Rythmes alimentaires et alimentation chez les Siluroidei

Thierry Boujard, P. Luquet

▶ **To cite this version:**

Thierry Boujard, P. Luquet. Rythmes alimentaires et alimentation chez les Siluroidei. International workshop on the biological bases for aquaculture of siluriformes, May 1994, Montpellier, France. hal-02840258

HAL Id: hal-02840258
https://hal.inrae.fr/hal-02840258

Submitted on 7 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Aquat. Living Resour., 1996, Vol. 9, **Hors série**, 113-120

Rythmes alimentaires et alimentation chez les Siluroidei

Thierry Boujard [1] et Pierre Luquet [1, 2]

[1] *INRA, Station d'hydrobiologie, Laboratoire de Nutrition des poissons, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France.*

[2] *Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V18, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.*

Accepté le 20 octobre 1995.

Boujard T., P. Luquet. *In*: The biology and culture of catfishes. M. Legendre, J.-P. Proteau eds. *Aquat. Living Resour.*, 1996, Vol. 9, **Hors série**, 113-120.

Diel feeding rhythms and time of meals in Siluroidei.

Abstract

Siluroidei are said to have a mainly nocturnal trophic activity. This has been also observed under experimental conditions with fish that have constantly and free access to a food source, or with fish fed means of self-feeders. Nevertheless, it appears that the influence of light/dark alternation on the trophic activity of some Siluriforms may be masked under restricted conditions of temperature or oxygen concentration. As a result, it can be pointed out that in the species studied, feeding activity takes place preferentially during the scotophase, but that this rhythm can be phase-shifted under specific environmental conditions. The hypothesis of an endogenous control of the feeding rhythms is discussed. In general, Siluriforms do not refuse to eat when fed during daytime. However, in view of the feeding rhythms of these species, it is worthwhile to evaluate the effect of such feeding time on the growth performance of the fish, and the metabolic utilization of the nutrients. Studies concerning the effect of meal time on growth performance show a better growth performance in Siluriforms fed by night. But this result should be taken with caution, because during most of the experiments undertaken, the fish showed very low growth performance, *i.e.* they did not expressed their maximum growth potential. Moreover, some authors provided evidence of a strongest effect of the feeding method (continuous feeding vs fractionned feeding into meals), than of the time of feeding, on growth performance. In addition, real feed intake is never accurately measured. It is therefore impossible to determine whether the better growth performance observed in Siluriforms fed by night are caused by changes in voluntary feed intake or changes in nutrient retention efficiency. It is of further interest to stress that several authors showed a higher lipid content in Siluriforms fed by day (lowest growth performance) than in those fed by night (highest growth performance). It suggests an effect of feeding time on the use of the nutrients ingested.

Keywords: Feeding rhythms, circadian rhythms, feeding behaviour, meal time, growth, catfish.

Résumé

Les Siluroidei sont connus pour avoir, en milieu naturel, une activité trophique essentiellement nocturne. Ceci a été confirmé au cours d'expériences réalisées en conditions d'accès constant à une source de nourriture, ou encore à l'aide de distributeurs d'aliments à la demande. Cependant, en conditions limitantes en température ou en oxygène, l'activité trophique de certains Siluroidei devient dépendante de ces deux facteurs, et n'est plus synchronisée par l'alternance jour/nuit. Le rythme nycthéméral d'activité trophique des espèces étudiées présenterait donc une acrophase préférentiellement nocturne, mais posséderait une certaine plasticité. L'existence d'un contrôle d'origine endogène de ce rythme est aussi discuté. Rares sont les poissons Siluroidei qui refusent de s'alimenter lors de distributions diurnes d'aliments. Il convient d'évaluer les conséquences que pourraient avoir sur la croissance des horaires d'alimentation non synchrones avec les rythmes alimentaires. L'effet de l'heure des repas sur les performances de croissance montrent une tendance générale à une croissance supérieure chez les animaux nourris de nuit par rapport aux animaux nourris de jour. Cependant, le mode de distribution choisi (en repas ou en continu) semble avoir plus d'influence que l'heure de distribution sur les performances de croissance. Certains auteurs ont aussi montré une augmentation de l'adiposité des poissons lorsqu'ils n'étaient pas nourris en phase avec leur rythme alimentaire.

Mots-clés : Rythmes alimentaires, alimentation, croissance.

INTRODUCTION

La température et l'oxygène sont les deux facteurs du milieu les plus fréquemment pris en compte pour leur action sur le métabolisme du poisson (Brett, 1979). En revanche ne sont que rarement considérés des facteurs tels que l'intensité lumineuse et la photopériode (Sigholt *et al.*, 1995). Il est connu que ces deux facteurs entraînent des modifications comportementales chez les poissons, en particulier pour ce qui concerne leur activité locomotrice et trophique. Y-a-t-il intérêt à prendre en compte ces modifications lorsque l'on cherche à optimiser les modalités d'alimentation d'une espèce ?

Derrière cette question se cachent en fait quelques préoccupations majeures : l'activité alimentaire suit-elle un rythme ? et l'utilisation métabolique des nutriments ? Ces rythmes sont-ils rigides ? Pour l'élevage des Siluriformes, la chrono-nutrition prend tout son sens, puisque ces espèces sont réputées se nourrir de nuit. Peut-on attendre un avantage à nourrir les Siluriformes de nuit ? Répondre à cette question est en fait moins simple qu'il n'y paraît. En effet, nous disposons de peu d'informations, limitées à 8 espèces (6 genres), alors que les Siluriformes regroupent plus de 2 000 espèces.

