

ALIMENTATION DE L'ATIPA (*HOPLOSTERNUM LITTORALE*).

ETUDE DU CYCLE NYCTHEMERAL DE L'AUTO-

DISTRIBUTION DE LA NOURRITURE.

Rapport définitif de l'appel d'offres 1989 du GCS-BBA

Thierry BOUJARD, Yann MOREAU et Pierre LUQUET.

Laboratoire d'Hydrobiologie INRA Campus Agronomique
BP 709, 97387 Kourou Cedex, Guyane, France.

18 OCT. 1994

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 4p. 647 ex. 1

Cote : B

AVANT-PROPOS:

Chez plusieurs espèces de poissons chats, il a été démontré que l'heure des repas affecte la croissance. Ceci pourrait impliquer l'existence de rythmes circadiens de la prise alimentaire et de l'utilisation digestive et métabolique des aliments.

Au cours de précédents travaux menés dans le cadre du GCS-BBA 1988, il avait été observé que l'Atipa, en présence d'un distributeur de nourriture à la demande, s'alimentait principalement durant la nuit avec un pic majeur situé entre 4 et 9 h après le crépuscule. L'alternance jour-nuit synchronisait cette prise d'aliments, car ce même phénomène était observé lorsque le cycle d'éclairage était avancé de 9 h. L'alternance jour-nuit constituait également un synchronisateur pour la respiration aérienne et l'activité locomotrice.

Nous avons poursuivi ce travail en développant successivement deux problématiques complémentaires. La première concerne un aspect pratique de ce type d'expérimentation, et se propose d'étudier les limites de l'utilisation d'un éclairage d'appoint en phase nocturne pour l'étude des cycles nycthémeraux. En effet, au cours des précédents travaux menés sur les cycles nycthémeraux chez l'Atipa par nous même, et afin de permettre la manipulation et l'observation des poissons en phase nocturne une lumière rouge rayonnant à plus de 600 nm était allumée en permanence. Afin de vérifier à posteriori que cet éclairage n'était pas une gêne pour les poissons, nous avons tenté d'entraîner la prise alimentaire par l'alternance de l'obscurité et d'une lumière rouge ou bleue de faible intensité, après un décalage de -9h ($\phi = -135^\circ$) par rapport au nycthémère. Un entraînement de la prise alimentaire a été obtenu dès le décalage et pendant plusieurs jours.

La lumière d'appoint est donc perçue par les poissons, mais puisque ces derniers semblent interpréter la période de plus faible intensité lumineuse comme étant la nuit, un éclairage d'appoint peut être utilisé en phase nocturne dans une situation d'étude d'alternance jour-nuit. Il est cependant peu recommandable d'utiliser une quelconque source lumineuse d'appoint dans le cas d'études nécessitant une scotophase prolongée.

Dans un second temps, Afin de tester le caractère endogène ou non du rythme de la prise d'aliments, nous avons soumis les poissons à des cycles d'éclairement de longueur supérieure à 24 h, avec photophase longue (25:30J/10:30N) ou scotophase longue (13:30J/22:30N), et sans éclairage d'appoint en phase nocturne. On a pu constater alors que quelque soit la longueur du nycthémère, de la scotophase, ou de la photophase, la demande d'aliment débute par un pic "crépusculaire" et prend fin à "l'aube".

Dans tous les cas, la quantité d'aliment auto-distribué par 24h est en moyenne de 4 % du poids vif.

Le cycle nycthéméral de la demande d'aliment est donc caractérisé par une acrophase nocturne et un pic crépusculaire. Il ne semble contrôlé par aucune horloge interne, puisque des variations des paramètres de son synchronisateur, l'alternance jour-nuit, ne modifient pas le caractère nocturne de l'auto-distribution d'aliments. Ce rythme circadien peut donc être qualifié d'exogène, c'est à dire qu'il ne se manifeste qu'en réponse à une stimulation externe périodique.

Ces deux points sont présentés dans ce rapport de façon totalement indépendante, et portent les titres suivants:

- 1ère Partie: Limites de l'utilisation d'un éclairage d'appoint en phase nocturne pour l'étude du cycle nycthéméral d'alimentation chez *Hoplosternum littorale* (Teleostei).
- 2ème Partie: Mise en évidence du caractère exogène du rythme circadien de la prise d'aliments chez *Hoplosternum littorale* (Teleostei)

LIMITES DE L'UTILISATION D'UN ECLAIRAGE D'APPOINT EN
PHASE NOCTURNE POUR L'ETUDE DU CYCLE
NYCTHEMERAL D'ALIMENTATION CHEZ
HOPILOSTERNUM LITTORALE (TELEOSTEI).

I INTRODUCTION:

Afin de rendre possible l'observation en phase nocturne de poissons en milieux expérimentaux de type aquariums, ou bien pour les manipulations de nuit, un éclairage d'appoint est nécessaire, il est généralement choisi de couleur rouge. Or, de nombreuses études du spectre de la vision chez les poissons d'eau douce ont montré que la plupart d'entre eux perçoivent les longueurs d'onde correspondant à cette couleur: un pic d'absorption maximale se situant vers 625 nm a été mis en évidence, entre autres, chez *Carassius auratus* (Cronley-Dillon and Muntz, 1965; Yager, 1967; Beauchamp and Rowe, 1977), *Scardinius erythrophthalmus* (Muntz and Northmore, 1970), *Perca fluviatilis* (Cameron, 1982), *Hemichromis bimaculatus* (Bell, 1982), *Oncorhynchus mykiss* (Douglas, 1983) et *Haplochromis burtoni* (Allen and Fernald, 1985). Le choix d'une autre couleur pour l'éclairage d'appoint serait donc à envisager. Cependant, ces espèces comme la plupart des poissons d'eau douce étudiés jusqu'ici ont une vision trichromatique, les cônes possédant trois pigments dont les maximums d'absorption se situent aux environs de 455 nm (bleu), 530 nm (vert) et 625 nm (rouge) (Loew and Lythgoe, 1978). Chez *Rutilus rutilus* (Douglas, 1986), un quatrième pic d'absorption a été mis en évidence dans le proche UV (361-398 nm).

