

Chapitre 7

PHYSIOLOGIE DE LA NUTRITION

PHYSIOLOGY OF NUTRITION

Y. Moreau

Plusieurs revues générales concernant les aspects anatomiques et physiologiques de la digestion chez les poissons ont été publiées. Nous citerons notamment celles de Creac'h (1963), Fänge & Grove (1979), Pérès (1981) et Léger (1981) pour les enzymes, Al Hussaini & Kholy (1953) pour l'anatomie fonctionnelle, Kapoor *et al.* (1975) pour l'anatomie et la physiologie de la digestion. Nous nous limiterons donc ici à une revue des différentes connaissances acquises chez les espèces d'eau douce africaines sur les mécanismes chimiques de la digestion ainsi que sur la consommation et la digestibilité des aliments.

1 - DIGESTION :

Les aliments sont essentiellement composés de matière organique. Celle-ci est constituée de trois groupes majeurs : les protéines, les glucides et les lipides. Ce sont dans la plupart des cas de grosses molécules qui ne peuvent être absorbées telles quelles par l'épithélium digestif. Elles doivent d'abord être scindées en molécules plus petites pouvant être absorbées et entrer dans le métabolisme. Ce sont les processus de digestion qui réalisent cette fragmentation à l'aide des enzymes dans le tractus digestif.

Le morcellement est assuré par l'hydrolyse des liaisons peptidiques pour les protéines, osidiques pour les glucides et esters pour les lipides. L'enzyme agit comme catalyseur spécifique d'une réaction chimique. La mesure la plus importante pour un enzyme est son activité, exprimée en quantité de substrat transformé ou de produit obtenu, par unité de temps. Différents facteurs influencent cette activité comme la nature du substrat, la température ou le pH de la solution. La plupart des enzymes maintiennent leur plus grande activité dans un intervalle de pH restreint, appelé le pH optimal de l'enzyme (fig. 1). Le pH optimal pour un enzyme donné n'est pas nécessairement identique pour tous les substrats sur lequel il agit. L'action des enzymes peut aussi être favorisée par un traitement mécanique ou acide de l'aliment.

1.1 - Sécrétion acide gastrique. Absente chez les poissons sans estomac, une sécrétion acide a pu être mise en évidence chez la plupart des poissons munis d'un estomac (Fänge & Grove, 1979). Elle serait en relation avec l'absorption de nourriture. C'est ainsi que chez *Oreochromis niloticus* le pH stomacal est neutre quand l'estomac est vide et la sécrétion acide débute avec les premières prises de nourriture (Moriarty, 1973). Le pH minimal de l'estomac (1,5) est atteint quelques heures après le début de l'ingestion. Le même phénomène a été mis en évidence chez *Tilapia rendalli* (Caulton, 1976). Moriarty (1973) montre toutefois qu'un stress (manipulation du poisson par exemple) peut bloquer la sécrétion d'acide gastrique. Fish (1960) avait retenu cette hypothèse pour expliquer les variations de pH stomacal qu'il observait chez *Oreochromis mossambicus*. Les valeurs minimales du pH stomacal observées chez certaines espèces africai-

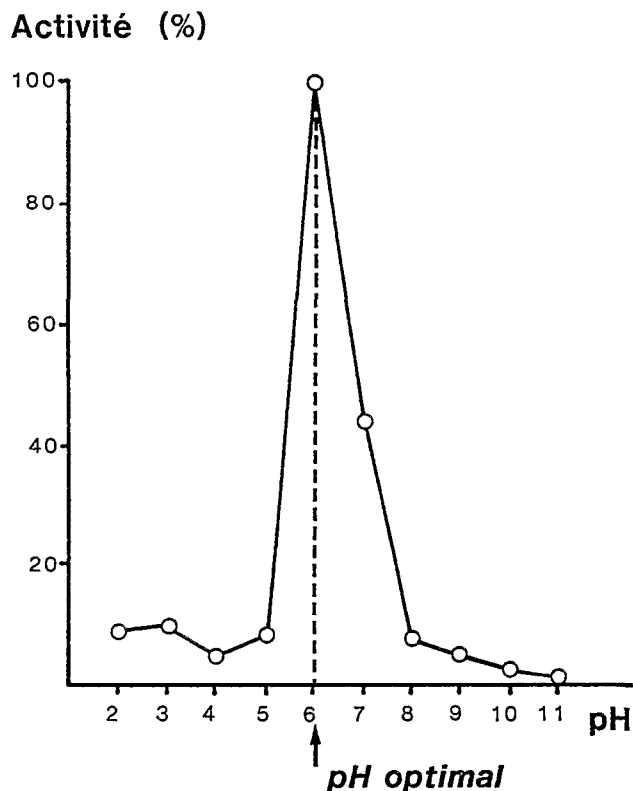


Fig. 1 : Activité d'un enzyme en fonction du pH. Exemple : la protéase de l'intestin antérieur chez *Clarias mossambicus*. (d'après COCKSON & BOURN, 1973).

nes sont indiquées dans le tableau 1. Fish (1960) recherchant une enzyme activant la lyse de la paroi cellulaire des algues bleues, riches en pectine, a observé une activation par le jus gastrique de la réaction transformant la pectine en acide pectique. N'ayant pu attribuer cette activation à une enzyme spécifique, il émettait l'hypothèse d'une influence de l'activité stomacale. Ce rôle prépondérant du faible pH stomacal dans la lyse de la paroi cellulaire des algues et des macrophytes a été mis en évidence par la suite par Moriarty (1973) et Caulton (1976).

Tableau 1. Valeurs minimales des pH stomacaux chez les poissons d'eau douce africains.

Espèces	pH	Auteurs
<i>Oreochromis niloticus</i>	1,5	Moriarty D. (1973)
<i>Tilapia rendalli</i>	1,5	Caulton (1976)
<i>Tilapia guineensis</i>	<2,0	Payne (1978)
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	2,0	"
<i>Oreochromis mossambicus</i>	2,0	Fish (1960)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	1,5	Bowen (1981)

1.2 - Digestion des protéines. Plusieurs enzymes participent à la digestion des protéines (Fig. 2) : - la pepsine, la trypsine et la chymotrypsine. Ce sont des endopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques spécifiques à l'intérieur des molécules protéiques. Elles coupent les chaînes protéiques en molécules plus petites, les peptides.

- les carboxypeptidases, les aminopeptidases et les dipeptidases qui sont des exopeptidases hydrolysant les liaisons peptidiques terminales et libérant les acides aminés.

1.2.1 - Pepsine. C'est une protéase active en milieu acide; selon Buchs (1954 in Creac'h, 1963), une activité pepsique se manifeste pour les $\text{pH} \leq 2,5$. La pepsine est sécrétée par les cellules stomacales sous forme d'un pepsinogène inactif. La conversion du pepsinogène en pepsine active est activée par la pepsine elle-même dans un environnement acide (Weil, 1979).