L'analyse des travaux publiés montre que les rythmes alimentaires ont été étudiés selon deux approches complémentaires : la première tente de déterminer à quels moments et à quelle fréquence les Siluriformes se nourrissent préférentiellement ; la seconde tente d'évaluer les effets d'horaires d'alimentation imposés sur les performances de croissance. Nous conserverons ces deux aspects au cours de cette synthèse. Rappelons que les rythmes sont des phénomènes se répétant avec une fréquence régulière (Ali *et al.*, 1992), différents en cela des cycles qui eux n'impliquent pas de périodicité définie. Ces rythmes peuvent être d'origine externe, ils sont alors passifs, c'est-à-dire qu'en l'absence de synchroniseurs, ils disparaissent. Ils peuvent aussi être, par un système de boucle, leur propre synchroniseur. Enfin, ils peuvent être sous le contrôle d'une horloge interne, et dans ce cas ils persistent même en l'absence de leurs synchroniseurs. Dans ce dernier cas, en « libre cours » ils possèdent une période différente mais proche de la période de leurs synchroniseurs, ce sont les rythmes endogènes, ou circa-rythmes. Dans le cas d'un rythme exogène synchronisé par l'alternance jour/nuit, on parlera de rythme nycthéméral, puisque sa période est égale à celle d'un nycthémère (24 h par définition), et dans le cas d'un rythme endogène ce sera un rythme circadien, puisque sensiblement différent de 24 h en l'absence de synchroniseurs.

DESCRIPTION DES RYTHMES ALIMENTAIRES

Nous devons la première étude portant sur la description du rythme alimentaire d'un siluriforme (c'est du moins la première dont nous ayons trouvé la trace), à Darnell et Meierotto (1965). Ces auteurs ont observé que les jeunes *Ictalurus melas* se nourrissaient essentiellement à l'aube et au crépuscule, tandis que les adultes se nourrissaient de nuit. Cette activité alimentaire nocturne d'*I. melas* a été confirmée en milieu naturel des années plus tard par Boët (1981).

Hastings *et al.* (1972) ont développé un distributeur d'aliments à la demande couplé à un système d'enregistrement des activations. Ceci leur a permis d'étudier les rythmes alimentaires chez des animaux en présence constante d'une source d'aliment (situation qui ne pouvait pas se produire lors des travaux précités, qui étaient fondés sur l'étude des contenus stomacaux d'animaux se nourrissant de proies naturelles). Ils ont observé chez des *I. punctatus* maintenus en étangs une tendance nocturne de l'activité alimentaire lors d'un suivi réalisé en juin-juillet, les poissons se nourrissant alors préférentiellement entre 18 h et 24 h. Un autre suivi réalisé en décembre-mars n'a cependant montré qu'une faible activité au levier, homogène au cours du nycthémère.

Randolph et Clemens (1976) ont obtenu des résultats en apparente contradiction avec les travaux mentionnés ci-dessus pour *I. punctatus* élevé en forte densité en étangs et ayant accès à des distributeurs d'aliments à la demande. Tout d'abord, ils n'observent aucune activité alimentaire en hiver (de novembre à février). Puis, l'activité alimentaire observée de mars à octobre est principalement diurne. Il se trouve que dans cette étude, la température et l'oxygène sont des facteurs limitants. En hiver, la température constamment inférieure à 12 °C stoppe toute activité alimentaire. Dès le mois de mars, les Siluriformes se nourrissent au moment où la température est la plus haute, c'est-à-dire en milieu de journée, moment où elle atteint souvent 15 °C, alors qu'elle reste toujours inférieure à 13 °C durant la nuit (*fig.* 1*a*). En été, alors que la température dépasse presque constamment 22 °C, l'activité alimentaire a lieu au moment où la concentration en oxygène dissous est la plus forte. Les poissons s'arrêtent de s'alimenter dès que le taux d'oxygène dissous descend à une concentration inférieure à 4-5 mg/l, ce qui est systématiquement le cas la nuit (*fig.* 1*b*).

Le comportement alimentaire diurne observé par Randolph et Clemens montre donc que le caractère nocturne de l'activité trophique d'*I. punctatus* n'est pas obligatoire. Dans des conditions limitantes en température et oxygène, l'activité trophique d'*I. punctatus* est sous la dépendance de ces deux facteurs, et non plus sous la dépendance de l'alternance jour/nuit.

En résumé, il est permis de déduire que chez les espèces étudiées, le rythme alimentaire possède une certaine plasticité. Cependant, aucune conclusion sur le caractère diurne ou nocturne de l'activité trophique ne peut être formulée à partir de ce type d'études, puisqu'elles ont été réalisées en conditions environnementales limitantes ou non constantes.

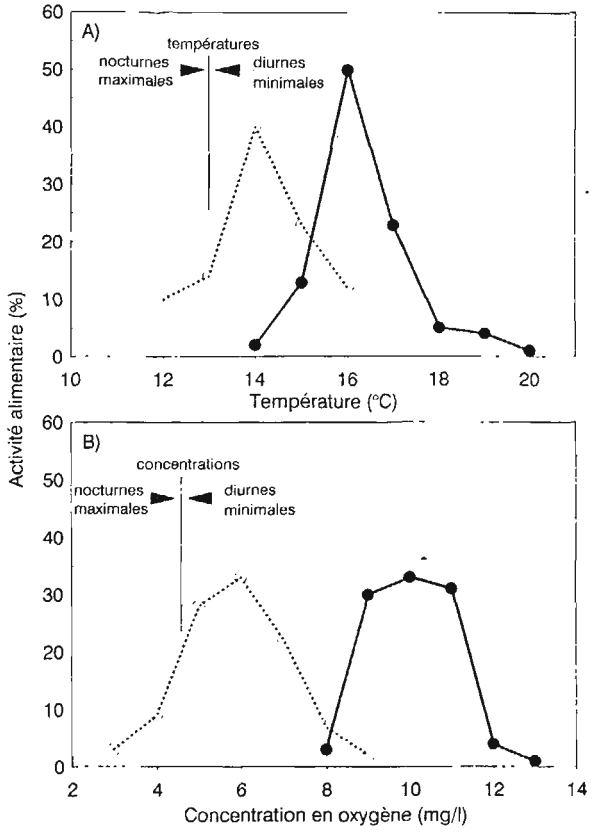

Figure 1. – Répartition de l'activité alimentaire de 20 *Ictalurus punctatus* d'environ 25 cm (· · · ·) ou 46 cm (————) de longueur totale en mars en fonction de la température ($n = 632$) (A) et en août, en fonction de la concentration en oxygène ($n = 840$) (B), d'après Randopth et Clemens (1976).