La sensibilité aux différentes longueurs d'onde n'est cependant pas homogène, le pic le plus faible étant celui se situant dans le rouge, et la plus forte sensibilité à la lumière correspondant au pic se situant vers 530 nm. La valeur de la plus forte sensibilité varie d'une espèce à l'autre: parmi les poissons d'Amazonie, il se situe chez les Cichlidés vers 545-570 nm, tandis que les Characoides présentent plutôt leur pic principal vers 570-590 nm (Muntz, 1982). Chez *Oncorhynchus mykiss*, le spectre de la vision peut avoir un maximum variant de quelques dizaines de nm selon la proportion de vitamine A₁ et A₂ dans l'aliment, respectivement précurseurs de la rhodopsine et de la porphyropsine (Allen, 1971; Allen and Munz, 1983; Bridges, 1967) ou selon la température (Cristy, 1976). Enfin, chez *Carassius auratus*, on observe un rythme

circadien endogène de la sensibilité à la lumière, qui est plus élevée de nuit (Bassi and Powers, 1987).

Si dans un cadre expérimental une lumière d'appoint est indispensable, le choix d'une lampe rouge de faible intensité semble donc à priori le moins mauvais choix possible. Il est cependant important de valider ce choix en le mettant à l'épreuve. Lors de l'étude du cycle nyctéméral de la prise alimentaire chez *Hoplosternum littorale* (Boujard et al., 1990), il a pu être mis en évidence le caractère synchronisateur de l'alternance lumière-obscurité sur ce paramètre, tout en utilisant un éclairage d'appoint rouge pour les observations en phases "nocturnes". Les auteurs avaient utilisé en éclairage d'appoint une lumière rouge de faible intensité, allumée en permanence. Ils avaient alors constaté que les individus de cette espèce se nourrissaient de nuit à l'aide du distributeur à la demande mis à leur disposition.

Nous proposons donc, de tester sur ce même matériel biologique (*Hoplosternum littorale*) l'influence de l'éclairage d'appoint sur la prise alimentaire avec l'utilisation de sources lumineuses à spectre étroit et de faible intensité.

II MATERIEL ET METHODES:

L'expérimentation a eu lieu en Guyane Française (5°N, 52°30W). Pour chaque série d'observations, les poissons utilisés étaient des fratries élevées en étangs, et transférés en laboratoire où ils étaient maintenus quelques jours en observation à jeun avant de débiter les tests. Ces derniers se sont déroulés dans les mêmes conditions que pour la description des cycles journaliers d'alimentation (Boujard et al., 1990), c'est à dire dans des aquariums de 200 litres où l'eau était continuellement recyclée. La température de l'eau se situait entre 28 et 30 °C, la teneur en oxygène était de 7,5 mg l⁻¹. L'éclairage reproduisait la photopériode naturelle (13:30 L/10:30 N), l'"aube" étant à 05:45 h et le "crépuscule" à 19:15 h, et des tubes néons simulaient la phase diurne en diffusant une lumière blanche d'une intensité de 150 lux.

Pour voir si une lumière rouge de faible intensité influe sur l'auto-distribution des aliments, nous reconduisons l'expérience menée par Boujard et al., (1990), à une modification près: après 15 à 21 jours de cycle d'éclairage identique, c'est à dire lumière blanche allumée durant la phase diurne, et lumière d'appoint allumée en permanence, la lumière blanche est définitivement éteinte, et la lumière d'appoint, qui devient alors la seule source lumineuse, est allumée 13:30 h par jour uniquement, et à des heures décalées (avancées) par rapport à la photopériode naturelle, de -9 h ($\Phi = -135^\circ$) (Figure 1). Pour la suite de

cet exposé, le jour de la modification de l'éclairage sera appelé J_0 .

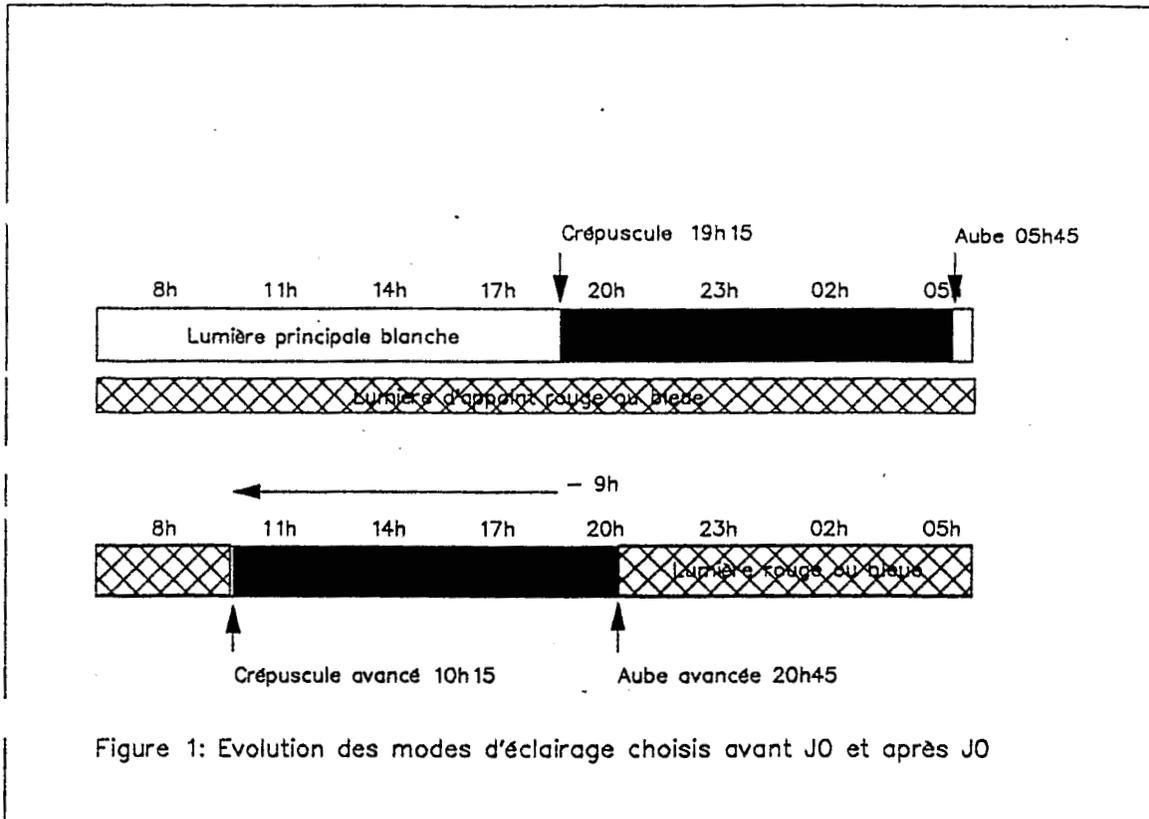


Tableau I: présentation des séries d'expérimentation.