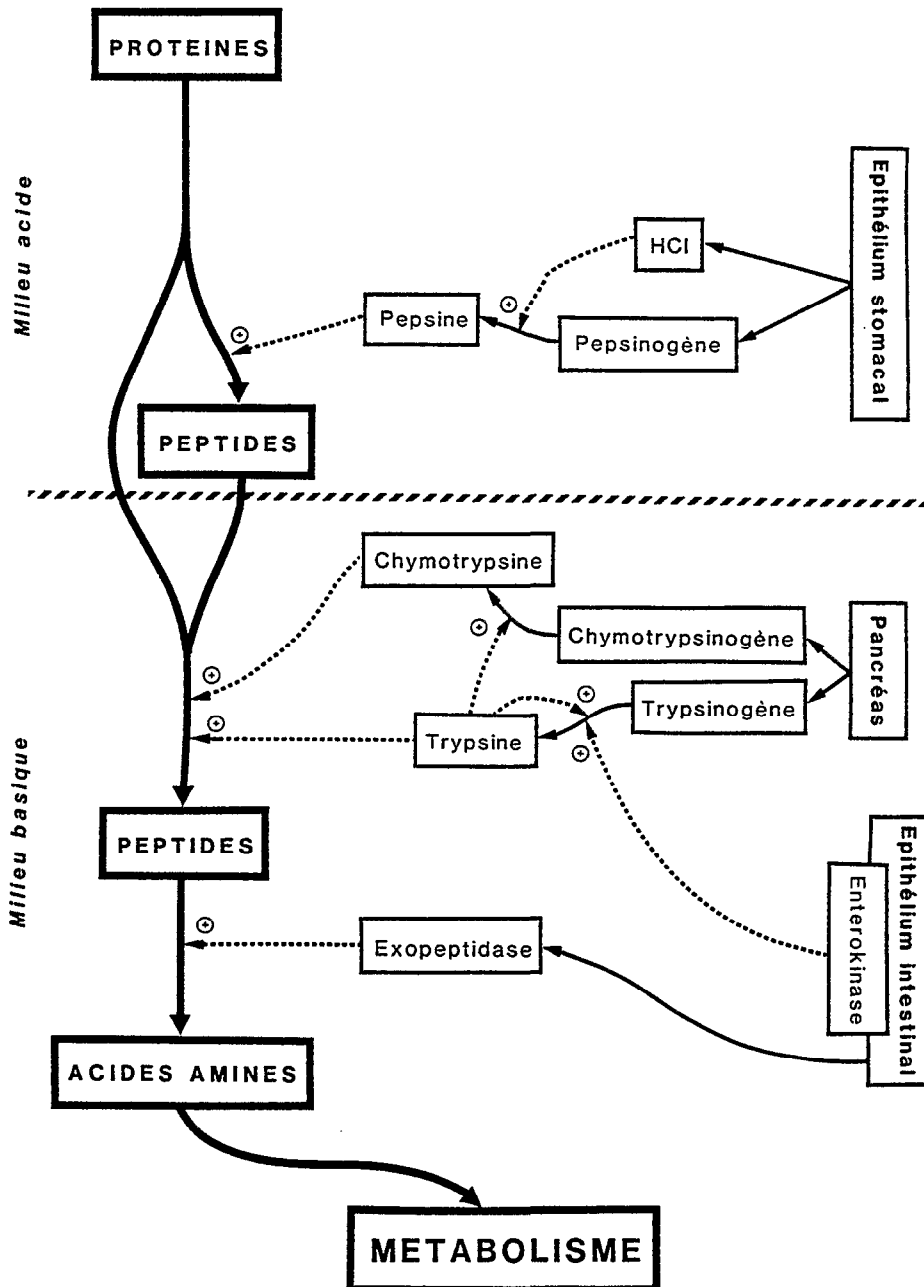


Fig. 2 : Schéma des mécanismes de digestion des protéines.

Al Hussaini & Kholy (1953) ont mis en évidence l'existence d'une protéase chez *O. niloticus* et *Clarias lazera*. Plus active chez *Sarotherodon* que chez *Clarias*, elle est répartie tout le long du tube digestif, avec une concentration maximale dans l'estomac. Une protéine active existe également dans l'estomac de *O. mossambicus*. Moitra & Das (1967) et Fish (1960) indiquent un pH optimal de 2,0 pour la protéase acide responsable de la plus forte activité protéolytique stomacale. Pour la même espèce, Nagase (1964) donne un pH optimal de 2,8 pour la protéase de l'estomac. Cockson & Bourne (1972) ont montré l'existence d'une activité protéasique avec un pH optimal de 4,0 dans l'estomac de *Clarias mossambicus*, qu'ils attribuent à une pepsine. Par contre, ces auteurs n'ont pas observé d'activité protéasique dans l'estomac de *Oreochromis shiranus chilwae*, mais une activité «pepsique» (pH optimum 4 à 5) dans l'intestin antérieur. Pour ces derniers enzymes, dont le pH optimal n'est pas inférieur ou égal à 2,5, Creach' (1963) parle de cathepsine. Il n'y aurait pas d'activité pepsique dans le jus gastrique de *O. niloticus* (Moriarty, 1973), mais il existerait un pepsinogène dans la paroi stomacale (pH opt. : 2,1).

1.2.2 - Trypsine et chymotrypsine. Ce sont des protéines actives en milieu alcalin. Chez les vertébrés supérieurs, ces enzymes sont secrétées par le pancréas sous forme de zymogènes inactifs. Le trypsinogène est activé en trypsinase par autocatalyse ou par une protéase produite par la muqueuse intestinale, l'entérokinase. La trypsinase active le chymotrypsinogène en le transformant en chymotrypsine (Weil, 1979). La localisation exacte de la source de trypsinase chez les poissons reste incertaine, en raison de la difficulté d'isoler le pancréas chez certaines espèces.

Une activité protéasique a été observée dans l'intestin de *O. mossambicus* (Fish, 1960; Moitra & Das, 1967). Cette protéase a un pH optimal de 8,0 à 8,2 (Nagase, 1964), alors qu'une protéase avec un pH optimal de 10,0 a été observée dans les extraits de l'intestin de *O. shiranus chilwae*, (Cockson & Bourne 1972). Une activité trypsinique et chymotrypsinique est aussi signalée dans l'intestin de *O. niloticus* (Moriarty, 1973). La trypsinase est présente dans le jus intestinal alors qu'elle est absente de la muqueuse intestinale. D'autre part, les extraits de pancréas et d'hépto-pancréas sont activés par l'enterokinase du duodenum ou une entérokinase mammalienne (Keddis, 1956). Un trypsinogène et un chymotrypsinogène peu actifs ont été mis en évidence dans le pancréas de *Protopterus aethiopicus* (Reeck *et al.*, 1970) ainsi qu'un inhibiteur de la trypsinase. L'autoactivation du trypsinogène isolé est favorisée par le CaCl₂ et inhibé par l'urée (Reeck & Neurath, 1972). Chez *Barbus paludinosus* dépourvu d'estomac. Cockson & Bourne (1973) ont observé deux protéases dans la partie postérieure du tube digestif. La première a un pH optimal de 6,0 similaire à celui de l'enzyme rencontré dans la partie antérieure du tube digestif. La seconde a un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0. Ces auteurs soulignent que s'il est courant d'appeler «trypsinase» un enzyme protéolytique avec un pH optimal compris entre 7,0 et 8,0, il faut se rappeler que d'autres enzymes, comme les di- et tripeptidases, largement répandues dans le règne animal, ont un pH optimal de cet ordre.

1.2.3 - Autres protéases. Chez *O. niloticus*, une dipeptidase a pu être mise en évidence dans les extraits de muqueuse intestinale (Keddis, 1956) alors que la carboxypeptidase serait absente de l'intestin (Moriarty, 1973). Des peptidases ont pu être signalées dans l'estomac et l'intestin de *O. mossambicus* (Moitra & Das, 1967) et de *O. shiranus chilwae* (Cockson & Bourne, 1972), mais il n'existe qu'une faible activité peptidase chez *Clarias mossambicus*, (Cockson & Bourne, 1972).

1.3 - Digestion des glucides. Seuls les oses passent facilement au travers des membranes cellulaires des organismes vivants. Les glucides les plus courants dans les aliments sont des diholosides et des polyholosides qui doivent être hydrolysés (Fig. 3). Parmi les polyholosides on retient surtout l'amidon, le glycogène et la cellulose. L'amidon et le glycogène sont hydrolysés par les amylases en un diholoside, le maltose. Sous l'action de la maltase, le maltose est coupé en glucose. L'hydrolyse de la cellulose est assurée par la cellulase. L'activité cellulasique du fluide digestif est généralement attribuée à des microorganismes présents dans l'intestin (Weil, 1979; Schmidt Nielsen, 1979). D'autres polyholosides peuvent être présents dans les aliments des poissons, comme la chitine des arthropodes ou la laminarine des algues.