Feeding activity of 20 young Ictalurus punctatus *(· · · ·: approximatly 25 cm of total length), and older (————: approximatly 46 cm of total length), in March, in relation to the water temperature ($n = 632$) (A) and in August, in relation to the oxygen concentration ($n = 840$) (B), from Randopth and Clemens (1976).*

Eriksson et Van Veen (1980) ont étudié le rythme alimentaire d'*I. nebulosus* maintenus isolés, en conditions à peu près stables de température (23±2 °C) et d'oxygénation (proche de la saturation), et ayant accès en permanence à des proies vivantes. Ils observent que l'activité alimentaire est exclusivement nocturne. De même, à l'aide de distributeurs d'aliments à la demande et en conditions d'oxygène et de température non limitantes, Anthouard *et al.* (1987) chez *Silurus glanis* d'une part, et Boujard *et al.* (1990) chez *Hoplosternum littorale* d'autre part, ont observé que l'activité alimentaire était exclusivement nocturne (*fig. 2a, b*). Avit et Luquet (1995) ont aussi pu montrer à l'aide de distributeurs à la demande, que 70 % de l'activité alimentaire était nocturne chez *Heterobranchus longifilis*. Le caractère nocturne de l'activité alimentaire de ces trois espèces est donc démontré en conditions stables et non limitantes d'oxygène et de température. Il convient par ailleurs de remarquer que ces trois espèces sont dotées d'organes de respiration aérienne. En conséquence, la concentration en oxygène dissous n'est probablement pas un facteur limitant chez elles (Moreau *et al.*, 1991).

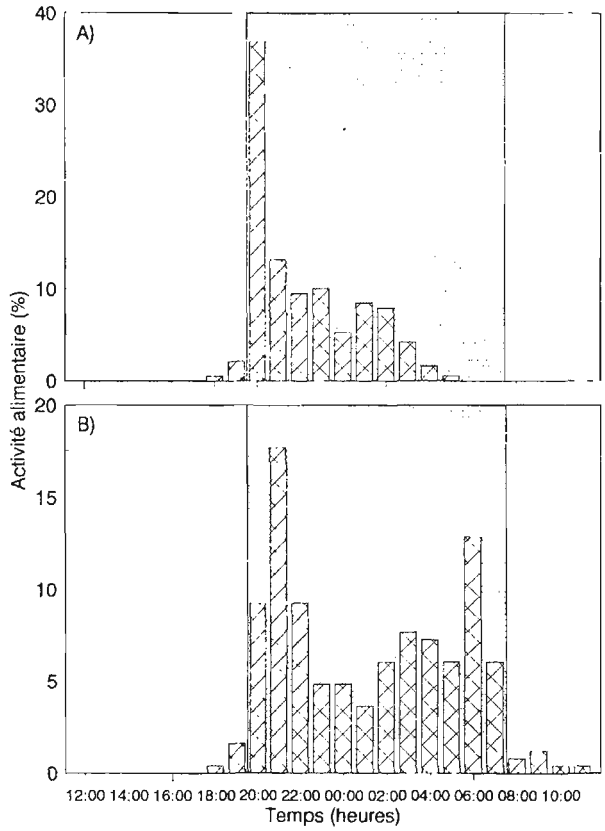

Figure 2. – Profil nycthéméral d'activité alimentaire de *Silurus glanis*, (A) d'après Anthouard *et al.* (1987) et de *Hoplosternum littorale*, (B) d'après Boujard *et al.* (1990). Dans les deux cas, les poissons sont maintenus en groupe et soumis à un cycle nycthéméral de lumière-obscurité 12 h-12 h.

Diel pattern of feeding activity of two siluriform species held in groups under artificial photoperiod (12L/12D). A) Silurus glanis, *from Anthouard* et al., *1987 and B)* Hoplosternum littorale, *from Boujard* et al., *1990.*

La phase d'activité trophique semblant synchronisée avec le passage de la phase d'éclairement à la phase d'obscurité, quel est le rôle du crépuscule en tant que synchroniseur de l'activité trophique ? Anthouard *et al.* (1987), ont bloqué les distributeurs d'aliments durant les six premières heures de la phase nocturne, et ont constaté que même après 9 jours, *S. glanis* essayait toujours de s'alimenter dès les premiers moments d'obscurité. En bloquant les distributeurs d'aliments durant la totalité de la phase nocturne, Boujard (1995) a constaté que de nombreuses demandes d'aliments continuaient à être faites par *S. glanis* durant la nuit, même après 20 jours. Durant cette période de restriction d'accès à l'aliment, les poissons utilisaient aussi les distributeurs d'aliments durant la journée, mais ils réduisaient leur consommation

d'aliments d'environ 1/3. Il est aussi intéressant de noter que dans l'expérience de Boujard (1995), lorsque les distributeurs d'aliments fonctionnaient à nouveau 24h/24 les *S. glanis* retrouvaient une activité trophique exclusivement nocturne après seulement 48 h.

Lors d'une série d'études sur le comportement alimentaire de *H. littorale*, Boujard *et al.* (1991), ont constaté que l'activité trophique de ce silure restait invariablement limitée à la phase non éclairée même lorsque la durée du cycle d'alternance jour/nuit était modifiée (22,5 h Jour/10,5 h Nuit, puis 10,5 h Jour/22,5 h Nuit). De même, quelque soit l'intensité ou le spectre lumineux utilisé, l'activité trophique d'*H. littorale* se produit systématiquement au cours de la phase la plus sombre du cycle d'éclairement (Boujard *et al.*, 1992).