	série 1		série 2		série 3	
	lot 1	lot 2	lot 1	lot 2	lot 1	lot 2
eclairage d'appoint	rouge		bleu		rouge	
nombre de poissons	4	8	5	5	5	5
poids moyen	101	99	50	49	48	51
date debut	27/07/89		25/09/89		20/11/89	
date J_0	16/08/89		17/10/89		07/12/89	
date fin	24/08/89		28/10/89		18/12/89	

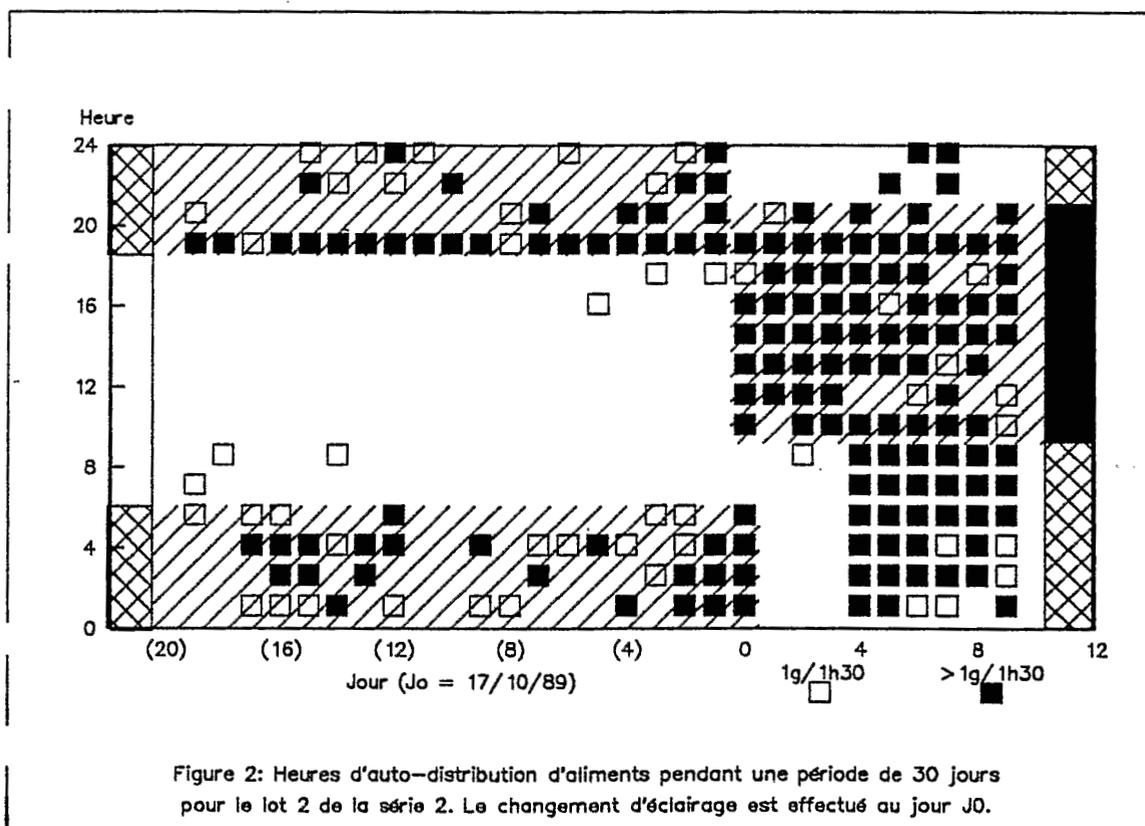
Ce protocole a été répété 3 fois, et chaque fois sur deux lots de poissons appartenant à une même fratrie (Tableau I). Pour deux séries, la source lumineuse d'appoint était une lampe rouge de 2 lux ne diffusant aucune lumière en dessous de 600 nm (Mazda sphère rouge B22), et pour la troisième série, il s'agissait d'une lampe bleue de 2,5 lux ne diffusant aucune lumière au dessus de

500 nm (Mazda sphère bleue B22). Chaque aquarium était équipé d'un distributeur à la demande calibré pour donner 1 g d'aliment à chaque impulsion donnée par les poissons sur une tige. Ces appareils sont couplés à un ordinateur, qui mémorise à chaque fois l'heure, le jour, et le numéro de l'aquarium d'où provient la demande.

III RESULTATS:

A titre d'exemple, les résultats obtenus pour le lot 2 de la série 3 sont présentés Figure 2. Pour ce lot, de J_{-20} à J_{-1} , aucune demande d'aliments n'est observée durant la phase d'éclairage, toutes ayant lieu en phase nocturne. A J_0 , la prise d'aliments reprend dès 10:15 h, moment où l'obscurité totale, sans éclairage d'appoint, est imposée, et stoppe lorsque l'éclairage d'appoint, seul, est de nouveau allumé, à 20:45 h.

Indépendamment de la couleur de l'éclairage d'appoint utilisé, le cycle nyctéméral de l'auto-distribution d'aliments suit la même évolution, pour les six essais. La repartition de la demande d'aliments au cours du nyctémère est présentée de J_{-5} à J_{+8} pour les différents lots Figure 3.