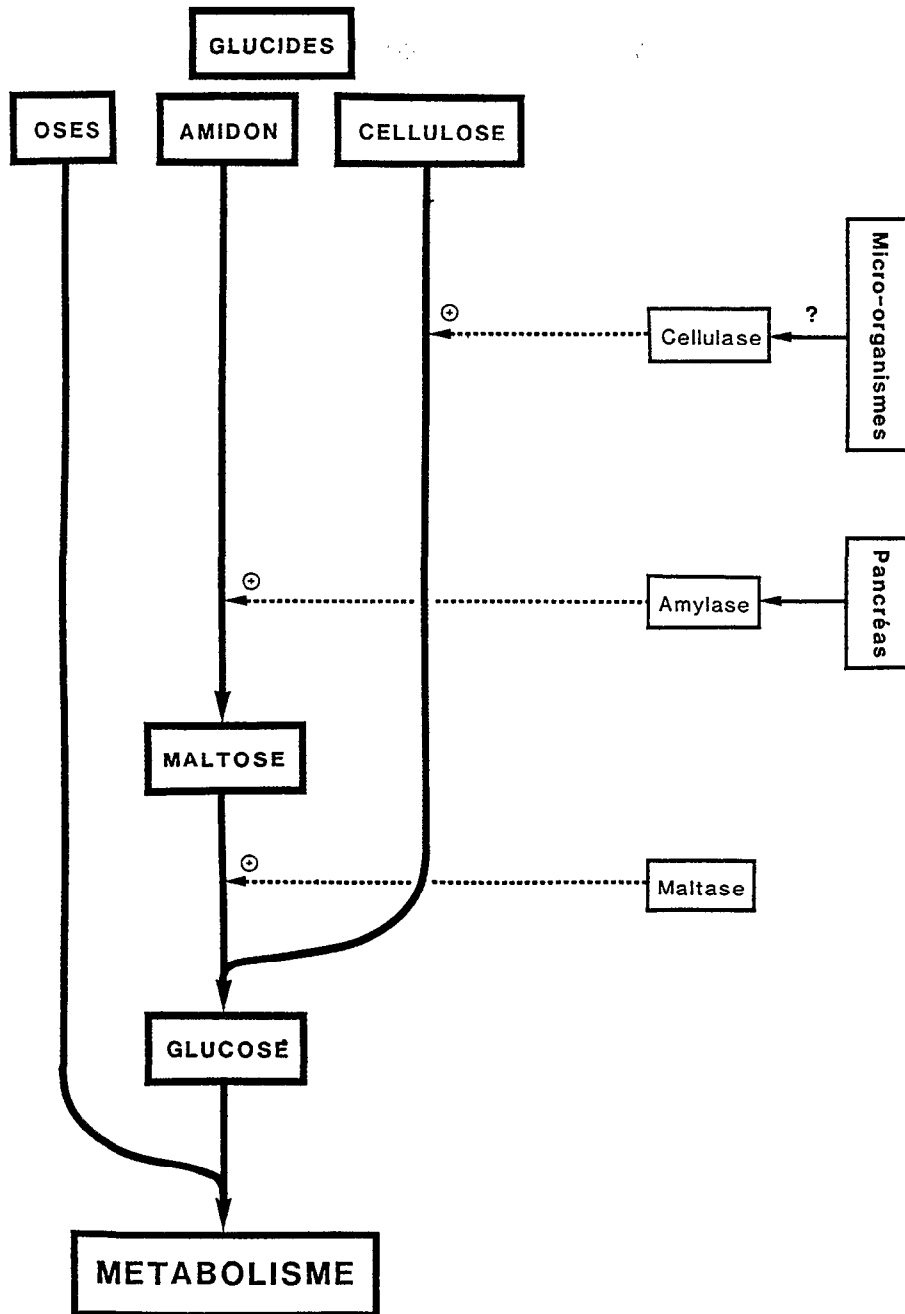


Fig. 3 : Schéma des mécanismes de digestion de quelques glucides.

La carbohydrase la plus souvent signalée chez les poissons est l'amylase. Al Hussaini & Kholy (1953) notent la présence d'une amylase chez *O. niloticus* et chez *Clarias lazera*. L'activité amylolytique est plus forte chez *Oreochromis* que chez *Clarias* et elle augmente en allant vers l'anus. L'amylase a été mise en évidence sur l'ensemble du tube digestif et même la cavité buccale chez *O. mossambicus* (Fish, 1960; Nagase, 1964; Moitra & Das, 1967) et, chez *Clarias mossambicus* et *O. shiranus chilwae* (Cockson & Bourne, 1972). Chez *O. shiranus chilwae*, l'activité

est deux fois plus forte au niveau de l'intestin qu'au niveau de l'estomac. Le pH optimal est 8,0 pour l'enzyme provenant du jus gastrique, alors que pour l'intestin l'activité semble beaucoup plus stable par rapport au pH, et le maximum s'étale entre 7 et 11. Chez un poisson sans estomac (*Barbus paludinosus*) Cockson & Bourne (1973) ont mis en évidence une amylase avec un pH optimal alcalin (8,0 à 9,0). Pour ces auteurs, cette activité amylolytique est probablement due à une amylase. Les valeurs des pH optimaux de l'amylase pour les autres espèces sont mentionnées dans le tableau 2. Keddis (1956) a recherché plus précisément l'origine de l'amylase chez *O. niloticus*. Il existe une très forte activité dans le jus intestinal et l'extrait pancréatique, alors que pour la muqueuse intestinale, l'activité amylolytique est très réduite. Moriarty (1973) ne trouve pas d'activité amylolytique dans le jus gastrique de *O. niloticus* ajusté à pH 7,0, mais l'amylase est présente dans le jus intestinal et l'extrait de pancréas. Yamane (1973) recherche plus finement la localisation de l'amylase chez *O. mossambicus* et trouve une activité limitée au tissu pancréatique, à la surface luminale et au lumen de l'intestin.

Tableau 2. pH optimal de l'activité amylolytique chez différentes espèces de téléostéens d'eau douce africains.

Espèces	pH	Auteurs
<i>Clarias mossambicus</i>	10,0	Cockson et Bourne (1972)
<i>Oreochromis shiranus</i>		
<i>chilwae</i>		
- estomac	8,0	"
- intestin	7 - 11	"
<i>Oreochromis niloticus</i>	6,2	Keddis (1956)
	7,0 à 8,0	Moriarty D (1973)
<i>Oreochromis mossambicus</i>	6,0	Fish (1960)
	6,7	Nagase (1964)
<i>Barbus paludinosus</i>	8,0 à 9,0	Cockson et Bourne (1973)

D'autres carbohydrases ont été recherchées chez les poissons. La maltase a été observée chez *O. niloticus* (Keddis, 1956) et l'invertase hydrolysant la saccharose chez *O. mossambicus* (Moi-tra & Das, 1967). Bien que rencontrée chez d'autres poissons (Stickney & Shumway, 1974; Niederholzer & Hofer 1979), la cellulase n'a pu être mise en évidence dans le jus intestinal de *O. niloticus* (Moriarty, 1973) ou de *O. mossambicus* (Fish, 1960). Le traitement du poisson à la streptomycine entraîne une perte de l'activité cellulase (Stickney & Shumway, 1974). Cette activité semble donc liée à la présence de microorganismes. Chez *Oreochromis macrochir* et d'autres poissons africains, une laminarinase d'origine non bactérienne sécrétée par la muqueuse intestinale a été mise en évidence (Piavaux & Dandrifosse, 1972; Piavaux, 1977). Piavaux (1972) indique comme zone optimale pour cet enzyme les pH compris entre 4,9 et 5,3 avec un maximum à 5,1. Micha *et al.* (1973) ont recherché chez différents poissons la présence de chitinase. L'enzyme a été rencontrée chez *O. macrochir*, alors qu'elle est absente chez *Polypterus ornatipinnis*.

1.4 - Digestion des lipides. L'absorption des lipides dépend non seulement de la présence d'enzymes lipolytiques, mais aussi de leur degré d'émulsification dans l'intestin. Les agents émulsionnants naturels sont les sels biliaires. Ils agissent aussi au niveau de la digestion en favorisant l'action de la lipase pancréatique. Cette lipase hydrolyse les liaisons esters des glycérides séparant le glycérol des acides gras (fig. 4). Les autres composés lipidiques sont hydrolysés par des enzymes spécifiques. L'émulsion seule des lipides peut permettre leur absorption (Weil, 1979; Schmidt Nielsen, 1979).

