



## THESIS / THÈSE

### MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

**Variations interindividuelles de l'ingéré durant les premiers stades de croissance de la perche *Perca fluviatilis*  
influence de la ration alimentaire, du moment du nourrissage et de l'hétérogénéité de la population**

Boon, Denis

*Award date:*  
1998

[Link to publication](#)

#### **General rights**

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

#### **Take down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

FACULTES UNIVERSITAIRES  
NOTRE-DAME DE LA PAIX



NAMUR

**Faculté des Sciences**

**VARIATIONS INTERINDIVIDUELLES DE L'INGERE DURANT LES PREMIERS  
STADES DE CROISSANCE DE LA PERCHE *Perca fluviatilis*.**

**Influence de la ration alimentaire, du moment du nourrissage et de  
l'hétérogénéité de la population**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade  
de Licencié en Sciences  
biologiques**

Denis BOON  
Septembre 1998

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix  
FACULTE DES SCIENCES  
Secrétariat du Département de Biologie  
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR  
Téléphone: + 32 (0) 81.72.41.11- Téléfax: + 32(0) 81.72.44.20  
<http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

## VARIATIONS INTERINDIVIDUELLES DE L'INGERE DURANT LES PREMIERS STADES DE CROISSANCE DE LA PERCHE *Perca fluviatilis*.

Influence de la ration alimentaire, du moment du nourrissage et de  
l'hétérogénéité de la population

**BOON Denis**

Dans le cadre de l'étude de l'hétérogénéité de croissance chez la perche commune *Perca fluviatilis*, différentes expériences ont été réalisées de manière à déterminer l'influence de la ration et du mode de distribution alimentaire, ainsi que de la structure de la population sur la prise alimentaire individuelle. Les expériences ont été réalisées en circuit fermé à une température de 18-22°C et sous une photopériode longue (LO 16:8) avec des larves et des post-larves de différents poids initiaux (8 à 60 mg). La consommation alimentaire individuelle a été déterminée par mesure de la radioactivité chez des poissons nourris avec de l'aliment (nauplii d'*Artemia*) marqué à l'aide d'acide palmitique radioactif (marquage au <sup>14</sup>C). Des variations significatives d'ingéré ont été mises en évidence au cours d'un cycle journalier, les consommations maximales moyennes étant généralement observées vers 16h00 alors que la prise alimentaire minimale était mesurée à l'aube. L'hétérogénéité initiale de la population ne semble pas affecter la prise alimentaire des larves et post-larves de perche, quelle que soit la ration alimentaire distribuée (en excès ou fortement restreinte). Ces premiers résultats démontrent l'absence d'une hiérarchie alimentaire liée à la taille des individus durant les stades précoces de la perche fluviatile.

Mémoire présenté pour l'obtention du grade  
de Licencié en Sciences biologiques

Septembre 1998

Promoteur : J.C. Micha

Directeur de mémoire : P. Kestemont

# Table des matières

1. CADRE DE L'ETUDE.....	1
2. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....	2
2.1. L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DE CROISSANCE.....	2
2.2. ONTOGENÈSE DES LARVES DE POISSON.....	3
2.3. PHYSIOLOGIE.....	5
2.3.1. PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME DIGESTIF .....	5
2.3.2. ENZYMES DIGESTIVES DES LARVES.....	7
2.3.3. ASSIMILATION .....	10
2.3.3.1. Digestion, absorption et transport des lipides .....	10
2.3.3.2. Digestion et absorption des protéines.....	12
2.3.4. LES HORMONES.....	12
2.3.4.1. L'Hormone somatotrope (GH).....	13
2.3.4.2. Les hormones thyroïdiennes.....	13
2.3.4.3. Autres hormones.....	15
2.4. L'INGÉRÉ.....	15
2.4.1. FACTEURS INFLUENÇANT L'INGÉRÉ : .....	15
2.4.1.1. La densité de stockage. ....	16
2.4.1.2. La ration.....	17
2.4.1.3. Rythmes alimentaires. ....	18
2.4.1.4. L'évacuation du tube digestif (gastrique et intestinale).....	21
2.4.1.5. Le stress.....	23
2.5. MÉTHODES DE MESURE DE L'INGÉRÉ CHEZ LES POISSONS.....	24
3. OBJECTIFS.....	27
4. MATERIEL ET METHODES.....	28
4.1. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET ORIGINE DES LARVES.....	28
4.2. DESCRIPTION DES EXPÉRIENCES.....	28
4.3. DÉROULEMENT PRATIQUE DES EXPÉRIENCES .....	30
4.4. MESURE DE L'INGÉRÉ INDIVIDUEL .....	31
4.5. ANALYSE DES DONNÉES .....	33
5. RESULTATS.....	34
5.1.1. COURBE ÉTALON .....	34
5.1.2. CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION DE LARVES ÉTUDIÉE .....	35
5.1.3. TESTS SUR LES DUPLICATS.....	35
5.1.3.1. Ration 20%.....	35

5.1.3.2 la ration 2% .....	36
5.1.4. MESURE DE L'INGÉRÉ.....	36
5.1.4.1 Ingéré à 20%.....	36
5.1.4.2 Ingéré à 2%.....	37
5.1.4.3 Comparaison 20% et 2%.....	37
<b><u>5.2. EXPERIENCE 2 : MESURE DE L'INGÉRÉ CHEZ DES LARVES DE 15 JOURS ET DE TAILLE HÉTÉROGÈNE EN NOURRISSAGE « CONTINU » SUIVANT L'HEURE ET LA RATION ALIMENTAIRE.....</u></b>	<b>38</b>
5.2.1. COURBE ÉTALON .....	38
5.2.2. CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION DE LARVES ÉTUDIÉE .....	38
5.2.3. TEST SUR LES DUPLICATS .....	38
5.2.4. MESURE DE L'INGÉRÉ.....	39
5.2.4.1. Ingéré à 10%.....	39
5.2.4.2. Ingéré à 1%.....	39
5.2.4.3. Comparaison 10% et 1%.....	40
<b><u>5.3. EXPERIENCE 3 : MESURE DE L'INGÉRÉ CHEZ DES LARVES DE 21 JOURS ET DE TAILLE HÉTÉROGÈNE EN NOURRISSAGE « CONTINU » SUIVANT L'HEURE ET LA RATION ALIMENTAIRE.....</u></b>	<b>40</b>
5.3.1. COURBE ÉTALON .....	40
5.3.2. CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION DE LARVES ÉTUDIÉE .....	41
5.3.3. TESTS SUR LES DUPLICATS.....	41
5.3.4. MESURE DE L'INGÉRÉ .....	41
5.3.4.1 Ingéré à 10%.....	41
5.3.4.2. Ingéré à 1%.....	42
5.3.4.3 Comparaison 10% et 1%.....	42
<b><u>5.4. EXPERIENCE 4 : MESURE DE L'INGÉRÉ CHEZ DES LARVES DE 30 JOURS ET DE TAILLE HÉTÉROGÈNES EN NOURRISSAGE PONCTUEL SUIVANT L'HEURE ET LA RATION ALIMENTAIRE.....</u></b>	<b>42</b>
5.4.1. COURBE ÉTALON .....	42
5.4.2. CARACTÉRISTIQUES DE LA POPULATION DE LARVES ÉTUDIÉES.....	43
5.4.3. TESTS SUR LES DUPLICATS.....	43
5.4.4. MESURE DE L'INGÉRÉ .....	44
5.4.4.1. Ingéré à 10%.....	44
5.4.4.2 Ingéré à 1%.....	44
5.4.4.3 Comparaison 10% et 1%.....	44
<b><u>6. DISCUSSION.....</u></b>	<b>45</b>
<b><u>6.1. EXPÉRIENCE 1.....</u></b>	<b>45</b>
<b><u>6.2. EXPÉRIENCE 2 .....</u></b>	<b>46</b>
<b><u>6.3. EXPÉRIENCE 3 .....</u></b>	<b>46</b>
<b><u>6.4. EXPÉRIENCE 4 .....</u></b>	<b>47</b>
<b><u>7. DISCUSSION GENERALE.....</u></b>	<b>48</b>
<b><u>7.1. VALIDITÉ DE LA MÉTHODE.....</u></b>	<b>48</b>
<b><u>7.2. EVOLUTION DE L'INGÉRÉ AU COURS DE LA JOURNÉE.....</u></b>	<b>48</b>
<b><u>7.3. L'INGÉRÉ ET HIÉRARCHIE ALIMENTAIRE.....</u></b>	<b>49</b>