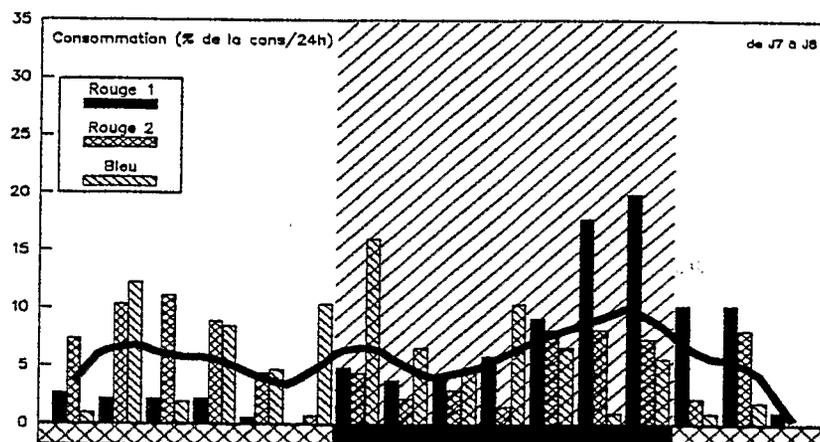
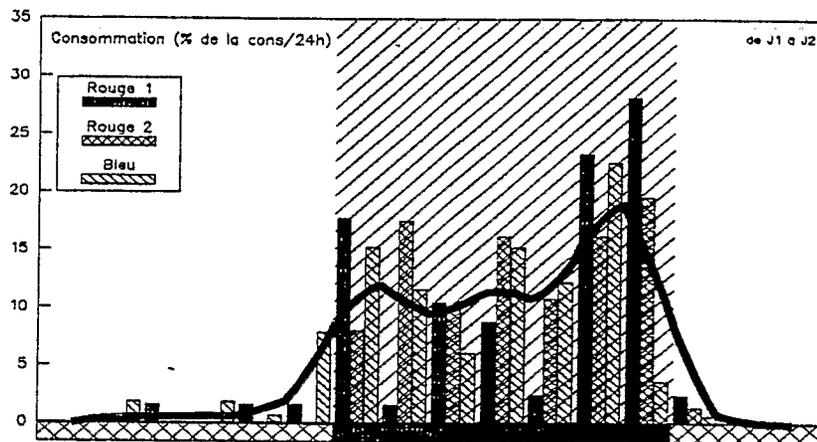
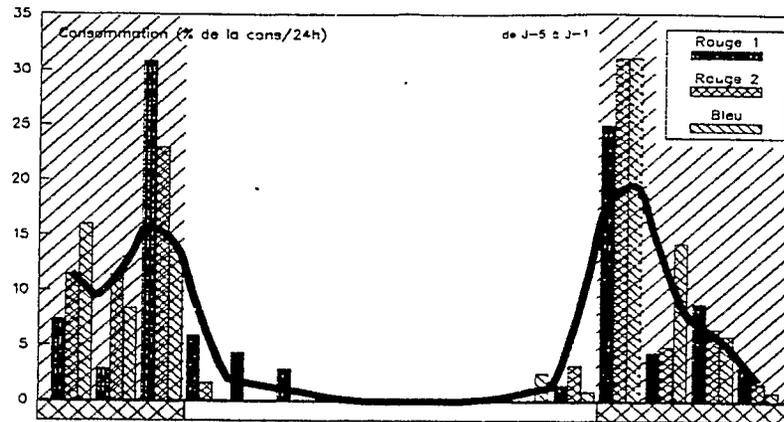


Figure 3: Répartition au cours du nyctémère de la prise alimentaire, chaque lot regroupé par séries, et par tranches de 1h30.

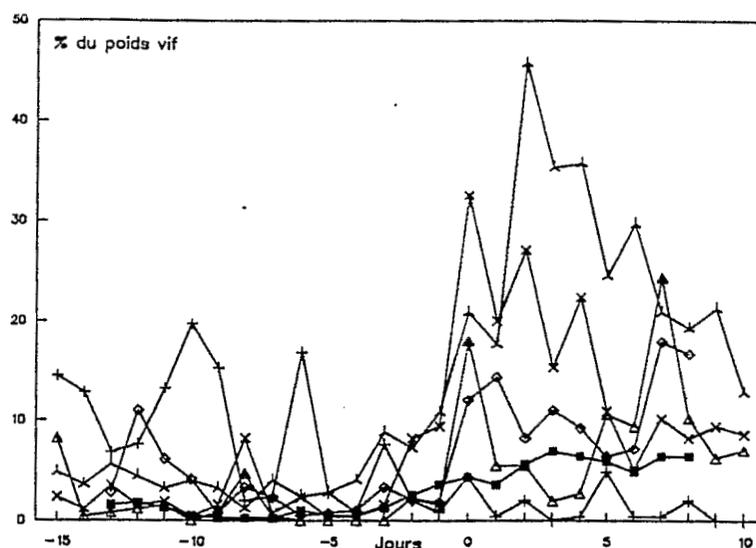


Figure 4: Consommation journalière de J-15 à J+10 pour les 6 lots.

De J_{-5} à J_{-1} , cette distribution est bimodale. Un premier pic représente 29% de la demande journalière au cours des 1:30 h suivant le crépuscule, et un second pic, plus étalé, représente 42% de la demande journalière et se situe dans les 4:30 h précédant l'aube, soit de 6:00 h à 10:30 h après le crépuscule.

Après J_0 , les 6 lots se comportent de façon identique, la demande d'aliments ayant surtout lieu en fin de phase nocturne. A partir de J_4 , des demandes d'aliments apparaissent en période d'éclairage d'appoint, l'effet dépressif de l'"aube" provoqué par cet éclairage étant le plus long à disparaître. On observe donc un entraînement de l'auto-distribution d'aliments. Cependant, l'effet synchronisateur de l'alternance lumière d'appoint-obscurité ne se pérennise pas, puisque à J_7/J_8 , la prise d'aliments semble se répartir de façon presque homogène au cours du cycle de 24 h.

Le changement des conditions d'éclairage provoque une très nette augmentation de la demande d'aliments (Figure 4), quelque soit la couleur d'appoint utilisée, la consommation moyenne passant de 4,3% du poids vif par jour (de J_{-15} à J_{-1}) à 17,8% (de J_{+1} à J_{+5}), ce changement ne semblant cependant que temporaire.

IV DISCUSSION-CONCLUSION:

Les résultats montrent que la lumière d'appoint est perçue par les poissons de l'espèce étudiée, qu'elle soit bleue ou rouge. La synchronisation de la prise d'aliments par l'éclairage d'appoint montre aussi que ce dernier s'alimente en fait durant la phase la plus sombre du cycle, qu'il s'agisse de l'alternance lumière blanche/lumière d'appoint ou lumière d'appoint/obscurité.

L'augmentation brusque de l'auto-distribution d'aliments à partir de J_0 n'avait pas été observée au cours des expérimentations menées avec la lumière d'appoint allumée en permanence (Boujard et al., 1990), la demande d'aliments correspondant alors à 5% du poids vif par jour (la moyenne sur 8 jours variant pour 6 bacs entre 3,9 et 6,7%, données non publiées).

Cette augmentation semble donc plus imputable au changement du mode d'éclairement qu'au décalage de l'aube et du crépuscule. La prise d'aliments étant supérieure après J_0 , en phase d'absence totale d'éclairage, cela peut être interprété comme étant le résultat d'un effet dépresseur de la lumière rouge sur la prise d'aliments.