Les résultats obtenus chez les poissons africains sont assez contradictoires. Chez *O. niloticus*, par exemple, Al Hussaini & Kholly (1953) ont mis en évidence une lipase qui serait présente dans tout le tube digestif. Ces résultats n'ont pas été confirmés par Keddis (1956) qui n'a pas observé d'activité lipolytique dans le tube digestif, mais seulement une estérase agissant sur

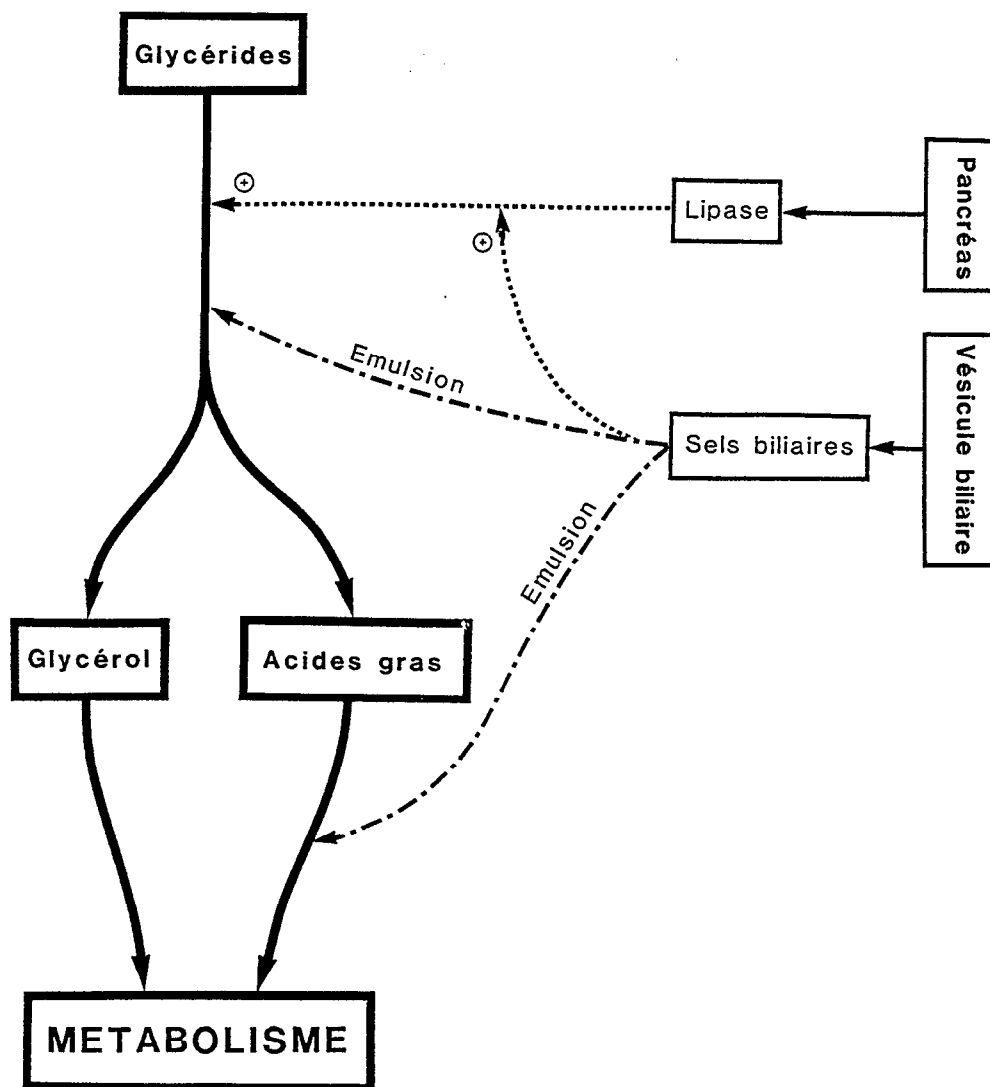


Fig. 4 : Schéma des mécanismes de digestion des glycérides.

l'acétate d'éthyle dans l'hépto-pancréas. Moriarty (1973) n'a rencontré aucune activité lipase ou estérase dans le fluide intestinal ou le tissu pancréatique. De même, chez *O. mossambicus*, Moitra & Das (1967) notent l'existence d'une lipase avec une activité plus forte dans l'intestin, alors que Nagase (1964) trouve une activité lipasique plus forte dans l'estomac et allant en diminuant vers l'anus, avec un pH optimal de 7,15.

1.5 - Relation entre activité enzymatique et régime alimentaire. Chez les poissons carnivores, les enzymes protéolytiques sont en général plus abondants que les enzymes amylolytiques. On observe l'inverse chez les poissons herbivores, où la différence est encore plus nette (Creac'h 1963; Hofer & Schiemer 1981). Fish (1960) qui a comparé les activités enzymatiques de *O. mossambicus* (principalement herbivore) et de la perche *Perca fluviatilis* (carnivore) ne trouve pas de différence sensible de l'activité des protéases si ce n'est la présence d'une activité tryptique élevée dans l'intestin postérieur de la perche. La différence est plus sensible pour l'amylase présente seulement en faible quantité chez la perche. Cockson et Bourne (1972) ont trouvé

une activité amylolique plus importante chez *O. shiranus chilwae* (herbivore) que chez *Clarias mossambicus* (omnivore avec une prédominance piscivore) alors que la différence entre protéase est moins marquée. Micha *et al.* (1973) n'ont pas trouvé de corrélation stricte entre la présence et l'activité de la chitinase et le régime alimentaire du poisson, alors que c'est le cas pour les vertébrés supérieurs.

2 - RYTHME D'ALIMENTATION ET CONSOMMATION JOURNALIERE

2.1 - Rythme d'alimentation et vitesse de transit de l'aliment. L'étude de la consommation des poissons nécessite la connaissance du rythme de nutrition et de la vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif (Kapoor *et al.*, 1975). Le rythme de nutrition peut être diurne ou nocturne, comme le montrent les exemples de la figure 5 qui comparent les courbes de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée chez cinq espèces africaines. Caulton (1976)