<b>7.4. CONTRIBUTION DE L'ASSIMILÉ À LA MESURE DE RADIOACTIVITÉ.....</b>	<b>50</b>
<b>7.5. COMPARAISON DES DIFFÉRENTES CLASSES DE TAILLE.....</b>	<b>50</b>
<i>8. CONCLUSION.....</i>	<i>51</i>
<i>9. PERSPECTIVES.....</i>	<i>52</i>

Au moment de mettre la touche finale à ce travail, je tiens à exprimer ma sincère reconnaissance à tous ceux et toutes celles qui ont participé de près ou de loin à sa concrétisation.

Je remercie tout d'abord mon promoteur, le Professeur J.-C. Micha, pour m'avoir accueilli au sein du Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces.

Je remercie mon co-promoteur, le Dr P. Kestemont, pour m'avoir suivi et conseillé tout au long de ce travail, et pour m'avoir communiqué son savoir et son expérience.

J'exprime ma plus profonde reconnaissance à Marc Houbart, pour l'encadrement, le suivi et les conseils quotidiens. Marc, merci pour ta patience et le temps que tu m'as toujours accordé.

Je tiens à remercier le Professeur P. Devos et le Dr G. Traush, du Laboratoire de Biochimie et Physiologie Comparées, ainsi que le Professeur R. Paquay et le Professeur J.L. Bister, du Laboratoire de Physiologie Animale, pour m'avoir permis d'utiliser leurs compteurs à scintillation.

Merci aux membres du Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces, en particulier Gino, Michaël, Delphine, Laurent, Patricia, Eliana, Thierry, pour la sympathie témoignée au cours de ces quelques mois. Merci tout spécialement à François pour les coups de main au compteur à scintillation, et à Pierre, pour son aide à Haugimont.

Je n'oublie pas Caroline, Fanny, David, Yanick C. et Yannik S., merci pour tous les moments partagés ensemble, les bons comme les galères. Merci aussi à tous ceux et toutes celles aux côtés desquels j'ai vécu mes "années de fac", merci pour leur amitié et leur présence quand il fallait. Ils se reconnaîtront...

Je remercie sincèrement ma famille, pour m'avoir soutenu durant mes études et plus particulièrement au cours de ces derniers mois intensifs. Merci d'avoir supporté mes humeurs certains week-ends.

Merci enfin à Véronique, pour son soutien et pour tout ce qui ne regarde que nous deux...

## **Cadre de l'étude**



# 1. Cadre de l'étude

Notre mémoire s'inscrit dans le cadre du doctorat de Marc Houbart qui fait partie du programme FAIR. Ce programme comprend des recherches sur la compétition inter-individuelle, incluant le cannibalisme chez les jeunes poissons d'espèces prédatrices utilisées en pisciculture. Les espèces utilisées comme modèles comparatifs d'eau douce et d'eau de mer sont la perche (*Perca fluviatilis*) et le Bar (*Dicentrarchus labrax*). Les objectifs sont :

- 1) d'améliorer les connaissances biologiques permettant de réduire l'hétérogénéité de croissance et l'impact potentiel de la compétition sous des conditions d'élevage.
- 2) de générer des modèles ayant pour but d'optimiser les conditions d'élevage pour les 1ères étapes de la vie des poissons prédateurs. Ceci peut se réaliser grâce à une bonne compréhension des interrelations entre la physiologie de l'alimentation, du comportement et de la dynamique de production (mortalité-croissance).
- 3) de tester le modèle dans des conditions d'élevage commercial.

Les travaux pour l'année 1997-1998 n'ont pas mis en évidence de hiérarchie alimentaire chez les larves et les jeunes juvéniles de perche. Cela est peut-être dû à une méthode de mesure de l'ingéré peu précise (la méthode morphométrique), à des rations distribuées en excès ne favorisant pas l'émergence de compétition, ou à des problèmes de rythmes alimentaires étant donné que les mesures ne donnaient qu'une idée partielle de ce que le poisson mange sur une journée.

# **Synthèse bibliographique**

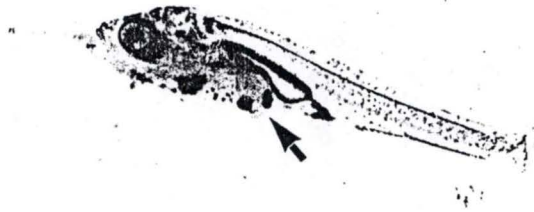


Photo 1 : Micrographie d'une larve de perche (*Perca fluviatilis* L.) d'une taille de 10,5 mm, 30 secondes après consommation d'une larve de perche d'une taille de 5,2 mm (BRABRAND, 1995).

## 2. Synthèse bibliographique

Chez les poissons, la croissance peut être fortement hétérogène. Les différences de taille rencontrées chez les individus d'un même âge peuvent aboutir à une compétition interindividuelle où les plus gros domineront les plus petits au niveau des ressources alimentaires. Chez certaines espèces, la domination peut mener jusqu'au cannibalisme (photo 1).