Pourtant, lors de nouveaux essais en cycle nycthémeral normal, sans décalage de l'aube et du crépuscule, et sans lumière d'appoint, la quantité journalière d'aliments demandés est restée du même ordre de grandeur: 5,17% du poids vif (3,9 à 6,3 selon les lots, essais effectués sur 4 lots, données non publiées). Ce résultat permet de penser que l'augmentation brusque de l'auto-distribution d'aliments qui a été observé est due au stress provoqué par le changement de la condition d'éclairement.

Ces résultats permettent de conclure que lors d'une expérimentation sans cycle nycthémeral d'éclairement, par exemple lorsque l'on veut tester le caractère endogène d'un rythme dont l'acrophase est nocturne, il est délicat d'utiliser un éclairage d'appoint, puisque l'on ne sait pas alors si le poisson perçoit cet environnement lumineux singulier comme une longue scotophase ou une longue photophase. Par contre, l'utilisation d'un éclairage d'appoint allumé en permanence est possible lorsque l'on décrit un cycle nycthémeral, la phase du plus faible éclairement au cours du cycle étant alors perçue par le poisson comme étant la scotophase.

BIBLIOGRAPHIE:

- Allen, D.M. (1971). Photic control of the proportions of two visual pigments in a fish. *Vision Res.* 11, 1077-1112.
- Allen, D.M. & Fernald, R.D. (1985). Spectral sensitivity of the African cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *J. Comp. Physiol. (A)*. 157, 247-253.
- Allen, D.M. & Munz, F.W. (1983). Visual pigment mixtures and scotopic spectral sensitivity in rainbow trout. *Env. Biol. Fish.* 8, 185-190.
- Bassi, C.J. & Powers, M.K. (1987). Circadian rhythm in Goldfish visual sensitivity. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 28, 1811-1815.
- Beauchamp, R.D. & Rowe, J.S. (1977). Goldfish spectral sensitivity: A conditioned heart rate measure in restrained or curarized fish. *Vision Res.* 17, 617-624.
- Bell, D.M. (1982). Physiological and psychophysical spectral sensitivities of the cichlid fish, *Hemichromis bimaculatus*. *J. Exp. Zool.* 223, 29-32.
- Boujard, T., Keith, P. & Luquet, P. (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.
- Bridges, C.D.B. (1967). Spectroscopic properties of porphyropsins. *Vision Res.* 7, 349-369.
- Cameron, N.E. (1982). The photopic spectral sensitivity of a dichromatic teleost fish (*Perca fluviatilis*). *Vision Res.* 22, 1341-1348.
- Cristy, M. (1976). Effects of temperature and light intensity on the visual pigments of rainbow trout. *Vision Res.* 16, 1225-1228.
- Cronley-Dillon, J.R. & Muntz, W.R.A. (1965). The spectral sensitivity of the goldfish and the clawed toad tadpole under photopic conditions. *J. Exp. Biol.* 42, 481-493.
- Douglas, R.H. (1983). Spectral sensitivity of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Rev. Can. Biol. Experiment.* 42, 117-122.
- Douglas, R.H. (1986). Photopic spectral sensitivity of a teleost fish, the roach (*Rutilus rutilus*), with

- special reference to its ultraviolet sensitivity. *J. Comp. Physiol. (A)*. 159, 415-421.
- Loew, E.R. & Lythgoe, J.N. (1978). The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vision Res.* 18, 715-722.
- Muntz, W.R.A. (1982). Visual adaptations to different light environments in Amazonian fishes. *Rev. Can. Biol. Experiment.* 41, 35-46.
- Muntz, W.R.A. & Northmore, D.P.M. (1970). Vision and visual pigments in a fish, *Scardinius erythrophthalmus* (the rudd). *Vision Res.* 10, 281-298.
- Yager, D. (1967). Behavioural measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vision Res.* 7, 707-727.

MISE EN EVIDENCE DU CARACTERE EXOGENE DU RYTHME
CIRCADIEN DE LA PRISE D'ALIMENTS CHEZ
HOPLOSTERNUM LITTORALE (TELEOSTEI)

INTRODUCTION

Un rythme circadien est une succession de cycles d'une période de $24h \pm 4h$. Il est caractérisé par son amplitude, sa valeur moyenne (ou Mesor) et son acrophase (Halberg et al., 1977; Gwinner, 1986; Koukkari et al., 1987). Il est généralement entraîné par un synchronisateur, qui est la plupart du temps lié à l'éclairement (l'alternance du jour et de la nuit, ou l'aube, ou encore le crépuscule) ou à la température. Il peut être endogène, c'est à dire qu'il persiste avec sa propre période en conditions environnementales constantes, ou exogène, s'il n'est que la traduction passive des fluctuations cycliques du milieu. L'existence de tels rythmes a été montrée à maintes reprises pour une vaste gamme d'organismes eucaryotes et les principales applications sont du domaine de la chronopharmacologie. Certains auteurs proposent de tenir aussi compte de tels rythmes en aquaculture pour améliorer l'efficacité des élevages (Parker, 1984).

Dans leur milieu naturel, les poissons effectuent la recherche d'aliment selon un cycle nycthémeral marqué. Il a aussi été montré que, en conditions d'élevage, l'heure des repas peut influencer sur le destin métabolique des aliments. En effet, chez *Carassius auratus* (Noeske et al., 1981; Noeske and Spieler, 1984), *Heteropneustes fossilis* (Sundararaj et al., 1982) et *Ictalurus punctatus* (Greenland and Gill, 1979; Noeske-Allin et al., 1985), l'heure des repas affecte les performances de croissance.

Se fondant sur ces constatations et pour optimiser les performances d'élevage de *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828), un silure d'intérêt économique en Guyane Française (Boujard et al., 1988), nous avons entrepris de décrire le rythme circadien de la prise d'aliments chez cette espèce à l'aide de distributeurs d'aliment à la demande contrôlés toutes les trois heures (Boujard et al., 1990). Nous avons ainsi montré que la prise alimentaire, synchronisée par l'alternance jour-nuit, présente une acrophase nocturne. A l'aide du même dispositif, modifié de façon à assurer automatiquement le suivi de l'auto-distribution d'aliment, nous proposons maintenant de mettre à l'épreuve le caractère endogène de ce rythme.