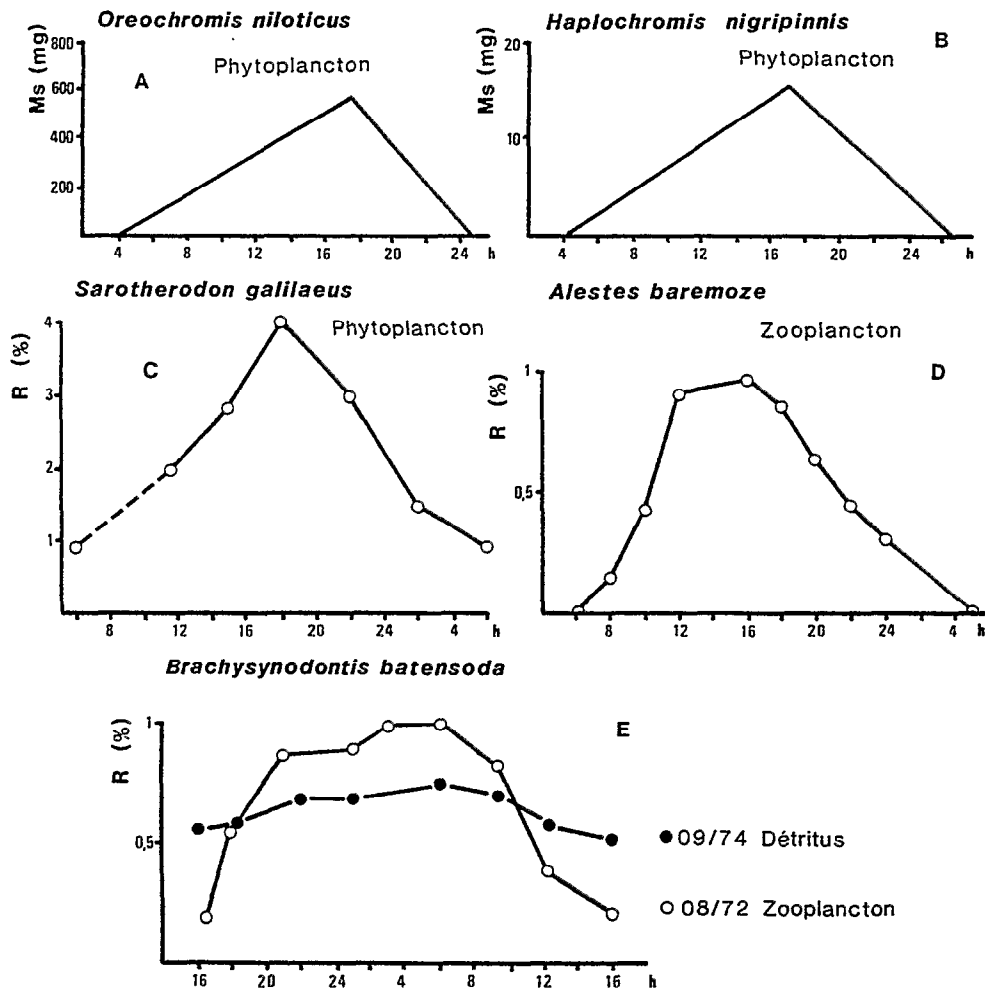


Fig. 5 : Courbe de réplétion des estomacs en fonction de l'heure de la journée, chez cinq espèces africaines. Pour les deux premières espèces (A et B, d'après MORIARTY & MORIARTY, 1973), la réplétion de l'estomac est illustrée par la masse sèche, Ms, du contenu stomacal. Pour les trois dernières (C et D, d'après LAUZANNE, 1977; et E, d'après IM BUN HORT, 1977), l'ordonnée représente le coefficient de réplétion, R%, de l'estomac, égal au rapport entre la masse du contenu stomacal et la masse du poisson.

a également observé que *Tilapia rendalli* se nourrit de macrophytes durant le jour. Le rythme de nutrition ne semble pas lié au régime alimentaire du poisson. Par contre, les maximums de réplétion chez *Sarotherodon galilaeus* et *Alestes baremoze* sont en relation avec la température de l'eau (Lauzanne, 1977). Cette relation est positive pour *S. galilaeus* et négative pour *A. baremoze* (Fig. 8).

La vitesse de transit de l'aliment dans le tube digestif peut être estimée par différents paramètres, comme la vitesse de transit stomacal V_{is} , quantité de substance passant de l'estomac vers l'intestin par unité de temps, ou le temps de passage dans l'intestin, égal au temps séparant l'ingestion et l'arrivée à l'anus de l'aliment. Plusieurs méthodes permettent de déterminer ces paramètres (Windell, 1978). La vitesse de transit stomacal a été estimée par deux méthodes chez les poissons africains. Moriarty & Moriarty (1973) estiment la vitesse de transit stomacal à partir des courbes de réplétions journalières de l'estomac et de l'intestin chez *O. niloticus* et *Haplochromis nigripinnis*. Ils observent que la vitesse de réplétion de l'intestin pendant la prise de nourriture est supérieure à la vitesse d'évacuation de l'estomac après l'alimentation. Quand le poisson se nourrit, l'aliment nouvellement ingéré transite plus rapidement dans l'estomac et n'est donc que partiellement altéré par celui-ci (Moriarty 1973). Chez *S. galilaeus*, la vitesse de transit stomacal a été calculée à partir de lots de poissons pêchés à différents moments de la journée et placés dans des bacs sans nourriture (Lauzanne, 1977). L'auteur n'observe pas de relation entre l'état de réplétion initial de l'estomac et la vitesse de transit stomacal. Il compare la valeur de cette dernière à la phase descendante de la courbe de réplétion (Fig. 5). Il en déduit que *S. galilaeus* continue de s'alimenter après que l'estomac ait atteint son état de réplétion maximal. Ce raisonnement a été appliqué aux courbes de réplétions de *Brachysynodontis batensoda*. Pour Im Bun Hort (1977), l'aplatissement de la courbe en 1974 (Fig. 5) correspond à un allongement de la phase de nutrition par rapport à 1972. Ce phénomène serait associé à un changement de régime alimentaire : zooplanctonophage en 1972, l'espèce devient détrito-phage en 1974 avec la baisse des eaux du lac Tchad. Le tableau 3 rassemble les vitesses de transit stomacal et les temps de passage dans l'intestin calculés chez différentes espèces africaines.

Tableau 3. Temps de passage T_p et vitesse de transit stomacal V_{is} de quelques poissons d'eau douce africains. La 6^e colonne indique la durée du jeûne forcé s'il a lieu lors de l'expérience. Les valeurs de V_{is} (exprimées en % h⁻¹) entre parenthèses, sont recalculées.

Espèce	T_p (heures)	V_{is}	Masse des poissons (en g)	T°	Jeûne (heures)	Alimentation	Milieu	Auteurs
<i>Oreochromis niloticus</i>	12	6,3 à 250 mg.h ⁻¹ (0,056 à 0,122% h ⁻¹)	74 à 225			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty, 1973
<i>Oreochromis niloticus</i> x <i>O. aureus</i> (Hybride)	4,9 à 9,7	1,1 à 3,1 mg.h ⁻¹	12 à 48	20° à 30°C	48	Artificielle	Laboratoire	Ross et Jauncey, 1981
<i>Sarotherodon galilaeus</i>		0,061 à 0,254% h ⁻¹	200 à 700	19,5 à 30,4°C		Phytoplancton	Lac Tchad	Lauzanne, 1977
<i>Tilapia rendalli</i>	5		70 à 100	28°C		Macrophyte	Laboratoire	Caulton, 1976
<i>Tilapia zillii</i>	6		m = 60,2	24°C		Macrophyte	Laboratoire	Buddington, 1979
<i>Haplochromis nigripinnis</i>	10	3,67 à 4,2 mg.h ⁻¹ (0,075 à 0,155% h ⁻¹)	2,9 à 5,6			Phytoplancton	Lac George	Moriarty et Moriarty, 1973
<i>Barbus liberiensis</i>	2,4				0 à 24	Macrophyte	Laboratoire	Payne, 1975
<i>Alestes baremoze</i>	4 à 6	0,069 à 0,132% h ⁻¹	50 - 140	19,6° à 30,6°C		Zooplancton	Lac Tchad	Lauzanne, 1977
<i>Brachysynodontis batensoda</i>		0,071% h ⁻¹ 0,022 à 0,101% h ⁻¹	m = 70 m = 71 à 75	26°5C 17,5 à 31°C		Zooplancton Detritus	Lac Tchad	Im, 1967

Plusieurs méthodes de mesure du temps de passage ont été utilisées. Les unes conservent le rythme naturel d'alimentation du poisson en utilisant un aliment marqué naturel ou non (Caulton, 1976; Buddington, 1979). Les autres suivent l'évolution du bol alimentaire après un jeûne forcé du poisson (Payne, 1978; Ross & Jauncey 1981). Quelques auteurs ont étudié la relation entre la vitesse de transit stomacal et la température. Celle-ci est négative chez l'hybride *O. niloticus* et *O. aureus* (Ross & Jauncey, 1981) et chez *A. baremoze* (Lauzanne, 1977), alors qu'elle est positive chez *S. galilaeus* (Lauzanne 1977).

2.2 - Consommation journalière. Chez *S. galilaeus* et *A. baremoze*, Lauzanne (1977) a calculé la ration journalière R_j égale au rapport du poids de nourriture consommé par jour sur le poids du poisson. Pour *S. galilaeus*, la ration journalière est fonction de la température et présente des variations saisonnières : $\log R_j = 3.334 \log T - 9.609$ avec R_j la ration journalière en $\% \cdot j^{-1}$, et T la température en $^{\circ}C$. Chez *A. baremoze*, la relation entre R_j et T est inverse (Fig. 6).