L'activité trophique est-elle sous contrôle endogène? Il est impossible d'évaluer le nombre d'expérimentations qui n'ont pas pu démontrer l'existence de rythmes endogènes d'alimentation, ce type de résultat n'étant jamais publié. Cependant, Eriksson et Van Veen (1980) ont pu démontrer l'existence d'un rythme endogène d'activité trophique chez un siluriforme, *I. nebulosus*. Ils n'ont pas pu mettre ce rythme circadien en évidence en maintenant les poissons en conditions constantes mais, élément particulièrement intéressant qui se dégage de ce travail, en les soumettant à des phases d'obscurité de 15 minutes tous les trois quarts d'heure (0,75 L/0,25 O). L'activité alimentaire de deux des trois poissons soumis à ce régime d'éclairement présentaient alors une activité trophique toujours limitée aux phases d'obscurité, et suivant un rythme circadien d'une période de 23 h environ (*fig.* 3). Plus récemment, Cuenca et De la Higuera (1994) ont mis en évidence l'existence d'un contrôle endogène du rythme

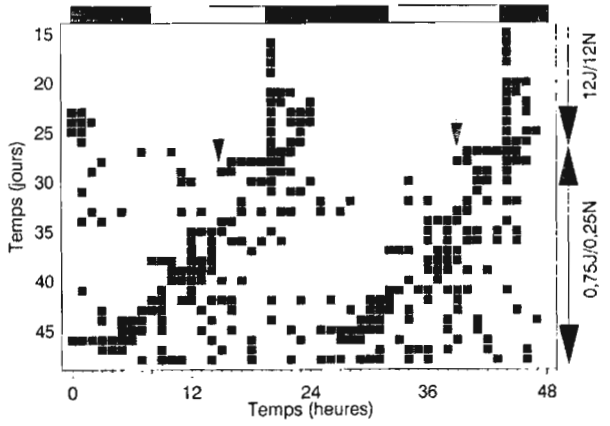

Figure 3. – Répartition de l'activité alimentaire d'un *Ictalurus nebulosus* maintenu en cycle d'éclairement 12J/12N, puis en conditions « continues » avec une phase d'obscurité de 0,25 h par heure (0,75J/0,25N), à partir du 28e jour à 16:35 h (--→) d'après Eriksson et Van Veen (1980).

Circadian rhythm of feeding activity of Ictalurus nebulosus *under artificial photoperiod of 12L/12D, and then 0.25L/0.75D until day 28 of the experiment from Eriksson and Van Veen (1980).*

alimentaire chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Ce résultat a été confirmé par Martinez-Bebbia *et al.* (1995), en utilisant un protocole d'alternance de lumière et d'obscurité de type ultradien à l'image de celui utilisé par Eriksson et Van Veen. Enfin, Sanchez-Vazquez *et al.* (1995), ont montré l'existence d'un contrôle endogène du rythme alimentaire chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) en utilisant aussi un protocole inspiré de celui utilisé par Eriksson et Van Veen.

Ces travaux appellent plusieurs commentaires. En premier lieu, ils montrent combien l'alternance des phases de lumière et d'obscurité semble importante dans le fonctionnement du rythme alimentaire. Ensuite, ils permettent de formuler une hypothèse expliquant l'absence de rythme trophique en conditions constantes d'éclairement: le stimulus créé par l'alternance des phases d'éclairement et d'obscurité serait nécessaire à l'expression du rythme endogène. Enfin, la période d'activité trophique observée chez *I. nebulosus* qui est de 23 heures, donc plus courte que celle du cycle nycthéméral (24 heures) explique pourquoi l'activité trophique d'*I. nebulosus* est étroitement associée au crépuscule: le rythme endogène anticipe le rythme du synchroniseur.

On peut donc considérer qu'au moins certains Siluriformes ont un rythme d'activité trophique endogène et nocturne, dont le facteur synchroniseur serait le crépuscule. Cependant *I. punctatus* est capable de choisir de s'alimenter de jour lorsque les conditions environnementales nocturnes sont trop limitantes (Randolph et Clemens, 1976). On sait aussi qu'en conditions d'élevage, rares sont les Siluriformes qui refusent de s'alimenter lors de distributions diurnes d'aliments. Il en résulte que, même si l'activité alimentaire est en premier lieu sous la dépendance d'un rythme endogène, d'autres facteurs externes, telles que la disponibilité en nourriture (naturelle ou non), la compétition intra ou inter-spécifique, et la lumière, peuvent synchroniser cette activité. En d'autres termes, même si l'horloge interne existe, le poisson peut déroger à son influence, et désynchroniser son activité alimentaire de son horloge interne. Il convient maintenant d'évaluer les conséquences que peuvent avoir sur la croissance des horaires d'alimentation qui ne sont pas en phase avec les rythmes alimentaires.

INFLUENCE DE L'HEURE DES REPAS SUR LES PERFORMANCES DE CROISSANCE

Stickney et Andrews (1971) ont montré une tendance à une diminution des performances de croissance et de l'indice de conversion de l'aliment quand *I. punctatus* était nourri deux fois par jour avec une photopériode longue (18J/6N ou 24J/0N) par rapport à des animaux nourris une fois de jour et une fois de nuit avec une photopériode plus courte

(12J/12N ou 6J/18N), ou encore deux fois par 24 h et maintenus dans une obscurité constante.

Ces résultats qui vont dans le sens d'un effet négatif de la distribution d'aliment en phase diurne, ont ensuite été confirmés par Hogendorn (1981). Ce dernier a réalisé des mesures de performances de croissance sur des alevins d'un silure africain, *Clarias lazera* maintenus en circuits fermés dans une eau à 30 °C et nourris à 10 % de leur poids par 24 h. Les animaux étaient alimentés soit en deux ou quatre repas distribués le jour, soit en continu entre 08:00 h et 20:00 h, en continu entre 20:00 h et 08:00 h, ou encore en continu pendant 24 h. Les conditions de photopériode et l'intensité lumineuse n'étant pas précisées, nous ne savons pas si les périodes de transition entre la nuit et le jour sont incluses dans ce qui est désigné comme étant la « nuit » et le « jour ». Des différences importantes de croissance et d'efficacité d'utilisation de l'aliment ont été obtenues entre les poissons soumis aux différents traitements (*tableau* 1). En effet, les gains de poids étaient significativement meilleurs pour les animaux nourris en continu de « nuit » ou pendant 24 h que pour ceux nourris en continu de « jour » ou sous forme de repas pris durant la photophase. Les autres valeurs étaient peu significatives en raison d'importantes mortalités survenues au cours d'expérimentation. En outre, les animaux nourris en continu de nuit avaient le meilleur taux de survie, le plus faible coefficient de variation des poids finaux individuels, et atteignaient la plus forte biomasse totale finale. Le meilleur indice de conversion de l'aliment était également obtenu avec les animaux nourris en continu de nuit.