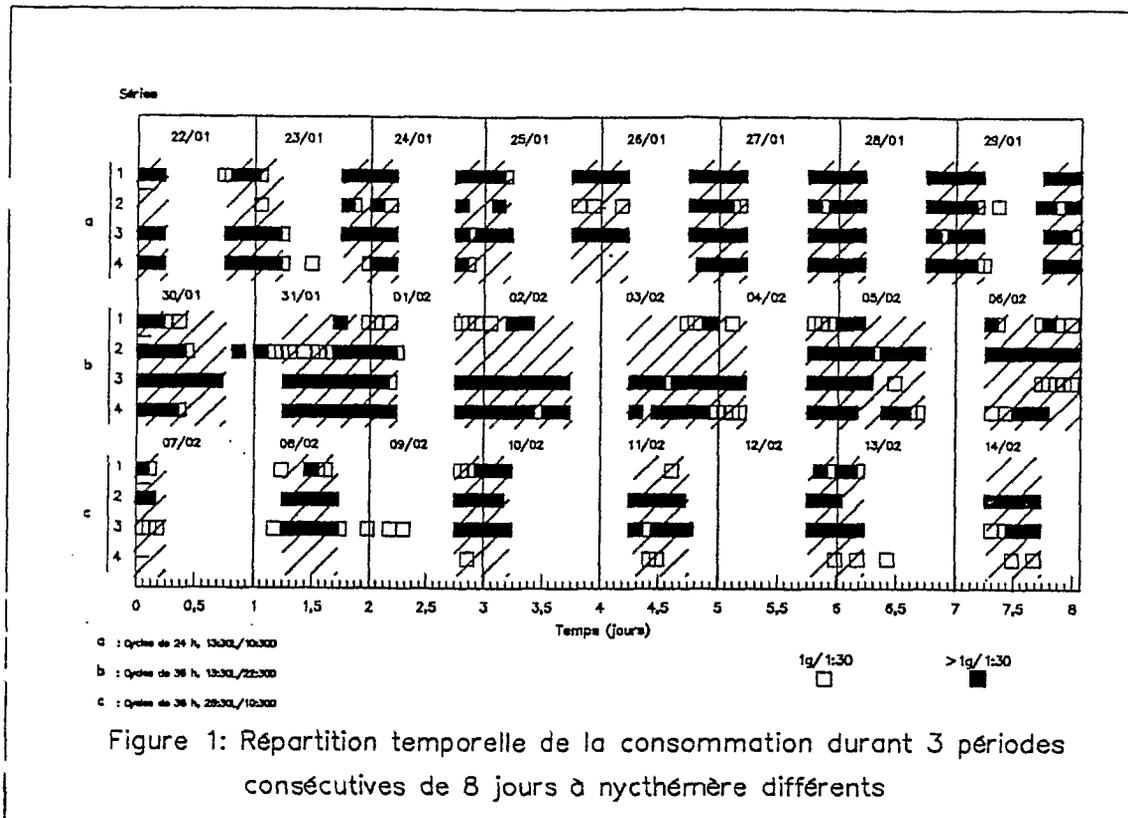
MATERIEL ET METHODES

Quatre lots de 10 individus nés en laboratoire et élevés en étangs, pesant 49g en moyenne, sont répartis dans des aquariums de 200 litres le 18 Janvier 1990. Les aquariums sont alimentés en continu par un circuit fermé (température = 27-30°C, Oxygène à saturation), et placés dans une pièce étanche à la lumière, un éclairage néon de 150 lux étant contrôlé par un programmateur. Dès leur introduction dans les aquariums, ils subissent un cycle d'éclairement reproduisant la photopériode naturelle (13:30L/10:30N) durant 12 jours. Puis, le cycle d'éclairement est modifié en un cycle infradien de 36h, à scotophase allongée durant 8 jours à partir du 30/01/90 (13:30L/22:30N), et enfin à photophase allongée durant 8 autres jours à partir du 07/02/90 (25:30L/10:30N).

Dans chaque aquarium plonge une tige métallique qui ferme un circuit 12 V à chaque impulsion donnée par l'un des poissons. Par l'intermédiaire d'un relai, un distributeur alimenté en 220V libère alors 1g d'aliments grâce à un électro-aimant. Cette installation est couplée à un ordinateur placé à l'extérieur de la salle d'aquariums, qui stocke l'heure, la date et le numéro d'aquarium concerné à chaque auto-distribution. Ce dispositif permet de n'intervenir dans la salle expérimentale que tous les 3 à 4 jours ce qui limite les occasions de déranger les sujets en expérimentation. De ce fait, aucun contrôle n'est effectué pour savoir quelle est la proportion d'aliments consommés par rapport à la quantité auto-distribuée. Cependant, les aquariums sont conçus pour évacuer l'eau du fond, elle entraîne ainsi les granulés non consommés. On sait donc que l'ingestion d'aliments ne peut avoir lieu que durant les minutes qui suivent la distribution.

RESULTATS

La répartition temporelle de l'auto-distribution durant les trois périodes consécutives à nycthémère différents est présentée Figure 1. Elle montre que l'entraînement de l'auto-distribution est immédiate lors des deux changements du protocole d'éclairage. Indépendamment du cycle d'éclairement, l'auto-distribution a toujours lieu durant toute la durée de la scotophase, et n'est qu'erratique lors des photophases.



La figure 2 présente la répartition de la consommation au cours des scotophases pour chacune des trois situations étudiées. En cycle d'éclairement reproduisant la photopériode naturelle, la demande d'aliment a suivi la même répartition temporelle que celle observée par Boujard et al., (1990), c'est à dire un pic "crépusculaire" (toutefois plus marqué dans notre cas), et une seconde phase d'auto-distribution de la nourriture en seconde partie de la période nocturne. Lorsque les poissons sont soumis à un cycle d'éclairement infradien à scotophase prolongée, l'auto-distribution reste homogène tout au long de la période nocturne. Au cours des cycles d'éclairement infradiens à photophases prolongées, le pic "crépusculaire" est de nouveau marqué.

La quantité d'aliment auto-distribué par heure varie au cours des scotophases de chacune des situations. Elle est particulièrement élevée lorsque la photophase est prolongée, et faible lorsque la scotophase est prolongée. Ces différences ne sont cependant pas significatives car la variabilité inter-lots est très forte. Elle peut toutefois être interprétée comme étant l'expression d'une compensation ayant pour résultat de maintenir constante la consommation par 24h, cette dernière restant comprise entre 3,4 et 4 % du poids vif (Tableau I). Le pic crépusculaire d'auto-distribution, observé après les photophases longues,

peut de la même façon être la conséquence du long jeun observé lors des périodes d'éclairement.