Il faut savoir que l'hétérogénéité de croissance est inversement corrélée à la taille et à l'âge du poisson. Elle est surtout présente chez les premiers stades de développement du poisson : les larves et les jeunes juvéniles. Cependant, chez l'adulte l'hétérogénéité est compliquée par des phénomènes de croissance différenciée liée au sexe.

Les causes possibles des différences de croissance sont multiples :

- 1) Les facteurs environnementaux tels que la température, l'oxygénation de l'eau, la luminosité, etc.
- 2) Les facteurs alimentaires tels que l'ingéré, la digestion, etc.
- 3) Les facteurs physiologiques tels que l'assimilation, les divers métabolismes, les hormones, etc.

Etant donné que les expériences se dérouleront en laboratoire où les paramètres environnementaux sont contrôlables, la synthèse bibliographique se consacrera plus particulièrement aux deux derniers points. Elle débute par l'hétérogénéité de croissance, suivi de l'ontogenèse de la larve de poisson pour mieux cerner les transformations physiques de cette période riche en changements. Elle se termine par un petit éventail des différentes méthodes de mesure de l'ingéré chez les poissons en général.

### 2.1. L'hétérogénéité de croissance

Les conditions environnementales influencent la croissance des poissons de façon importante (température, photopériode, qualité de l'eau...) et sont en grande partie responsables de taux de croissance très différents que l'on peut observer entre des populations de la même espèce vivant dans des environnements différents ou géographiquement éloignés. L'influence de facteurs génétiques est notable. On a réussi chez de nombreuses espèces utilisées en pisciculture à sélectionner des souches à croissance plus rapide (HOKANSON et LIEN, 1986).

Au sein d'une même population, on a observé également une hétérogénéité chez les individus qui la composent. Chez de nombreux téléostéens, on observe, quelques jours après l'éclosion, l'apparition au sein d'une même fratrie d'individus à croissance

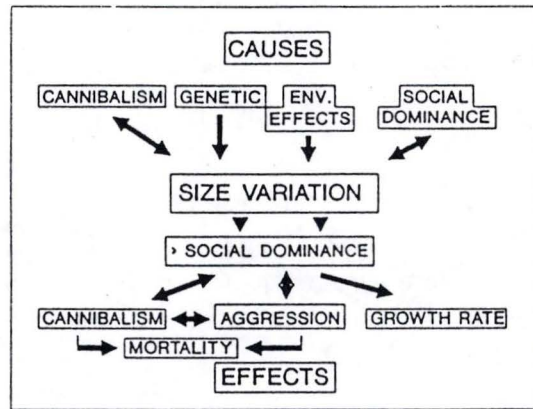


Fig 1 : Sommaire des causes et des effets des variations de tailles en condition de larviculture. (HECHT et PIENAAR, 1993).

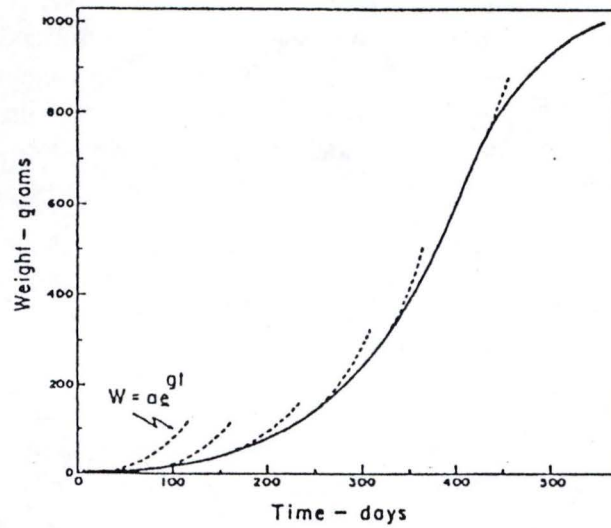


Fig 2 : Courbe de croissance type d'un poisson (BRETT, 1979).

significativement supérieure à celle de la population (HECHT et PIENAAR, 1993 ; SMITH et REAY, 1991). Ces individus ("jumpers") apparaissent non seulement en milieu naturel, mais aussi en conditions d'élevage où les facteurs susceptibles d'induire l'hétérogénéité de croissance sont minimisés (densité d'élevage, distribution homogène d'aliments, contrôle de l'intensité lumineuse, etc.) (SMITH et REAY, 1991). Leur retrait, par tri fréquent de la population, provoque l'émergence de nouveaux "jumpers" au bout de quelques semaines, voire de quelques jours, selon le stade de développement du poisson.

A côté des "jumpers", il existe également des individus à taux de croissance très faible (nanisme). Le reste de la population montre des taux de croissance divers et des tailles différentes au même âge même si ces différences ne sont pas aussi spectaculaires que dans le cas des "jumpers" et des nains. La variabilité de taille au sein de la population entraîne une compétition interindividuelle débouchant sur des comportements agressifs et le cannibalisme (HECHT et PIENAAR, 1993)(Fig 1)

## **2.2. Ontogenèse des larves de poisson**

Le degré de développement du poisson influence les possibilités et les stratégies d'élevage et d'alimentation. La plupart des espèces de poissons élevés en pisciculture passent par une période durant laquelle ils consomment une nourriture vivante. Ceci est étroitement corrélé avec le degré de développement du système digestif. Nombre de larves n'ont pas d'estomac fonctionnel ou n'ont pas tous les systèmes enzymatiques nécessaires au début du nourrissage exogène. En conséquence, il est toujours bon de se rappeler que lors d'une expérience prolongée sur des larves, d'importants changements dans les organes peuvent avoir lieu.

La vue peut jouer un rôle essentiel dans l'alimentation des larves. La rétine des poissons contient des bâtonnets et des cônes comme chez les mammifères. Les larves de la plupart des espèces de poisson possèdent une rétine formée uniquement de cônes à l'époque du premier nourrissage. L'absence de bâtonnets explique pourquoi beaucoup de larves de téléostéen se nourrissent sous des taux relativement élevés de lumière (KOTRSCHAL et al., 1990). Par exemple, une intensité lumineuse inadéquate peut réduire la prise alimentaire de la larve. Les proies, pour être identifiées doivent présenter un bon contraste avec le milieu d'élevage. Selon diverses études sur *Perca fluviatilis*, aucune cellule en bâtonnet ne serait observée avant la fin de la 3<sup>ème</sup> semaine à 26 mm de longueur (GUMA'A, 1982) ou avant le 33<sup>ème</sup> jour à 20 mm de longueur (VLAVONOU, 1996) au contraire de AHLBERT (1973) qui les repère dès le 2<sup>ème</sup> jour. La vision des perches ne devient effective que vers l'âge d'un mois (VLAVONOU, 1996). D'autres organes des sens tels que ceux de la ligne latérale, de l'ouïe ou du goût, doivent être impliqués également dans le processus de détection, capture, reconnaissance et ingestion des proies (DABROWSKI, 1984). Chez les larves de dorade, l'activité alimentaire est stimulée par des stimuli visuels et chimiques provenant des *Artemia* (KOLKOVSKI et al., 1997).