Sundararaj *et al.* (1982) ont testé l'influence de l'heure de distribution d'un seul repas par nycthémère sur les performances de croissance d'*Heteropneustes fossilis*, un Siluriforme indien. Ils ont comparé à deux reprises et sur une période de 50 jours la croissance d'alevins nourris en continu ou une demi-heure par jour, à minuit, 06:00 h, midi ou 18:00 h, et soumis à une photopériode de 12J/12N, la photophase débutant à 08:00 h et la température étant maintenue à 25 °C (*fig.* 4). Dans ces conditions expérimentales, les Siluriformes nourris à minuit ont eu une croissance comparable à ceux nourris en continu, tandis que ceux nourris à 12:00 h ou à 18:00 h avaient perdu du poids. Cependant dans ces expériences, les performances de croissance obtenues étaient très faibles même pour les lots nourris en continu, et la quantité d'aliment réellement ingérée n'était pas mesurée.

Tableau 1. – Poids moyen individuel, taux de survie et indice de consommation (IC) de 100 alevins de *Clarias lazera* en fonction de la fréquence et des horaires d'alimentation, après quatre semaines d'alimentation à 10 % de leur biomasse totale par jour (les données sont les valeurs moyennes de duplicats), d'après Hogendorn (1981).

Mean individual weight, survival and feed:gain ratio for 100 juveniles of Clarias lazera *after four weeks fed at 10 % boby weight/day. Feed where distributed continuously, or fractionned into meals (data are means of duplicates), from Hogendorn (1981).*

Type de distribution	Repas		Continu		
Fréquence	2/24 h	4/24 h	Jour	Nuit	24 h
Poids initial (g)	0,52	0,50	0,49	0,50	0,49
Poids final (g)	4,4 [a]	6,8 [b]	7,8 [c]	10,1 [d]	11,6 [e]
C.V. [1] (%)	66,0	58,0	58,5	49,5	63,5
Survie (%)	80,5	83,5	79,5	87,0	74,0
Biomasse finale (g)	351	566	619	875	861
IC [(1)]	1,36 [b]	1,05 [ab]	1,01 [ab]	0,75 [a]	0,97 [ab]

Sur chaque ligne, les moyennes affectées d'une lettre différente sont significativement différentes (< 0,05 ; test de Duncan).

[1] Les coefficients de variation des poids finaux sont calculés à partir du poids de 40 poissons par groupe.

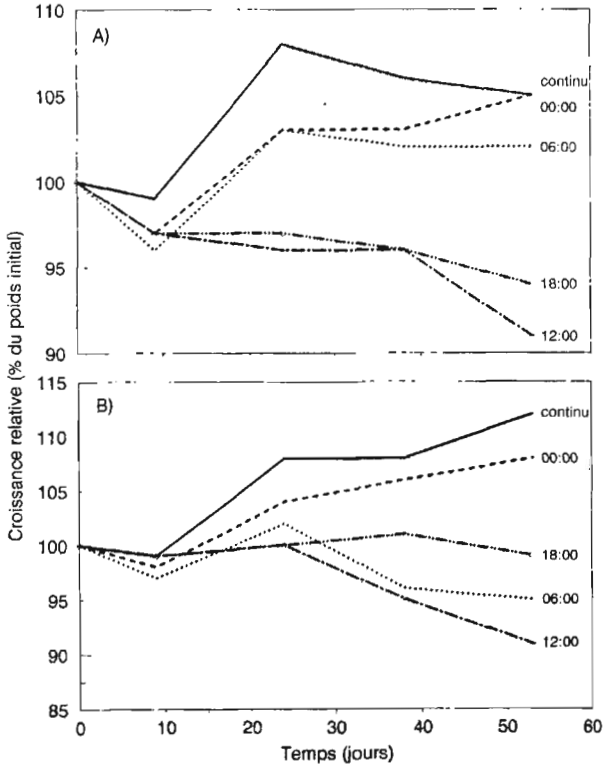

Figure 4. – Croissance relative de lots dupliqués de jeunes *Heteropneustes fossilis* alimentés en continu ou une demi-heure par 24 heures à 00:00, 06:00, 12:00 ou 18:00 h d'après Sundararaj *et al.* (1982). Animaux d'un poids moyen initial 6-9 g (A) ; Animaux d'un poids moyen initial 8-12 g (B).

Mean relative growth of duplicates of young Heteropneustes fossilis *fed continuously or 0.5 h per day at 00:00, 06:00, 12:00 or 18:00 h from Sundararaj et al. (1982). Initial mean weight 6-9 g (A); Initial mean weight 8-12 g (B).*

Nous devons à Noeske-Hallin *et al.* (1985), une comparaison des performances de croissance et du taux d'engraissement abdominal d'*I. punctatus* maintenus en circuits fermés à une température de 20 °C et alimentés à un taux de 2,5 % de leur poids par jour, en un seul repas distribué à 07:30 h ou à 16:00 h, ou bien en deux repas par jour (07:30 h et 16:00 h). Ces auteurs ont obtenu des performances

de croissance significativement supérieures et un taux d'engraissement significativement inférieur pour les animaux nourris à 07:30 h par rapport à ceux nourris à 16 h. Les animaux nourris deux fois par jour avaient un taux de croissance intermédiaire et un taux d'engraissement significativement supérieur à ceux nourris en une seule fois (*fig.* 5). Si l'effet de l'heure du repas sur les performances de croissance a pu ainsi être montré, dans des conditions où la totalité de l'aliment distribué semblait être consommée, l'effet d'un repas distribué durant la phase nocturne n'a pas été testé. En effet, la photopériode utilisée était de 12J/12N et la lumière était allumée à partir de 06:00 h.