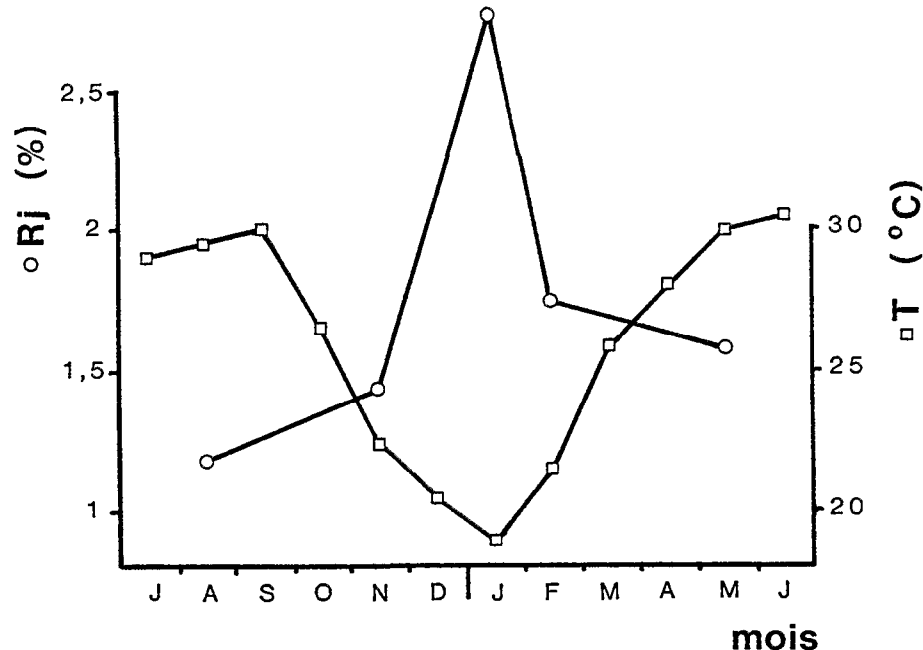


Fig. 6 : Evolution de la ration journalière (R_j) chez *Alestes baremoze*, et de la température au long de l'année (d'après LAUZANNE, 1977).

Chez *O. niloticus* et *H. nigripinnis*, Moriarty & Moriarty (1973) ont mis en évidence une relation linéaire entre la consommation journalière et la masse du poisson. Cette relation est décrite par les équations :

$$O. niloticus, C_j = 271 + 13.3 B$$

$$H. nigripinnis, C_j = -29.6 + 21.9 B$$

où C_j est la masse sèche de phytoplancton ingérée par jour, et B la masse fraîche du poisson. Caulton (1978) a étudié au laboratoire la consommation de *Ceratophyllum demersum* par *Tilapia rendalli* nourri *ad-libitum* pendant 12 h, ce qui correspond à la durée de la phase active de nutrition de l'espèce. Pour toutes les températures expérimentales, il a obtenu une relation linéaire entre le poids d'aliment ingéré et le poids du poisson. Il en déduit une courbe de consommation en fonction de la température (Fig. 7). La consommation croît jusqu'à $30^{\circ}C$. Entre 30 et $34^{\circ}C$ la température ne semble plus avoir beaucoup d'influence sur la consommation et au-delà de $34^{\circ}C$, elle diminue rapidement, les poissons acclimatés à $38^{\circ}C$ se nourrissant rarement.

3 - ABSORPTION ET CONVERSION DE LA NOURRITURE

L'aliment ingéré est en partie absorbé par l'épithélium digestif et utilisé par l'organisme. Le bilan énergétique est défini par l'équation :

$$C = F + U + \Delta B + R$$

où C est l'énergie contenue dans la nourriture consommée, F la valeur énergétique des faeces, U la valeur énergétique des produits de l'excrétion dans les urines, par les branchies et par la peau, ΔB la variation de la valeur énergétique du corps du poisson (croissance, reproduction) et R l'énergie consommée par le métabolisme. Les termes de cette équation sont exprimés en

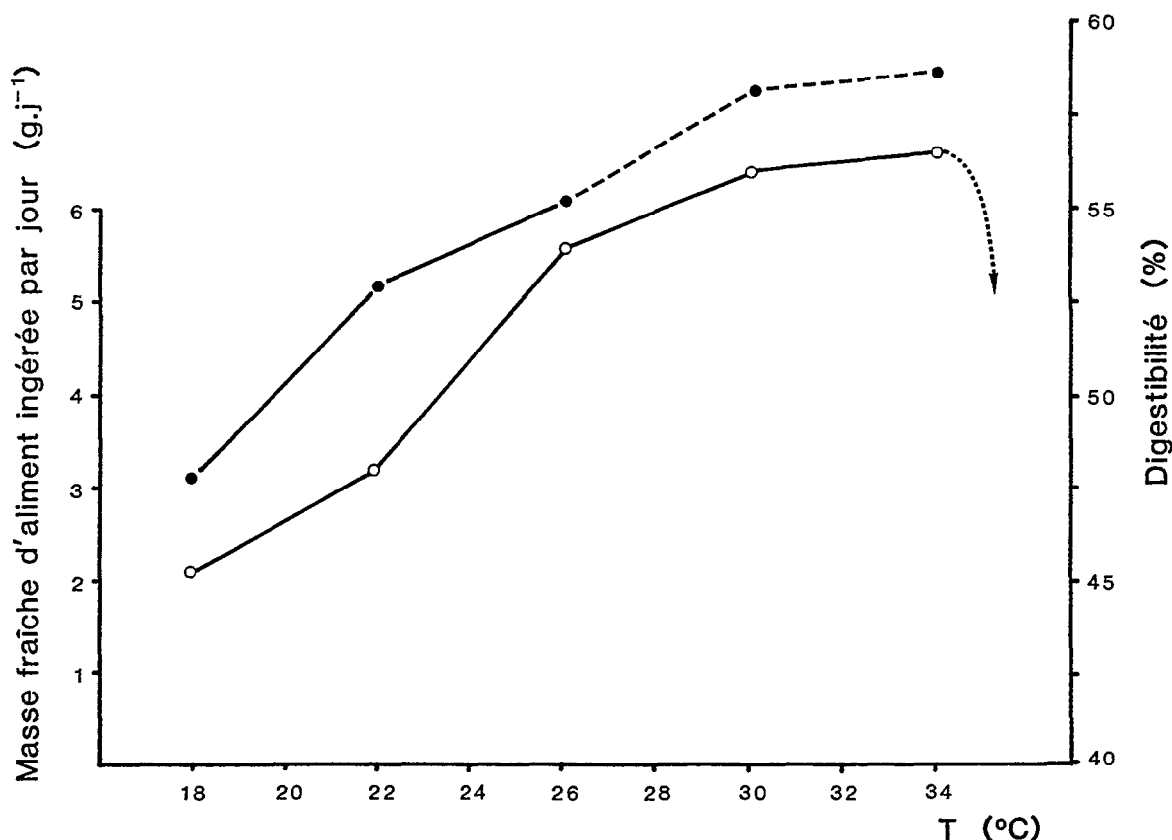


Fig. 7 : Effet de la température sur la consommation journalière et la digestibilité d'un macrophyte *Ceratophyllum demersum*, chez *Tilapia rendalli* nourri *ad libitum* (d'après CAULTON, 1978).

unités d'énergie, calories ou joules. Le pourcentage d'aliment digéré et absorbé par le tube digestif est égal à la digestibilité D, définie également par l'équation (Kapoor *et al*, 1975) :

$$D = (C - F)/C \times 100.$$

Elle peut être calculée pour un composant (*e.g.* protéines, lipides, etc.), un élément (*e.g.* carbone, azote, etc.) ou l'équivalent calorique de l'aliment.

Utilisant des algues marquées au ¹⁴C, Moriarty & Moriarty (1973) ont mesuré la digestibilité du carbone chez *O. niloticus* et *H. nigripinnis* (Tabl. 4). Celle-ci est fonction de l'aliment chez *O. niloticus*. Elle est minimale (49 %) avec *Chlorella*, une algue verte, et maximale (79 %) avec *Nitzschia*, une diatomée. La digestibilité est également fonction de l'heure de la prise de l'aliment. En effet, chez un poisson nourri avec un aliment marqué "*Microcystis*" en début et en

Tableau 4. Coefficient de digestion moyens D du carbone d'algues ingérées en fin de phase de nutrition chez *Oreochromis niloticus* et *Haplochromis nigripinnis* (d'après Moriarty & Moriarty 1973). Les nombres entre parenthèses correspondent aux nombres d'observations.