La locomotion des larves est capitale pour le nourrissage et la fuite face aux prédateurs, donc pour la survie. Elle est essentiellement assurée par le développement de

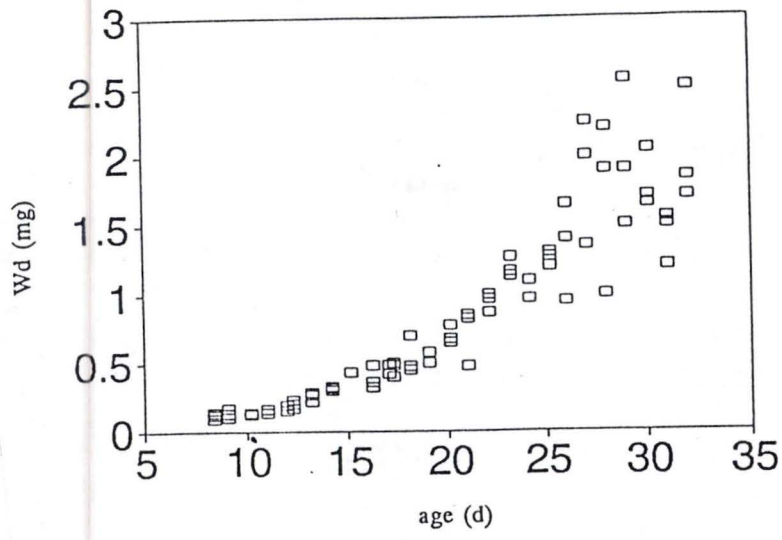


Fig 3 : croissance de larve de tanche (*Tinca tinca L.*) exprimée en poids sec sur l'âge (KAMLER *et al*, 1995)

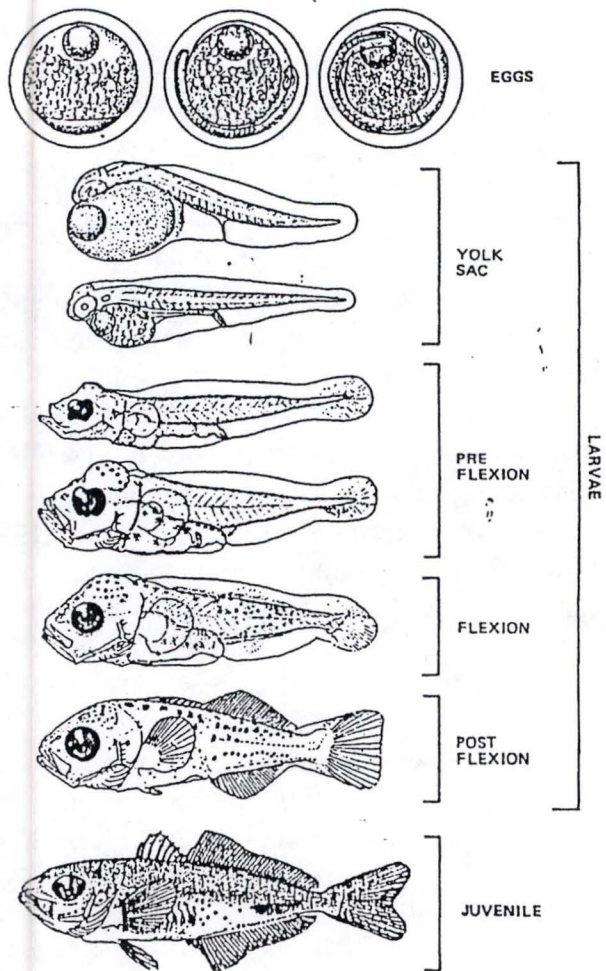


Fig 4 : Etapes de développement de l'œuf au juvénile (KENDALL *et al*, 1993).

diverses couches de muscles. Cependant, une partie de ceux-ci, et plus particulièrement la couche rouge superficielle, assure en outre des fonctions respiratoires. Elle peut se substituer aux branchies qui, à l'éclosion, sont encore rudimentaires. Aussitôt que les branchies commencent à se développer, l'aire du muscle rouge superficiel se réduit, transférant de plus en plus les fonctions respiratoires aux branchies (OSSE, 1990).

Chez la plupart des animaux et aussi chez les poissons, la relation entre la croissance et le temps suit une courbe sigmoïde typique caractérisée par une lente augmentation au départ, une forte augmentation dans la partie centrale, suivie par une augmentation déprimée (presque un plateau) atteignant d'une manière asymptotique une taille maximale. La croissance peut être considérée comme le résultat de deux processus : la synthèse du matériel corporel (anabolisme) et la combustion ou la dégradation du matériel corporel (catabolisme).

La courbe de la croissance du poisson se décrit comme suit :  $dw/dt = a_1 * w^b - a_2 * w^c$  où le premier terme décrit l'anabolisme et le second, le catabolisme (VERRETH, 1997). (Fig.2). Toutefois, chez la tanche (*Tinca tinca* L.), la croissance larvaire suit une courbe exponentielle dès le début du nourrissage exogène, le pourcentage de matière sèche ayant diminué pendant la période de nourrissage endogène (KAMLER *et al.*, 1995). (Fig 3)

Durant leur développement, les larves passent par une métamorphose au cours de laquelle les larves à sac vitellin deviennent des adultes miniatures (juvéniles) (Fig 4). Tout au long de la croissance, les larves, les juvéniles ou les jeunes adultes développent divers organes ainsi que de nombreuses fonctions.

Au premier nourrissage, les larves de poisson ont une tête bien développée avec des yeux proéminents et un cerveau relativement gros. De plus, elles sont dotées d'un sac vitellin leur assurant la nutrition lors des premiers jours. L'épaisseur de leur corps est principalement due à des muscles épaxiaux et hyaxiaux autour du notochorde. L'oesophage est un simple tube auquel est connecté un petit foie intimement associé à du tissu pancréatique. Par la suite, on constate un rapide déclin de la contribution du cerveau au poids corporel, une augmentation de la masse musculaire et une réduction du poids du squelette par rapport au poids du corps.

Contrairement aux mammifères, les larves de poissons doivent combiner leur propre développement physiologique et morphologique avec un développement complet comme un organisme indépendant de très petite taille (VERRETH, 1997).

Chez les cyprins, la croissance a été décrite comme faible jusqu'à une longueur de 10 mm. Une augmentation prononcée des taux de croissance s'opère à l'aide de nombreux changements ontogénétiques contribuant à l'accélération de cette croissance.