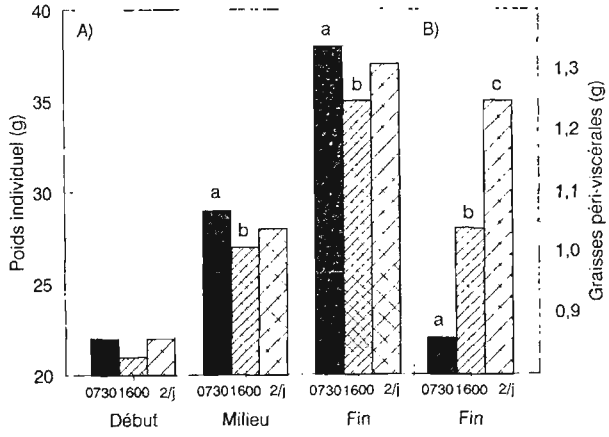

Figure 5. - Effet d'une même quantité d'aliment distribuée en un seul repas à 7:30 h ou 16:00 h, ou en deux repas (7:30 h et 16:00 h) chez *Ictalurus punctatus* (d'après Noeske-Hallin *et al.*, 1985). Poids individuel en début, milieu et fin d'expérimentation (A). Quantité finale de graisses péri-viscérales (B). Les barres accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5 %.

Effect of a same amount of feed distributed within one meal (at 7:30 h or at 16:00 h), or two meals (at 7:30 h and 16:00 h) in Ictalurus punctatus *(from Noeske-Hallin* et al., *1985). A) initial, mid-term and final mean individual weight and B) final percentage of peri-visceral adipose tissue. Vertical bars with different letters are significantly different at the 5% level.*

L'effet de la fréquence et de la période de nourrissage sur la croissance d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis*, élevé en cages-enclos, et donc soumis aux fluctuations naturelles de la température et de la concentration en oxygène du milieu a été étudié par Kerdchuen et Legendre (1991). Les animaux étaient répartis en duplicats nourris à raison de 3 % de leur poids par jour. L'aliment était distribué de jour ou de nuit en 1, 2 ou 4 repas ou en continu, ou bien encore distribué durant l'ensemble du nycthémère sous forme de 4 repas ou en continu. La turbidité de l'eau ne permettait pas de s'assurer que tout l'aliment distribué était ingéré. Kerdchuen et Legendre ont montré que la croissance était significativement supérieure chez les animaux nourris de nuit par rapport à ceux nourris de jour. La différence de croissance la plus marquée résultait du passage d'une alimentation fractionnée à une alimentation continue, indépendamment de la période de nourrissage (*fig.* 6*a*). Les animaux nourris de façon fractionnée de jour présentaient une croissance d'autant meilleure que le nombre de repas était élevé, tandis que les animaux nourris de nuit avaient une croissance identique quel que soit le nombre de repas. Enfin, un effet significatif de la période de nourrissage sur le rapport hépato-somatique (RHS) et adipo-somatique (RAS) était observé, les animaux nourris de nuit ayant un foie plus gros, et moins de graisses péri-viscérales (*fig.* 6*b*).

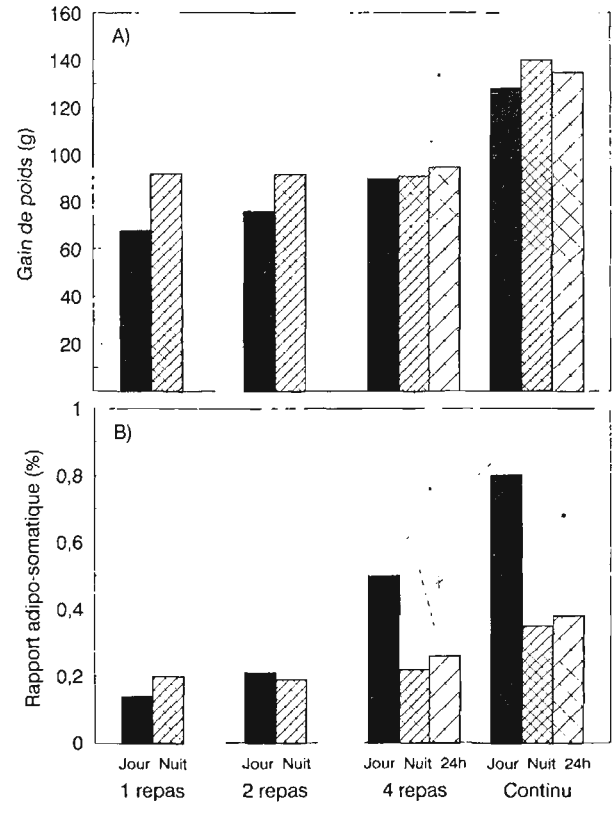

Figure 6. – Evolution du gain de poids (A) et du rapport hépato-somatique (B) en fonction de la fréquence et de la période de nourrissage chez *Heterobranchus longifilis* d'après Kerdchuen et Legendre (1991). La différence est significative au seuil de 5 %.

Effect of feeding frequency and feeding time on weight gain (A) and hepato- somatic index (B) in Heterobranchus longifilis *from Kerdchuen and Legendre (1991). Significant differences at the 5% level.*

Dans cette expérience, le mode de distribution (en repas ou en continu) influençait davantage les performances de croissance que ne le faisait l'heure de la distribution. Par ailleurs, une distribution en continu 24h/24 n'améliorait pas la croissance par rapport à une distribution limitée à la photophase ou à la scotophase. La quantité réelle d'aliments ingérés n'ayant jamais pu être mesurée avec précision lors des expériences décrites ci-dessus, il n'est pas possible de déterminer si les différences de croissance observées sont dues à un effet comportemental (ingestion

différente), ou bien à un effet d'origine métabolique (utilisation différente des nutriments). Les résultats obtenus par Noeske-Hallin *et al.* (1985), ainsi que ceux obtenus par Kerdchuen et Legendre (1991), montrant un accroissement de l'adiposité des animaux qui présentaient les moins bonnes croissances, suggèrent cependant un réel effet de l'heure de l'alimentation sur l'utilisation des nutriments.