Algues	Coefficient de digestion (%)	
	chez <i>O. niloticus</i>	chez <i>H. nigripinnis</i>
<i>Microcystis</i>	70 (6)	71 (7)
<i>Anabaena</i>	75 (4)	-
<i>Nitzschia</i>	79 (2)	-
<i>Chlorella</i>	49 (3)	-

fin de la période de nutrition, le pourcentage est égal à 43 % pour la première ingestion et à 68 % pour la seconde. Moriarty et Moriarty attribuent cette variation au fait que le pH stomacal n'est pas assez bas, lors de la première ingestion, pour altérer correctement l'aliment et permettre sa digestion. Il y a en effet une augmentation sensible de la digestion de l'algue bleue *Microcystis* par les carbohydrases intestinales de *O. niloticus*, après un traitement à un pH de 1,4 (Moriarty, 1973) (Fig. 8). Ces résultats ont permis de démontrer qu'il était possible pour *O. niloticus* et *H. nigripinnis* de s'alimenter avec des algues bleues, alors que ce n'est pas le cas pour *Sarotherodon esculentus* (Fish, 1951) ou *O. shiranus chilwae* (Kirk, 1970 in Furse et al., 1979). Le rôle essentiel de l'acidité stomacale sur la digestibilité de l'aliment est souligné également par Bowen (1981) pour *O. mossambicus*. La digestibilité de l'aliment peut aussi être améliorée par le traitement mécanique chez des poissons se nourrissant de macrophytes, tel que *Tilapia zillii* (Buddington, 1979) et *T. rendalli* (Caulton, 1976).

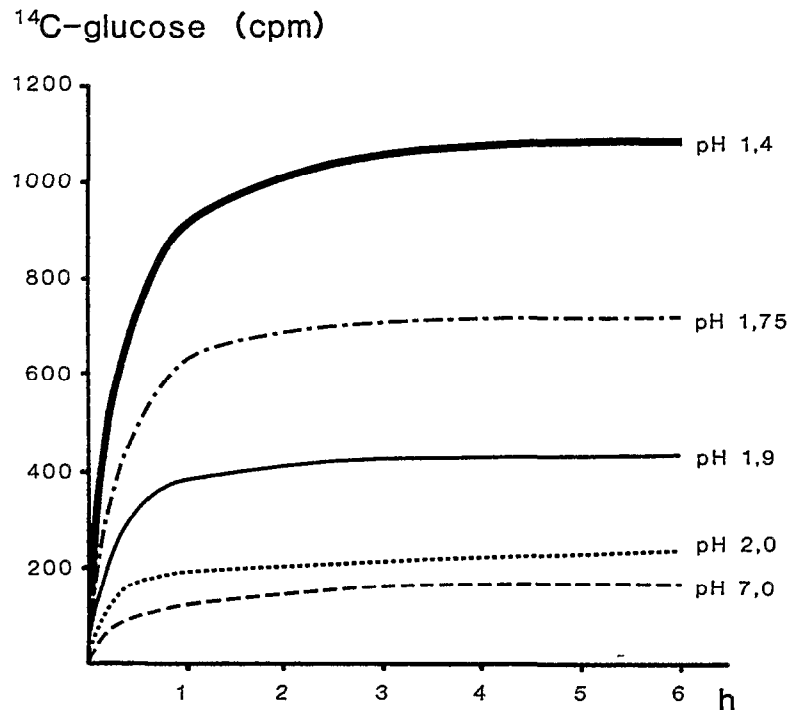


Fig. 8 : Digestion de l'algue bleue *Microcystis* par le jus intestinal de *Oreochromis niloticus*, après traitement avec des acides de différents pH (d'après MORIARTY, 1973).

La digestibilité des différents composants de l'aliment (Tabl. 5) a été évaluée chez *O. mossambicus* (Bowen, 1979) et *T. zillii* (Buddington, 1979). Les mesures ont été réalisées en utilisant comme témoin un composant de l'aliment peu ou pas digéré : la cellulose pour *T. zillii* ou le contenu en cendres pour *O. mossambicus*. Caulton (1978) a calculé en terme d'énergie la digestibilité de *Ceratophyllum demersum* par *T. rendalli*, en fonction de la température. Il a trouvé une augmentation significative des valeurs quand la température passe de 18°C à 22°C, puis 26°C (Fig. 7), associée à une augmentation de la consommation journalière. Avec l'élévation de la température, il y a donc à la fois un accroissement de la masse d'aliment ingéré, et amélioration de sa digestibilité. Ce gain est toutefois contrebalancé par une augmentation du coût énergétique de la digestion (Caulton, 1978).

A partir de l'équation de bilan énergétique, on définit le coefficient énergétique de croissance de premier ordre K_1 , par l'équation : $K_1 = \frac{B}{C}$. Calculé en poids frais, ce rapport est appelé le taux de conversion. Le coefficient énergétique de croissance a été évalué chez trois espèces du

lac Tchad (Lauzanne, 1977) *S. galilaeus*, *A. baremoze* et *Lates niloticus*, et chez *O. mossambicus* (Mironova, 1975) (Tabl. 6). Les plus faibles valeurs de rendement apparaissent chez les phytophages, alors que les zooplanctophages ont le meilleur rendement. Le taux de conversion est également fonction de la qualité de la nourriture. Chez *O. mossambicus*, nourri avec différents aliments, il est maximal lorsque les poissons sont nourris avec des Tubificides (Mironova, 1975). Il diminue ensuite quand le pourcentage de phytoplancton augmente dans l'aliment.

Tableau 5. Coefficient de digestion de différents composants de l'aliment chez deux poissons d'eau douce africains (%).

a) *Oreochromis mossambicus* (d'après Bowen, 1979). Les aliments sont des détritits provenant de deux étages du lac Sibaya : en terrasse (0,5 m de profondeur) et sur la rupture de pente (2 m).

b) *Tilapia zillii* (d'après Buddington, 1979). Les aliments sont des macrophytes : *Najas guadalupensis*. Les valeurs représentées sont les moyennes avec les écart-types.

Composants	<i>O. mossambicus</i> \bar{X}		<i>T. zillii</i> \bar{X} (s)
	Terrasse (0.5 m)	Pente (2 m)	
Matière organique totale	32,3	42,7	-
Matière organique sans cellulose	-	-	55,7 (7,93)
Protéines	48,3	44,3	75,1 (4,32)
Lipides	-	-	75,9 (7,93)
Glucides totaux	32,8	37,5	-
Glucides solubles	41,6	31,4	-
Glucides insolubles («crude fiber»)	29,6	41,8	-
Total	-	-	29,3 (5,61)
Energie	38,8	45,3	45,4 (3,44)

Tableau 6. Taux de conversion chez trois poissons du lac Tchad : *Sarotherodon galilaeus*, *Alestes baremoze* et *Lates niloticus* (Lauzanne, 1977) et chez *Oreochromis mossambicus* (Mironova, 1975). Pour *O. mossambicus* plusieurs aliments ont été expérimentés avec des teneurs en phytoplancton (*Kirchneria obesa*) différentes, le complément étant assuré par des végétaux supérieurs.

Espèces	Taux de conversion %				Intervalle de croissance (âge)	Régime alimentaire
	en poids frais	en poids sec	en matière organique	en calories = K1		
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	3,1	5,5	11,5	18,9	2 ans (3 à 5 ans)	Phytoplanctophage
<i>Alestes baremoze</i>	8,8	34,5	39,2	44,8	2 ans	Zooplanctophage Ichtyophage
<i>Lates niloticus</i>	22,4	24,9	26,4	27,3	(2 à 4 ans)	
<i>Oreochromis mossambicus</i>	-	21,56	-	24,34	6 mois (0 à 6 mois)	Tubificide
	-	11,38	-	14,59	6 mois (0 à 6 mois)	98% <i>K. obesa</i>
	-	2,44	-	3,36	6 mois (0 à 6 mois)	10% <i>K. obesa</i>

SUMMARY

This paper presents a review of the knowledge on the chemical mechanisms of digestion, feeding rates and the digestibility of natural food by African freshwater fish species. Most of the studies deal with cichlid fishes. Among them, stomach acid secretion is tied to feeding and contributes to the breakdown of algal walls or macrophyte cells. Pepsin, trypsin and chymotrypsin are the main proteases which have been studied. Pepsin is present in several fish which possess a stomach, including cichlids and catfishes, but only pepsinogen is found in *Sarotherodon shiranus chilwae*. Trypsin and chymotrypsin are active in all studied species. The difficulty of pancreas isolation in some fish exacerbates the problem of the localization of its secretions. Nevertheless, trypsinogen and chymotrypsinogen have been isolated from the pancreas of *Protopterus aethiopicus*. Amylase is the glycolytic enzyme which has received most attention. Its activity is greater in *Sarotherodon* than in *Clarias*, and it is restricted to the pancreas in *Sarotherodon mossambicus*. The carbohydrases are found as maltase or invertase. Cellulase is not present in either *Sarotherodon niloticus* or *S. mossambicus* but both of these species appear to possess lipases. By comparing enzyme activity and feeding behavior, amylase activity is noticeably greater in herbivores rather than in carnivores. Such differences are less pronounced for the proteases.