D'abord, la longueur relative de l'oesophage montre une forte augmentation allométrique chez les larves de 10 mm; ce qui permet à la larve d'ingérer plus de nourriture, lui donnant plus d'énergie pour la croissance.

Dans le même temps, grâce à une amélioration ontogénétique du système sensitif, la larve développe une meilleure sélectivité de nourrissage.

En conclusion, une combinaison de l'augmentation de la capacité de l'ingestion de nourriture et de l'amélioration de la sélectivité de nourrissage est à la base de l'accélération de la croissance chez les larves de cyprins (SEGNER, 1997).



Chez la perche (*Perca fluviatilis*), aucune nauplii n'est observée dans le tractus digestif des larves nouvellement écloses avant le 2<sup>ème</sup> jour et aucun comportement alimentaire n'est enregistré. A l'éclosion, le système digestif des perches eurasiennes est similaire à celui des perchaudes (*Perca flavescens*) (DABROWSKI *et al.*, 1991) avec une cavité bucco-pharyngiale et un tube intestinal rectiligne non encore différenciés. La bouche et l'anus sont toujours ouverts mais l'estomac et l'intestin antérieur ne sont pas différenciés. Aucune sécrétion gastrique ou intestinale n'est observée, indiquant qu'aucune ingestion ou activité digestive n'a lieu à ce stade. Au jour 1, l'intestin est étendu et quelques plis sont encore présents dans l'intestin postérieur et médian qui commencent progressivement à s'individualiser. L'intestin médian est connecté au postérieur (rectum) à travers un rétrécissement qui comporte quelques repliements. Selon ces observations, il apparaît que la bouche ouverte permet la capture de proies de taille adéquate. Au jour 2, une grande partie de la surface interne de l'estomac est lisse et tapissée d'une couche de mucus. Une digestion de nauplii d'*Artemia* est enregistrée dans l'estomac. Au jour 6, l'estomac devient rectiligne. L'intestin médian se replie progressivement : un demi tour le 14<sup>ème</sup> jour et un tour entier le 25<sup>ème</sup> jour. Les 3 caeca pyloriques apparaissent 3 semaines après l'éclosion et suivent le large sphincter de l'estomac chez les poissons d'un mois. On y observe des cellules cylindriques absorbantes très allongées à l'âge de 33 jours, (VLAVONOU, 1996). Leur apparition améliore l'efficacité de l'absorption des lipides (BERGOT, 1979). Ces derniers constituent un facteur d'augmentation de la surface de la muqueuse intestinale et contribuent ainsi à allonger le temps de transit des aliments (FANGE et GROVE, 1979). A 21°C, l'absorption de la vésicule vitelline débute au jour 2. Le jour 6, le vitellus a presque disparu mais des gouttelettes grasses sont encore présentes. A 2 semaines, la résorption est complète. Non visible à l'éclosion, le pancréas devient repérable sous l'estomac le 2<sup>ème</sup> jour. Chez les poissons âgés de 2 semaines, le pancréas est étendu du foie à l'estomac et à l'intestin médian et à partir de la 3<sup>ème</sup> semaine le pancréas est localisé sous forme d'îlots de Langerhans entre les tours d'intestin, le foie et les aires entre les caeca pyloriques (KESTEMONT *et al.*, 1996).

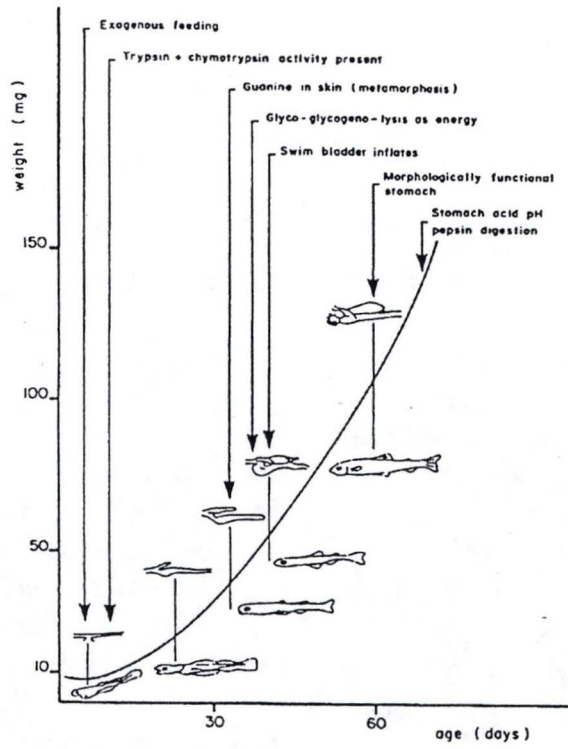
## **2.3. Physiologie**

### **2.3.1. Physiologie du système digestif**

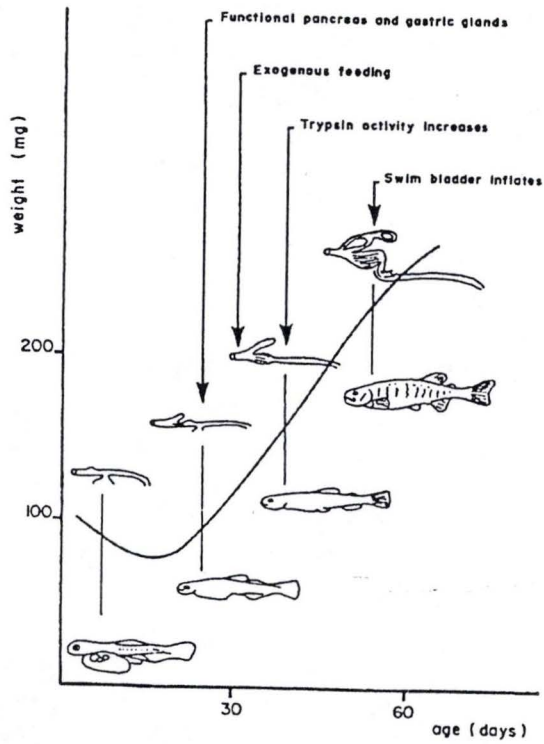
Le canal alimentaire de la larve de poisson est morphologiquement, histologiquement et physiologiquement moins élaboré que le canal alimentaire des poissons adultes.

Les salmonidés acquièrent un estomac fonctionnel avant le passage d'une nourriture endogène à une nourriture exogène. Au début de l'ontogenèse, les salmonidés et d'autres espèces munies d'un estomac fonctionnel s'adaptent facilement à un premier régime d'aliments secs. D'autres, comme *Clarias gariepinus*, n'ont pas d'estomac durant la période larvaire. D'autres encore, comprenant des espèces de cyprinidés ne développent jamais d'estomac (VERRETH et VAN TONGEREN, 1989).

a.



b.



C.

