvements intra-famille, à effectifs égaux en enveloppes vitellines après 746 dj, il n'apparaît pas de différence

significative entre les lots d'alevins nourris ou gardés à jeun. Ces résultats suggèrent que la résorption de l'enveloppe vitelline, comme celle du vitellus, ne serait pas influencée par les conditions nutritionnelles exogènes (jeûne, alimentation précoce), au moins jusqu'à la disparition complète du vitellus chez tous les alevins.

RACIBORSKI (1987) observe qu'au moment où les alevins de truite commune gardés à jeun n'ont plus de sac vitellin (vitellus et enveloppe), ceux qui proviennent des lots nourris possèdent encore un sac dont le poids sec est de 0,2 et 1,3 mg. D'après nos données expérimentales, 1,3 mg correspondrait à une enveloppe vitelline contenant encore du vitellus. Ce poids est du même ordre de grandeur que le poids moyen de nos échantillons (1,2 mg) prélevés à 798 dj dans les lots d'alevins nourris et ceux gardés à jeun. Il apparaît donc que nos observations ne confirment pas celles de RACIBORSKI (1987). Cet auteur a élevé lui aussi ses animaux à température variable (écart 2°C-11,4°C). Ces températures moyennes (5,08°C et 6,08°C) sont toutefois inférieures à la nôtre (8,8°C). Une interaction avec la température pourrait être avancée pour expliquer nos résultats différents. Cette hypothèse serait étayée par les observations de FEDOROV et BOGDANOVA (1978). Ces derniers auteurs ont signalé chez le saumon pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) un effet des conditions nutritionnelles exogènes sur la résorption du sac vitellin à 5-6°C mais pas à 10-11°C.

Enfin, dans nos conditions expérimentales, les alevins de truite commune gardés à jeun ou nourris résorbent leur vitellus à la même vitesse, alors que leur croissance corporelle est très différente. Avant que les alevins gardés à jeun atteignent leur poids corporel maximum, les alevins nourris présentent déjà un poids corporel significativement supérieur à celui des alevins gardés à jeun. Ce résultat confirme l'intérêt du nourrissage précoce, mis en évidence chez la truite arc-en-ciel (ESCAFFRE et BERGOT, 1985) pour diminuer la durée d'alevinage.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. J. GODARD pour l'approvisionnement en géniteurs, M. J.M. BLANC pour le prêt de la salle d'élevage, M. J.M. BLANC et M. Ph. SAGLIO pour la lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALON E.K., 1985. Early life histories of fishes : new developmental, ecological and evolutionary perspectives. E.K. BALON (ed.), W. Junk Publ., Dordrecht, 280 p.
- BEACHAM T.D., MURRAY C.B., 1985. Effect of female size, egg size, and water temperature on developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1755-1765.
- BRANNAS E., 1988. Emergence of Baltic salmon, *Salmo salar* L., in relation to temperature : a laboratory study. *J. Fish Biol.*, 33, 589-600.
- ESCAFFRE A.M., BERGOT P., 1984. Utilization of the yolk in rainbow trout alevins (*Salmo gairdneri* Richardson) : effect of egg size. *Reprod. Nutr. Develop.*, 24, 449-460.
- ESCAFFRE A.M., BERGOT P., 1985. Effet d'une alimentation précoce ou retardée sur la croissance d'alevins de truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) issus d'œufs de tailles différentes. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 296, 17-28.
- FEDOROV K.Ye., BOGDANOVA L.S., 1978. The growth and development of the larvae of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, under different temperature and feeding regimes. *J. Ichthyol.*, 18, 568-576.
- GRAY J., 1926. The growth of fish. 1. The relationship between embryo and yolk in *Salmo fario*. *J. Exp. Biol.*, 4, 215-225.
- GRAY J., 1928. The growth of fish. 3. The effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. *J. Exp. Biol.*, 6, 125-130.
- HAMOR T., GARSIDE E.T., 1977. Size relations and yolk utilization in embryonated ova and alevins of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in various combinations of temperature and dissolved oxygen. *Can. J. Zool.*, 55, 1892-1898.

- HANSEN T., 1985. Artificial hatching substrate : effect on yolk absorption, mortality and growth during first feeding of sea trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture*, 46, 275-285.
- HANSEN T.J., MOLLER D., 1985. Yolk absorption, Yolk sac constrictions, mortality and growth during first feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar*) incubated on astro-turf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1073-1078.
- HEMING T.A., 1982. Effects of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 184-190.
- HEMING T.A., Mc INERNEY J.E., ALDERDICE D.F., 1982. Effect of temperature on initial feeding in alevins of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 1554-1562.
- HUET M., 1970. Traité de Pisciculture. 4e édition, Ch. de WINGAERT Ed., Bruxelles, 718 p.
- HURLEY D.A., BRANNON E.L., 1969. Effect of feeding before and after yolk absorption on the growth of sockeye salmon. *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Prog. Rep.*, 21, 19 p.
- JUNGWIRTH M., WINKLER H., 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). *Aquaculture*, 38, 315-327.
- KAZAKOV R.V., 1981. The effect of the size of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., eggs on embryos and alevins. *J. Fish Biol.*, 19, 353-360.
- RACIBORSKI K., 1987. Energy and protein transformation in sea trout (*Salmo trutta* L.) larvae during transition from yolk to external food. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 34, 437-502.
- SNEDECOR G.W., COCHRAN W.G., 1971. Méthodes statistiques. 6e édition, ACTA Ed., Paris, 649 p.