CONCLUSION

Une meilleure croissance est observée chez les Siluriformes, lorsque ces poissons, généralement lucifuges, sont nourris la nuit. Peut-on généraliser ces conclusions à tous les poissons? Il existe des exemples d'amélioration des performances de croissance chez des poissons à activité diurne lorsque le nourrissage a lieu durant les heures d'éclairement. Ainsi, *Oncorhynchus mykiss*, la truite arc-en-ciel, montre, à quantité égale d'aliment ingéré, une croissance supérieure, un meilleur indice de consommation, une rétention protéique plus efficace et un taux d'engraissement inférieur lorsqu'elle est nourrie une fois par jour à l'aube, plutôt que la nuit (Boujard *et al.* 1995). De même, Spieler et Noeske (1981) ont observé une augmentation de l'ingestion de nourriture chez *Carassius auratus* lorsque celui-ci est nourri durant les heures d'éclairement. En fait, ces mêmes auteurs ont obtenu un résultat différent lors de nouvelles manipulations des heures des repas (Noeske et Spieler, 1984). Ces auteurs suggèrent que cette divergence de résultats est liée au fait que les essais ont été réalisés à des périodes différentes de l'année. Après avoir mis en évidence des variations nycthémérales du métabolisme des hydrates de carbone chez *C. auratus*, Delahunty et Tomlinson (1984) ont d'ailleurs remarqué que la période de l'année influait sur le résultat.

L'effet que semble avoir l'heure des repas sur la quantité d'aliment ingéré et l'utilisation de ces aliments renforce l'idée fondatrice de la chrono-biologie qui stipule que l'organisation temporelle des organismes suit des rythmes, endogènes ou non, synchronisés par des paramètres externes. Les deux principaux synchroniseurs sont l'alternance jour-nuit et l'heure des repas (Boulos et Terman, 1980). Des différences de phase entre ces deux facteurs induisent des modifications des rythmes, tant comportementaux qu'endocriniens ou enzymatiques (Mistlberger, 1990; Boujard et Leatherland, 1992). Des études sur les relations existant entre l'heure d'alimentation et l'activité des enzymes impliquées dans les processus d'utilisation des aliments sont donc nécessaires pour une meilleure compréhension de l'impact de l'heure d'alimentation sur la croissance.

En raison du faible nombre de démonstrations scientifiques et de l'hétérogénéité des résultats publiés, les implications pratiques de la chrono-nutrition n'apparaissent cependant pas clairement chez le poisson à l'heure actuelle. Si chez les mammifères et chez les humains (Nelson *et al.*, 1973, 1975; Pocknee et Heaton, 1976, 1978; Halberg, 1989), la manipulation des heures de repas permet de moduler le gain pondéral et les dépôts adipeux, chez les poissons des travaux complémentaires sont nécessaires avant de pouvoir faire des recommandations précises.

L'utilisation de distributeurs d'aliments à la demande a été préconisée chez plusieurs salmonidés ainsi que chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) (Divanach et al., 1993) et la daurade (*Sparus aurata*) (Kentouri *et al.*, 1993) pour s'assurer que le poisson s'alimente à son propre rythme. Ces distributeurs, économes en main d'œuvre, permettent une meilleure adéquation entre distribution et consommation de nourriture (Alanärä, 1992; Blyth, 1992), et évite le gaspillage ou la sous-alimentation. Elle a aussi pour avantage d'intégrer l'effet de facteurs environnementaux susceptibles de changements brusques ou saisonniers qui peuvent être à l'origine de modifications temporaires du rythme alimentaire (Eriksson, 1978) ou de l'appétit (Clark *et al.*, 1995). Leur intérêt est évident pour alimenter des animaux dont l'acrophase du rythme alimentaire est nocturne.

RÉFÉRENCES

Alanärä A. 1992. Demand feeding as a self-regulating feeding system for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in net-pens. *Aquaculture* **108**, 347-356.

Ali M. A., T. Boujard, M. Gerkema 1992. Terminology in biological rhythms. *In*: Rhythms in Fishes, M.A. Ali ed. Plenum Press, New York, 7-10.

Anthouard M., E. Pionnier, R. Kirsch 1987. Behavioural adaptation of *Silurus glanis* (Pisces, Cypriniformes, Siluridae), in an instrumental conditionning situation. *In*: Actes du colloque de la Société Française d'Etude du Comportement Animal 1986, A. Cloarec ed., Univ. Rennes Editions, Rennes, 72-75.

Avit J. B., P. Luquet 1995. Consommation volontaire d'aliment en situation d'éclairement et d'obscurité chez *Heterobranchus longifilis*. *Aquat. Living Resour.* **8**, 385-387.

Blyth P. 1992. Boosting profits with adaptative feeding: letting the fish decide when they're hungry. *Austasia Aquaculture* **6**, 33-37.

Boët P. 1981. Elements d'ecologie du poisson-chat, *Ictalurus melas* (Rafinesque, 1820), du lac de Créteil - structure et dynamique de la population, exploitation des ressources alimentaires et production. Thèse dr. 3e cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, 124 p.

Boujard T. 1995. Diel rhythms of feeding activity in the european catfish, *Silurus glanis*. *Physiol. Behav.* **58**, 641-645.

Boujard T., A. Gelineau, G. Corraze 1995. Time of a single daily meal influences growth performance in rainbow trout. *Aquac. Res.* **26**, 341-349.

Boujard T., J. F. Leatherland 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environ. Biol. Fishes.* **35**, 109-131.

Boujard T., P. Keith, P. Luquet 1990. Diel cycle in *Hoplosternum littorale* (Teleostei): evidence for

synchronization of locomotor, air breathing and feeding activity by circadian alternation of light and dark. *J. Fish Biol.* **36**, 133-140.

Boujard T., Y. Moreau, P. Luquet 1991. Entrainment of the circadian rhythm of food demand by infradian cycles of light/dark alternation in *Hoplosternum littorale* (Teleostei). *Aquat. Living Resour.* **4**, 221-225.