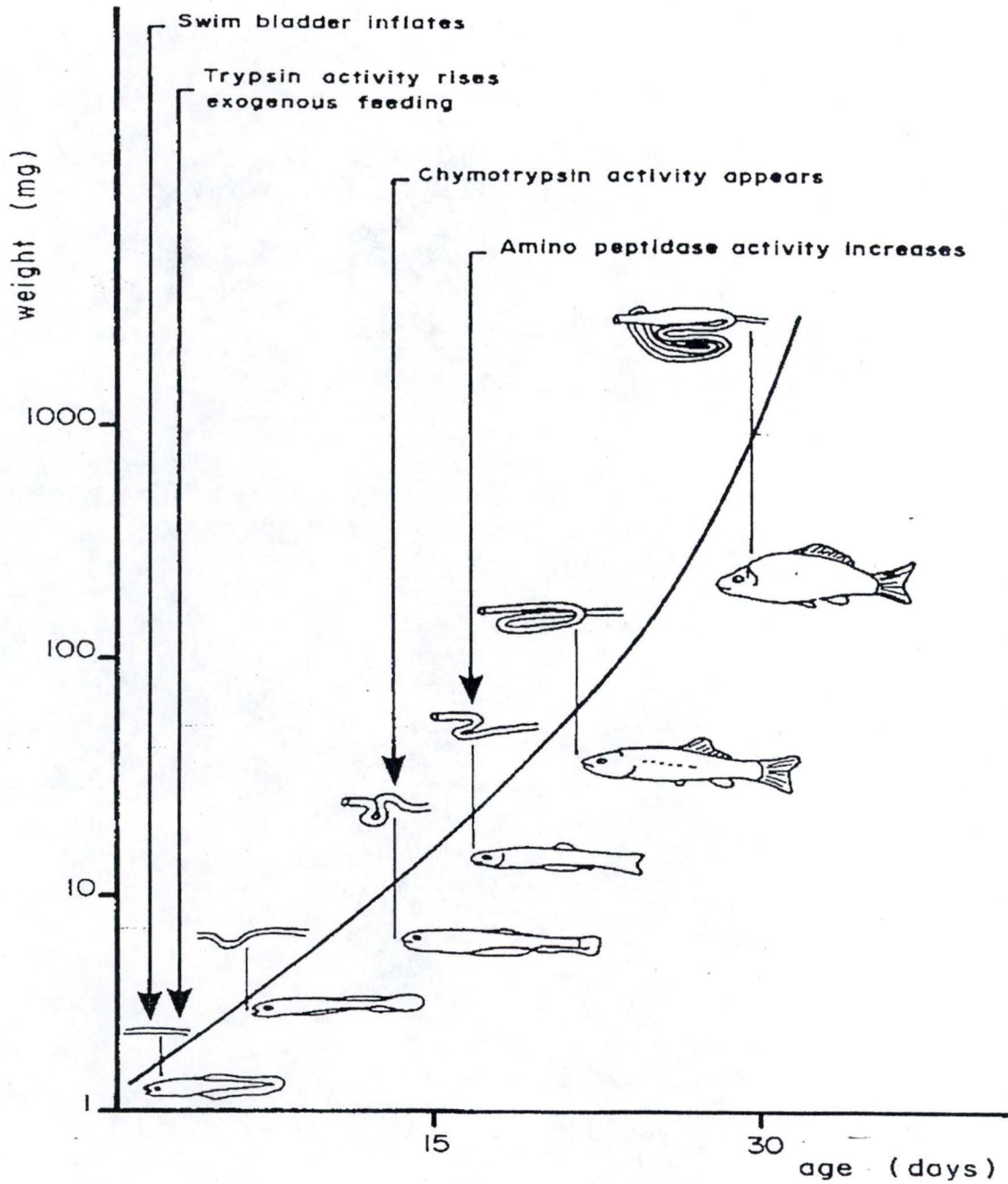


Fig 5 a,b,c : Différenciation comparée du tube digestif et du corps des cyprinidés, des corégonés et des salmonidés. Les corégonés et les salmonidés notamment présentent un développement périodique du tube digestif avec des changements rapides, l'estomac et les caeca n'apparaissant qu'après métamorphose (DABROWSKI, 1984)

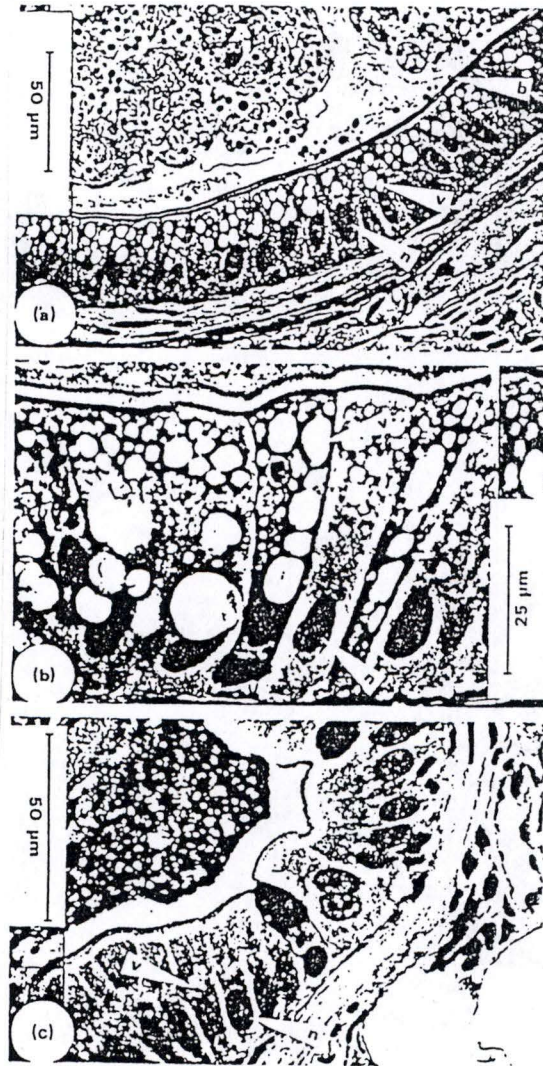


Photo 2 : coupes à travers l'intestin de larves de corégone, (*Coregonus fera* L.) 1, 10 et 20 jours après le début du nourrissage avec des nauplii d'*Artémia salina*. v = vacuole supranucléaire ; n = noyau ; b = bordure en brosse (LOEWE *et al.*, 1988).

Souvent, les poissons n'ayant pas d'estomac fonctionnel au stade larvaire posent de nombreux problèmes quand il faut commencer à les élever à la nourriture artificielle en pisciculture. L'absence d'estomac implique qu'il n'y a pas d'hydrolyse partielle des protéines alimentaires par la pepsine qui facilite la digestion ultérieure par les enzymes pancréatiques. Le développement de l'estomac à la fin de la période larvaire améliore fortement l'utilisation de la nourriture sèche (Fig 5) (DABROWSKI, 1984).