Feeding patterns and gut passage or gastric evacuation times have been investigated to estimate daily ingestion. Feeding patterns obviously depend on the species, but do not seem to be related to feeding behaviour. Daily consumption rate have been obtained for several fish species and is generally related to body mass and temperature. Digestibility studies of natural foods have shown that the main action of gastric acidity allows the utilization of blue green algae as food by cichlids. Absorption efficiencies of the main biochemical compounds has been measured both for *Sarotherodon mossambicus* and *Tilapia rendalli*, while food conversion efficiencies are available for *S. mossambicus* and four fishes from the Chad lake. The lowest values obtained for phytohagous species and this seems to be related to food quality.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AL HUSSAINI A.H. & KHOLY A.A., 1953 - On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous teleost fish. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 9 : 17 - 39.
- BUCHS S., 1954 - Die Proteolyse im Tiermagen. *Z. vergleich. Physiol.*, 36 : 165-175 (in CREAC'H, 1963).
- BUDDINGTON R.K., 1979 - Digestion of an aquatic macrophyte by *Tilapia zillii* (Gervais). *J. Fish. Biol.*, 15 : 449-455.
- BOWEN S.H., 1979. A nutritional constraint in detritivory by fishes : the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in lake Sibaya, South Africa. *Ecol. Monogr.*, 49 : 17-31.
- BOWEN S.H., 1981 - Digestion and assimilation of periphytic detrital aggregate by *Tilapia mossambica*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 110 : 239-245.
- CAULTON M.S., 1976 - The importance of pre-digestive food preparation to *Tilapia rendalli* Boulenger when feeding on aquatic macrophytes. *Trans. Rhod. Sci. Ass.*, 57 (3) : 22-28.
- CAULTON M.S., 1978 - The importance of habitat temperature for growth in the tropical cichlid *Tilapia rendalli* Boulenger. *J. Fish. Biol.*, 13 : 99-112.
- COCKSON A. & BOURNE D., 1972 - Enzymes in the digestive tract of two species of euryhaline fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 41 A : 715-718.
- COCKSON A. & BOURNE D., 1973 - Protease and Amylase in the digestive tract of *Barbus paludinosus*. *Hydrobiologia*, 43 (3-4) : 357-363.
- CREAC'H P.V., 1963 - Les enzymes protéolytiques des poissons. *Annales de la nutrition et de l'alimentation*, 17 (1) : A 375-A 471.
- FÄNGE R. & GROVE D., 1979 - Digestion. In *Fish Physiology*, vol. VIII. (Eds W.S. HOAR, D.J. RANDALL et J.R. BRETT) pp. 161-160. Academic Press, N.Y. et Londres.
- FISH G.R., 1951 - Digestion in *Tilapia esculenta*. *Nature* (Lond.), 167 : 900-901.
- FISH G.R., 1960 - The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of *Tilapia* and perch. *Hydrobiologia*, 15 : 161-178.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. & TWEDDLE D., 1979 - Fishes : distribution and biology in relation to changes. In *Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem*. (KALK M., McLACHLAN M. and HOWARD WILLIAMS C., eds) pp 175-208. Monographiae Biologicae, 35. Junk, The Hague.
- HOFER R. & SCHIEMER F., 1981 - Proteolytic activity in the digestive tract of several species of fish with different feeding habits. *Oecologia*, 48 : 342-345.
- IM BUN HORT, 1977 - Etude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse de spécialité, Toulouse : 150p.
- KAPOOR B.C., SMIT H. & VERIGHINIA I.A., 1975 - The alimentary canal and digestion in teleosts. *Adv. Mar. Biol.*, 13 : 109-239.
- KEDDIS M.K., 1956. On the intestinal enzymes of *Tilapia nilotica* Boul. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 12 : 21-37.
- KIRK R.G., 1970 - A study of *Tilapia (Sarotherodon) shirana chilwae* Trewavas in Lake Chilwa, Malawi. Ph. D. Thesis, University of London (unpublished cited in FURSE *et al.*, 1979).
- LAUZANNE L., 1977 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse d'Etat, Université de Paris VI et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 284 p.
- LEGER C., 1981 - La lipase pancréatique. In *Nutrition des poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris mai 1979* (Ed. M. Fontaine) pp. 69-77. CNRS, Paris.
- MICHA J.C., DANDRIFOSSE G. & JEUNIAUX Ch., 1973 - Distribution et localisation tissulaire de la synthèse des chitinases chez les vertébrés inférieurs. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 81 : 439-451.
- MIRONOVA N.V., 1975 - The nutritive value of algae as food for *Tilapia mossambica*. *J. Ichthyol.*, 15 (3) : 510-514.
- MOITRA S.K. & DAS K.M., 1967 - Influence of environment on the digestive enzymes of a fish, *Tilapia mossambica* (Peters). *Curr. Sci.*, 36 : 381-382.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.W., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion

of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda. *J. Zool.*, 171 : 15-23.

MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of the blue green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool.*, 171 : 25-39.

MORIARTY D.J.W. & MORIARTY C.M., 1973 - The assimilation of carbon phytoplankton by two herbivorous fishes : *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis*. *J. Zool.*, 171 : 41-55.

NAGASE G., 1964 - Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* Peters : digestive enzymes and the effects of diets on their activity. *Z. Vergl. Physiol.*, 49 : 270-284.

NIEDERHOLZER R. & HOFER R., 1979 - The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach *Rutilus rutilus* L. and rudd *Scardinius erythrophthalmus* L.. *Cellulase*. *J. Fish. Biol.*, 15 : 411-416.

PAYNE A.I., 1978 - Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (Mugilidae) and *Tilapia* (Cichlidae). *J. Fish. Biol.*, 13 : 627-629.

PERES G., 1981 - Les proteases - l'amylase - les enzymes chitinolytiques - les laminarinases. *In nutrition des Poissons. Actes du colloque CNERMA, Paris, mai 1979* (Ed. M. FONTAINE) pp. 55-67, CNRS, Paris.

PIAUAUX A., 1972 - Intestinal laminarinase of a vertebrate : *Tilapia macrochir* Boulenger. *Life Sci.*, 11 : 185-190.

PIAUAUX A., 1977 - Distribution and localization of the digestive laminarinases in animals. *Biochemical Systematics and Ecology*, 5 : 231-239.

PIAUAUX A. & DANDRIFOSSE G., 1972 - Présence de laminarinases dans l'intestin d'un poisson cichlidae «*Tilapia macrochir*» Boulenger. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 80 : 51-57.

REECK G.R. & NEURATH H., 1972 - Pancreatic trypsinogen from the African lungfish. *Biochemistry*, 11 (4) : 503-510.

REECK G.R., WINTER W.P. & NEURATH H., 1970 - Pancreatic enzymes of the african lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Biochemistry*, 9 (6) : 1398-1402.

ROSS B. & JAUNCEY K., 1981 - A radiographic estimation of the effect of temperature on gastric emptying time in *Sarotherodon niloticus* (L.) X *S. aureus* (Steindachner) hybrids. *J. Fish. Biol.*, 19 : 333-344.

SCHMIDT NIELSEN K., 1979 - *Animal Physiology : adaptation and environment*. Cambridge University Press, New York.

STICKNEY R.R. & SHUMWAY S., 1974 - Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes. *J. Fish. Biol.*, 6 : 779-790.

WEIL J.H., 1979 - *Biochimie générale*. Masson, Paris.

WINDELL J.T., 1978 - Estimating food consumption rates of fish populations. In *Methods for assessment of Fish Production in Freshwaters* (Ed. T. Bagenal) pp. 227-254. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Londres, Edinburgh et Melbourne.

YAMANE S., 1973 - Localization of amylase activity in the digestive organs of the Mozambique mouthbrooder, *Tilapia mossambica*, and Bluegill, *Lepomis macrochirus*, determined by a substrate film method. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 39 (6) : 595-603.