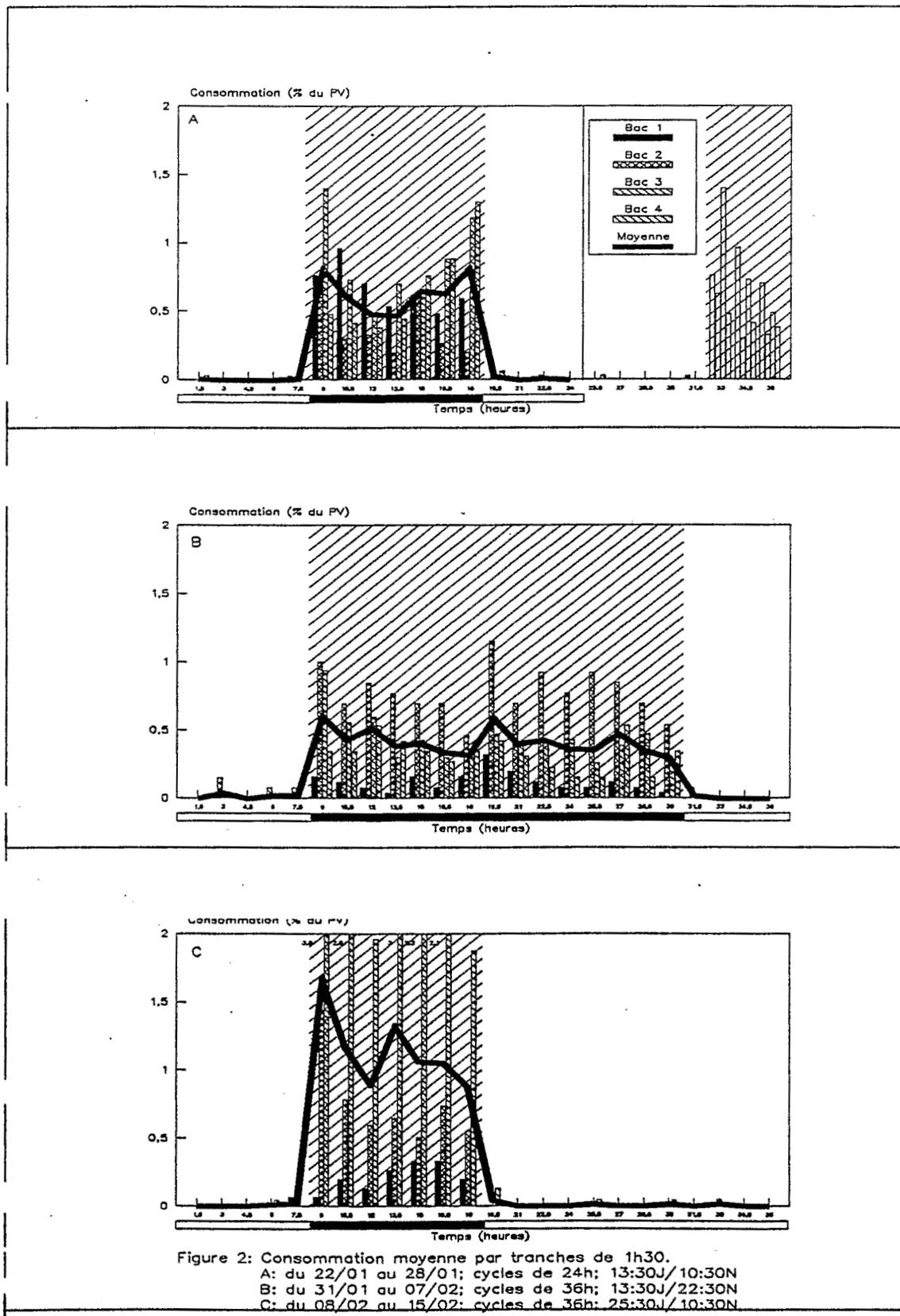


Tableau I: Quantité moyenne auto-distribuée exprimée en % du poids vif

	Cycles de 24 heures	Cycles de 36 heures	Cycles de 36 heures
	13:30J/10:30N	13:30J/22:30N	25:30J/10:30N
Consommation/Cycles	3,9 %	5,0 %	6,0 %
Cons./Heures de nuit	0,37 %	0,24 %	0,57 %
Consommation/24 h	3,9 %	3,4 %	4,0 %

DISCUSSION-CONCLUSION

La mise à l'épreuve du caractère endogène d'un cycle se fait généralement sur des individus isolés les uns des autres ainsi que des fluctuations de l'environnement (Koukkari et al., 1987). Dans une telle situation de "libre-cours", les rythmes endogènes sont révélés par leur périodicité propre, chaque individu pouvant présenter au sein d'une même espèce de légères différences de périodicité. Dans le cas de *H. littorale*, qui vit en groupes et dont les interactions sociales semblent importantes, les sujets isolés de leurs congénères, auraient pu présenter un comportement non caractéristique. Le propos de l'expérimentation était cependant plus limitatif puisqu'elle n'avait pour but que de déterminer si le rythme étudié était sous le contrôle de facteurs externes ou internes. Les sujets étant maintenus en groupe, un protocole de type "libre-cours" n'aurait pu fournir aucune information. En effet, en cas de rythme endogène, chaque individu aurait exprimé sa périodicité propre. Chacun des rythmes individuels exprimés aurait alors contribué à une réponse d'ensemble non cyclée. Le protocole adopté a été conçu pour éviter ce problème. Il est en effet fondé sur des modifications du cycle d'éclairement, que l'on sait être le synchronisateur (Boujard et al., 1990), et non sa suppression. Chaque nouveau cycle permet donc aux sujets de se re-synchroniser avec l'environnement,

ainsi qu'entre eux. En cas de rythme endogène, on aurait observé une diminution de l'auto-distribution en fin de scotophase lorsque celle-ci était prolongée, ou bien un début d'auto-distribution en fin de photophase lorsque c'était elle qui était prolongée. Aucune de ces 2 réponses n'a été obtenue, ce qui permet de conclure au caractère exogène du rythme circadien de la demande d'aliments chez cette espèce, puisqu'elle n'est observée qu'en réponse à une stimulation externe, qui elle, est périodique.