Le développement morphologique et physiologique de l'estomac ne se produit pas toujours au même moment. Même si la digestion par la pepsine n'est pas encore active, l'estomac semble pouvoir stocker et mélanger la nourriture.

Par ailleurs, la faible efficacité d'assimilation du canal alimentaire des larves a également été mise en évidence. Les larves de corégone (*Coregonus fera*) sont capables d'ingérer une nourriture externe quatre jours après l'éclosion, longtemps avant que le sac vitellin ait été complètement résorbé. A cet âge, le tractus alimentaire peut prendre la nourriture (cavité buccale), transporter celle-ci (oesophage et estomac), la stocker (intestin et rectum) et évacuer la nourriture non digérée. La principale fonction de l'intestin, même chez les larves de poisson, est l'absorption des graisses, des protéines et des carbohydrates. L'épithélium de l'intestin et du rectum des larves de corégones est capable de faire cela dès l'âge de 4-5 jours.

Les vacuoles supranucléaires de l'intestin contiennent de la graisse. Des vacuoles similaires ont été décrites pour d'autres larves et adultes de poisson. L'existence de ces vacuoles de graisse réclame les fonctions suivantes : digestion extracellulaire des graisses dans l'intestin par les lipases, diffusion des acides gras dans les cellules absorbantes épithéliales à travers la membrane apicale, et resynthèse intra-cellulaire des triglycérides pour maintenir le gradient de diffusion des acides gras (photo 2). Le contenu en graisse des cellules absorbantes des larves de corégones devient abondant entre le 7<sup>ème</sup> et le 13<sup>ème</sup> jour après le début du nourrissage (LOEWE *et al.*, 1988). Le rythme de croissance et de diminution des vacuoles de protéines et de graisse suggère une relation de croissance entre elles. Les vacuoles supranucléaires grandissent et le vitellus peut servir comme principal supplément de protéines pour la croissance (SEGNER, 1997).

En résumé, le tractus alimentaire de *Coregonus fera* est bien formé mais pas encore complètement développé dans les premiers jours après l'éclosion. Outre l'absence d'un estomac réel, il semble qu'il y ait des problèmes au niveau de l'absorption des graisses et des protéines. Morphologiquement, les cellules absorbantes de l'intestin et du rectum changent énormément en apparence, mais leur « machinerie biochimique » semble se développer durant les deux premières semaines de nourrissage (LOEWE *et al.*, 1988).

On peut distinguer dans l'intestin trois parties ayant des fonctions différentes :

- intestin I : les lipides sont décomposés dans le lumen intestinal par les lipases, en présence de sels biliaires, principalement en monoglycérides et acides gras qui peuvent pénétrer dans les cellules épithéliales intestinales. Dans la cellule, les acides gras et monoglycérides sont réestérifiés en triglycérides dans la lumière du réticulum endoplasmique.

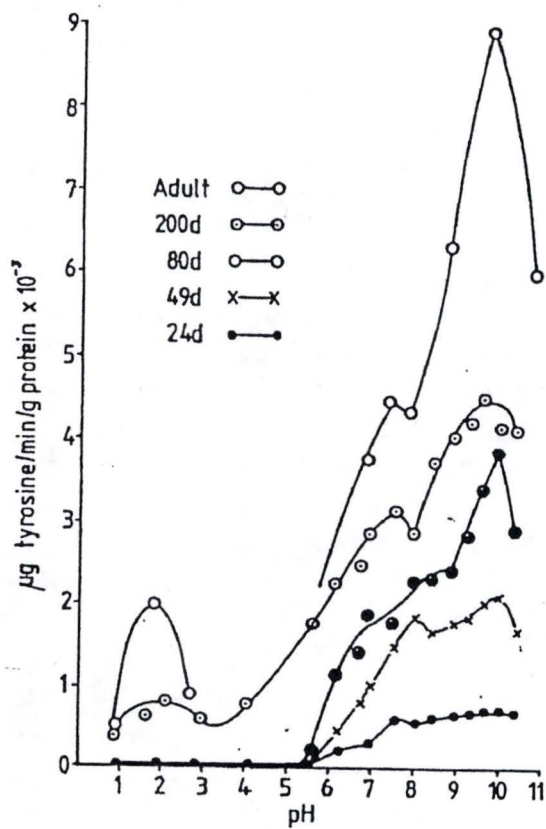


Figure 6 :Développement des protéases chez la sole (*Solea solea* L.). L'hydrolyse de la caséine était mesurée à différent pH de poisson de différents âge. L'activité protéolytique à un pH8 peut être détectée déjà aux plus bas âges analysés (24 jours). L'activité des protéases alcalines augmente beaucoup avec l'âge.(DIAZ, 1995)

- intestin II: l'intestin II est principalement responsable de l'absorption des protéines alimentaires. A cause de l'absence d'estomac avec une digestion pepsinique, les larves ne sont pas capables de casser suffisamment les protéines en peptides et acides aminés qui peuvent être absorbés par l'intestin I. L'intestin II réabsorbe les enzymes digestives pour minimiser les pertes protéiques des larves.
- intestin III: il réabsorbe essentiellement l'eau.

### 2.3.2. Enzymes digestives des larves

Toutes les enzymes digestives, sauf les enzymes de l'estomac, semblent être présentes chez les larves de poissons. L'activité enzymatique augmente durant la croissance.

En considérant la structure moins élaborée du canal alimentaire et la faible activité enzymatique endogène, il semble que la digestion larvaire dépende en partie des enzymes exogènes présentes dans les organismes des proies. En fait, les activités protéolytiques des proies constituent une fraction considérable de l'activité enzymatique totale mesurable dans les extraits d'oesophage des larves. Il se pourrait que les problèmes rencontrés chez les larves, quand on les nourrit avec des aliments secs, résultent de l'absence d'enzymes digestifs dans ces derniers (SEGNER *et al.*, 1987). Cependant, des recherches ont montré que chez le hareng (*Clupea harengus*), la relation entre l'activité trypsique et l'ingéré n'est pas le résultat d'une contribution directe des *Artemias* ingérées. En effet, l'activité trypsique due aux *Artemias* présentes dans le tractus digestif des larves de 20 jours représente moins de 5% de la trypsine totale mesurée (CAHU *et al.* ;1995).

Des recherches sur les larves de dorade (*Pagrus centrodontus*) et de nombreuses autres espèces d'eau douce ont montré une quantité significative de protéases à activité trypsique durant les quatre semaines suivant l'éclosion (ZAMBONINO *et al.*, 1995). Mais le nombre de sortes d'enzymes tend à se réduire chez le poisson adulte. Des protéases alcalines présentes chez les rotifères et les *Artemias* montrent d'évidentes différences lorsqu'elles sont comparées avec celles des larves et elles ne sont pas détectées dans des extraits obtenus à partir de larves nourries.