Boujard T., Y. Moreau, P. Luquet 1992. Diel cycles in *Hoplosternum littorale* (Teleostei): entrainment of feeding activity by low intensity colored light. *Environ. Biol. Fishes* **35**, 301-309.

Boulos Z., M. Terman 1980. Food availability and daily biological rhythms. *Neurosc. Biobehav. Rev.* **4**, 119-131.

Brett J. R. 1979. Environmental factors and growth. *In*: Fish Physiology vol. 8, W. S. Hoar, D. J. Randall, J. R. Brett eds. Academic Press, London, 599-675.

Clark D. S., J. A. Brown, S. J. Goddard, J. Moir 1995. Activity and feeding behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in sea pens. *Aquaculture* **131**, 49-57.

Cuenca E. M., M. de la Higuera 1994. Evidence for an endogenous circadian rhythm of feeding in the trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Biol. Rhythm Res.* **25**, 228-235.

Darnell R. M., R. R. Meierotto 1965. Diurnal periodicity in the black bullhead, *Ictalurus melas* (Rafinesque). *Trans. Am. Fish. Soc.* **94**, 1-8.

Delahunty G., M. Tomlinson 1984. Photoperiod-independent actions of the pineal organ: aspects of a pineal organ-pancreas relationship. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 439-443.

Divanach P., M. Kentouri, G. Charalambakis, F. Pouget, A. Sterioti 1993. Comparaison of growth performance of six mediterranean fish species reared under intensive farming conditions in Crete (Greece), in raceways with the use of self feeders. *In*: G. Barnabé, P. Kestemont eds. EAS Spec. Publ. n° 18, Ghent, Belgium, 285-296.

Eriksson L. O. 1978. Nocturnalism versus diurnalism-dualism within fish individuals. *In*: Rythmic activity of fishes, J. E. Thorpe ed. Academic Press, London, 69-89.

Eriksson L.-O., T. Van Veen 1980. Circadian rhythms in the brown bulhead, *Ictalurus nebulosus* (Teleostei). Evidence for an endogenous rhythm in feeding, locomotor, and reaction time behaviour. *Can. J. Zool.* **58**, 1899-1907.

Halberg F. 1989. Some aspects of the chronobiology of nutrition: more work is needed on "when to eat". *J. Nutr.* **119**, 333-343.

Hastings W. H., B. Hinson, D. Tackett, B. Simco 1972. Monitoring channel catfish use of a demand feeder. *Progress. Fish Cult.* **34**, 204-206.

Hogendorn H. 1981. Controlled propagation of the african catfish, *Clarias lazera* (C. & V.). IV. Effect of feeding regime in fingerling culture. *Aquaculture* **24**, 123-131.

Kentouri M., P. Divanach, E. Maingot 1993. Comparaison de l'efficacité-coût de trois techniques de rationnement de la daurade *Sparus aurata*, en élevage intensif en bassins. *In*: EAS Spec. Publ. n° 18, G. Barnabé, P. Kestemont eds. Ghent, Belgium, 273-282.

Kerdchuen N., M. Legendre 1991. Influence de la fréquence et de la période de nourrissage sur la croissance et l'efficacité alimentaire d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* (Teleostei, Clariidae). *Aquat. Living Resour.* **4**, 241-248.

Martinez Bebia M., T. Boujard, J. A. Madrid 1995. Comportamiento alimentario de truchas (*Oncorhynchus mykiss* W.) expuestas a ciclos de luz/oscuridad de periodicidad ultradiana. *In*: Proc. 5th congress on aquaculture, May 1995, F.C. Orvay, A.C. Reig eds., Univ. Barcelona ed. Spain, 546-551.

Mistlberger R. 1990. Circadian pitfalls in experimental designs employing food restriction. *Psychobiology* **18**, 23-29.

Moreau Y., F. Médale, T. Boujard, P. Luquet 1991. Indirect calorimetry method to study energy metabolism of an air-breathing fish, *Hoplosternum littorale* (Siluriform, Callichthyidae). *J. Aquac. Trop.* **6**, 193-199.

Nelson W., L. Cadetto, F. Halberg 1973. Circadian timing of a single daily meal affects survival of Mice. *Proc. Soc. Exp. Biol.* **144**, 766-769.

Nelson W., L. Sheving, F. Halberg 1975. Circadian rhythms in Mice fed a single daily meal at different stages of lighting regimen. *J. Nutr.* **105**, 171-184.

Noeske T. A., R. E. Spieler 1984. Circadian feeding time affects growth of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 540-544.

Noeske-Hallin T. A., R. E. Spieler, N. C. Parker, M. A. Suttle 1985. Feeding time differencially affects fattening and growth of channel catfish. *J. Nutr.* **115**, 1228-1232.

Pocknee R. C., F. W. Heaton 1976. The effect of feeding frequency on the growth and composition of individual organs in the rat. Brit. *J. Nutr.* **35**, 97-104.

Randolph K. N., H. P. Clemens 1976. Some factors influencing the feeding behavior of channel catfish in culture ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* **6**, 718-724.

Sanchez-Vazquez F. J., J. A. Madrid, S. Zamora 1995. Circadian rhythms of feeding activity in sea bass, *Dicentrarchus labrax* L.: Dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. *J. Biol. Rhythms* **10**, 256-266.

Sigholt T., M. Staurnes, H. J. Jakobsen, T. Åsgård 1995. Effects of continuous light and short-day photoperiod on smolting, seawater survival and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **130**, 373-388.

Spieler R. E., T. A. Noeske 1981. Timing of a single daily meal and diel variations of serum thyroxine, triiodothyronine and cortisol in goldfish, *Carassius auratus*. *Life Sci.* **28**, 2939-2944.

Stickney R. R., J. W. Andrews 1971. The influence of photoperiod on growth and food conversion of channel catfish. *Progress. Fish Cult.* **33**, 204-205.

Sundararaj B. I., P. Nath, F. Halberg 1982. Circadian meal timing in relation to lighting schedule optimizes catfish body weight gain. *J. Nutr.* **112**, 1085-1097.