Ce résultat ne permet nullement de statuer sur le caractère endogène ou exogène du cycle d'utilisation des nutriments. Plusieurs auteurs ont en effet montré que chez certaines espèces, l'heure du repas influe sur les performances de croissance (Noeske et al., 1981; Sundararaj et al., 1982; Noeske and Spieler, 1984), ainsi que la composition corporelle (Greenland and Gill, 1979; Ottaway, 1978; Noeske-Hallin et al., 1985). Il semble donc qu'il existe des variations circadiennes du métabolisme (Spieler, 1977). On sait cependant que le repas peut lui même jouer le rôle de synchronisateur, et ce pour un nombre important d'hormones circulantes: Leatherland et al. (1974) montrent que l'heure des repas influe sur les rythmes circadiens de prolactine plasmatique et de GH, chez *Oncorhynchus nerka*. Spieler et al. (1977) montrent qu'il existe un pic postprandial de la prolactine chez *Fundulus grandis*. Eales et al. (1981) notent chez *Oncorhynchus mykiss* que le taux plasmatique d'hormones thyroïdiennes sont importantes uniquement chez les poissons nourris. Cook and Eales (1987) montrent que le pulse de T4 survient toujours après le repas, quelque soit l'heure de ce dernier. Chez *Carassius auratus*, le même phénomène a été mis en évidence pour la Triiodothyronine, la Cortisone et la Thyroxine (Spieler and Noeske, 1981, 1984). Perez et al., (1988) montrent chez *Dicentrarchus labrax* que le taux d'insuline plasmatique présente un cycle nycthéral synchronisé par les repas.

Le caractère exogène du rythme de la prise d'aliments associé à l'éventuel rôle de synchronisateur pour les cycles hormonaux que peut jouer ce rythme semble contradictoire avec l'impact de l'heure des repas sur l'utilisation des nutriments. Chez les poissons l'organisation circadienne des fonctions métaboliques et leur contrôle sont cependant encore mal connus (Halberg, 1989). Une des explications possibles est que comme chez les mammifères, l'organisation temporelle des individus est peut-être rythmée simultanément par plusieurs synchronisateurs contrôlant chacun des paramètres différents. Les rythmes nycthéraux sont en effet souvent regroupés en trois catégories chez ces derniers, ceux entraînés par l'alternance Jour-Nuit, ceux entraînés par les repas, et ceux, peu nombreux, entraînés par les deux (Krieger and Hauser, 1978; Boulos and Terman, 1980; Stephan, 1986).

Eriksson et Van Veen (1980) ont en effet montré chez *Ictalurus nebulosus*, un poisson chat aux moeurs nocturnes, chez qui ils ont étudié la prise d'aliments et l'activité, que bien qu'en conditions d'obscurité constante aucun rythme circadien ne s'exprime, le niveau de réponse à des pulses d'obscurité d'une durée d'1/4 d'heure et répétés toutes les heures suit un rythme circadien. Ils concluent ainsi à l'existence d'un système circadien flexible et multi-oscillatoire.

BIBLIOGRAPHIE

- Boujard, T., LeBail, P.Y. & Planquette, P. (1988). Données biologiques sur quelques espèces continentales de Guyane Française d'intérêt piscicole. *Aquat. Liv. Resour.* 1, 107-113.
- Boujard, T., Keith, P. & Luquet, P. (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.
- Boulos, Z. & Terman, M. (1980). Food availability and daily biological rhythms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 4, 119-131.
- Cook, R.F. & Eales, J.G. (1987). Effects of feeding and photocycle on diel changes in plasma thyroid hormone levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Exp. Zool.* 242, 161-169.
- Eales, J.G., Hughes, M. & Uin, L. (1981). Effect of food intake on diel variation in plasma thyroid hormone levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 45, 167-174.
- Eriksson, L.-O. & Van Veen, T. (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.
- Greenland, D.C. & Gill, R.L. (1979). Multiple daily feedings with automatic feeders improve growth and feed conversion rates of channel catfish. *Progve Fish Cult.* 41, 151-153.
- Gwinner, E. (1986). Circannual rhythms. Berlin:Springer-Verlag. 154 pp.
- Halberg, F. (1989). Some aspects of the chronobiology of nutrition: More work is needed on "When to eat". *J. Nutr.* 119, 333-343.
- Halberg, F., Carandente, F., Cornelissen, G. & Katinas, G.S. (1977). Glossary of chronobiology. *Chronobiologia* 4 (Suppl. 1), 1-112.
- Koukkari, W.L., Tate, J.L. & Warde, S.B. (1987). Chronobiology projects and laboratory exercises. *Chronobiologia* 14, 405-442.
- Krieger, D.T. & Hauser, H. (1978). Comparison of synchronization of circadian corticosteroid rhythms

by photoperiod and food. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 75, 1577-1581.

- Leatherland, J.F., McKeown, B.A. & John, T.M. (1974). Circadian rhythm of plasma prolactin, growth hormone, glucose and free fatty acid in juvenile kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Comp. Biochem. Physiol.* 47a, 821-828.
- Noeske, T.A. & Spieler, R.E. (1984). Circadian feeding time affects growth of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113, 540-544.
- Noeske, T.A., Erickson, D. & Spieler, R.E. (1981). The time of day goldfish receive a single daily meal affects growth. *J. World Maricult. Soc.* 12, 73-77.
- Noeske-Hallin, T.A., Spieler, R.E., Parker, N.C. & Suttle, M.A. (1985). Feeding time differentially affects fattening and growth of channel catfish. *J. Nutr.* 115, 1228-1232.
- Ottaway, E.M. (1978). Rhythmic growth activity in fish scales. *J. Fish Biol.* 12, 615-623.
- Parker, N.C. (1984). Chronobiologic approach to aquaculture. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113, 545-552.
- Perez, J., Zanuy, S. & Carrillo, M. (1988). Effects of diet and feeding time on daily variations in plasma insulin, hepatic c-AMP and other metabolites in a teleost fish, *Dicentrarchus labrax* L. *Fish Physiol. Biochem.* 5, 191-197.
- Spieler, R.E. (1977). Diet and seasonal changes in response to stimuli: a plague and a promise for mariculture. *Proc. World Maricult. Soc.* 8, 865-883.
- Spieler, R.E. & Noeske, T.A. (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.
- Spieler, R.E. & Noeske, T.A. (1984). Effects of photoperiod and feeding schedule on diel variations of locomotor activity, cortisol, and thyroxine in goldfish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113, 528-539.
- Spieler, R.E., Meier, A.H. & Noeske, T.A. (1977). Timing a single daily meal affects serum prolactin rhythm in gulf killifish, *Fundulus grandis*. *Life Sci.* 22, 225-258.
- Stephan, F.K. (1986). Interaction between light- and feeding-entrainable circadian rhythms in the rat. *Physiol. Behav.* 38, 127-133.
- 

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