Ainsi, la série de protéases alcalines des larves de dorade semble être complexe et bien développée 3 jours après l'éclosion. La plupart des protéases appartiennent à la famille des sérines (Fig 6). Les protéases alcalines diffèrent substantiellement entre les larves et les adultes. Certaines protéases se maintiennent durant tout le développement mais d'autres, identifiées principalement comme des protéases à activité trypsique, disparaissent avec le temps. Les protéases alcalines existant dans les organismes communément utilisés comme nourriture vivante montrent de grandes différences au point de vue de leur masse moléculaire et de leur mécanisme d'action lorsqu'elles sont comparées avec celles des larves. En effet, des zymogrammes d'extraits obtenus à partir de larves nourries ne révèlent pas l'existence de ces protéases dans le tractus digestif (CLARCK *et al.*, 1986) (Fig 6).

Component	D1	D2 <sup>a</sup>	D3
Crude protein	51.97	51.82	51.67
Crude lipid	21.50	16.25	11.00
Crude fiber	7.47	7.96	8.45
Ash	9.01	9.41	9.81
Carbohydrate	10.05	14.56	19.07
Energetic value (kJ·g <sup>-1</sup> )	20.89	19.85	18.80

<sup>a</sup> The energetic value of diet (D2) at the 3rd week (days 15–21) was 19.40 kJ·g<sup>-1</sup>. The energetic values were calculated on basis of 1.08, 2.18 and 0.98 kgJ per g of protein, lipid and carbohydrate, respectively.

Tableau 1 : Composition (en pourcent de matière sèche) et valeur énergétique (KJ/g de matière sèche) des différents régimes (ABI-AYAD et KESTEMONT, 1994).

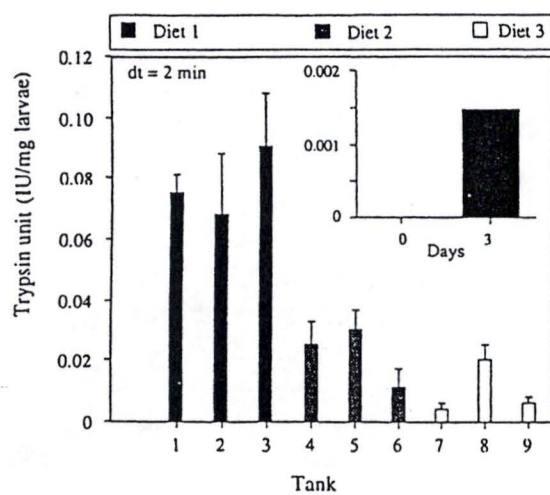


Fig 7 : Activité trypsique de larve de poisson-rouge de 14 jours nourris suivant les différents régimes cités dans le tableau du dessus.  
Le diagramme du coin indique l'activité trypsique des larves à la fin de la résorption du sac vitellin et après trois jours de nourrissage aux *Artemia*. (ABI-AYAD et KESTEMONT, 1994).

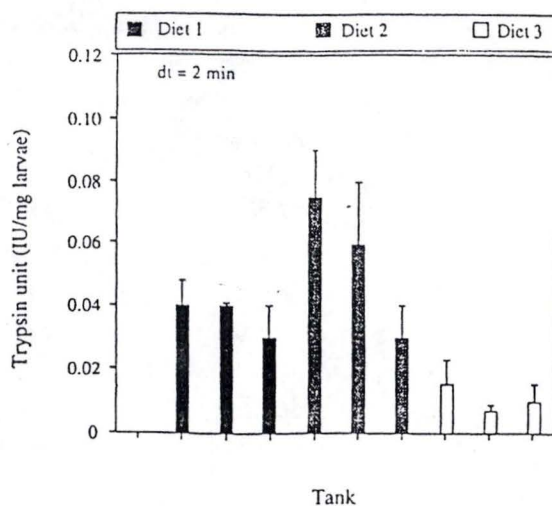


Fig 8 : Activité trypsique de larve de poisson-rouge de 21 jours à différents régimes (ABI-AYAD et KESTEMONT, 1994).



Le rôle des enzymes exogènes dans la digestion des larves de dorade semble limité à un processus autolytique intervenant chez les rotifères et les *Artemias* et causé par l'action de leurs propres protéases acides. Ce processus peut être neutralisé quand ces protéases entrent en contact avec le contenu alcalin de l'intestin des larves. Considérant ce fait et vu la diversité des protéases alcalines identifiées, la possibilité de développer une nourriture artificielle pour les étapes larvaires de ces espèces ne semble pas limitée par une incapacité théorique à digérer ces protéines alimentaires (DIAZ *et al.*, 1995 et 1997).

Aucune activité trypsique n'est détectée chez le poisson rouge (*Carrasius auratus*) avant la fin de la résorption du sac vitellin. Cependant, l'activité trypsique augmente après 3 jours de nourrissage par *Artemia*. La 3<sup>ème</sup> semaine, l'activité trypsique devient plus élevée chez les larves nourries avec le régime D2 alors que dans les autres groupes, où les larves sont nourries uniquement avec des aliments artificiels, cette activité reste faible. Selon DABROWSKI et GLOGOWSKI (1977) et LAUFF et HOFER (1984), l'utilisation de nourriture naturelle pour commencer l'élevage larvaire peut contribuer jusqu'à 80% à l'activité trypsique totale à cause des protéases de la nourriture naturelle. Après 2 ou 3 semaines d'élevage, l'activité trypsique varie selon le type de nourriture. Les larves nourries avec des aliments naturels (D1) ou mélangés (D2) montrent une plus haute activité trypsique que les larves nourries exclusivement avec des aliments artificiels (D3) (Tableau 1, Fig 7-8). A cause de leur faible activité trypsique, ces larves utilisent moins efficacement les protéines contenues dans la nourriture artificielle et en conséquence grandissent plus lentement. Certains auteurs (HJELMELAND *et al.*, 1984 ; BARAGI et LOVELL, 1986) ont suggéré qu'une bonne assimilation et une bonne digestion de la nourriture dépendent d'une augmentation de l'activité trypsique, alors que d'autres (HOFER et NASIR-UDDIN, 1985; HOFER et KOCK, 1989) ont indiqué que l'activité trypsique est inversement relative à la croissance. Cela s'explique par le fait que l'animal essaie de compenser la faible qualité de nourriture par une augmentation de la sécrétion des enzymes digestives (ABI-AYAD et KESTEMONT, 1994).

Chez les larves de perche, les activités trypsiques spécifiques sont intenses depuis l'éclosion jusqu'à un poids corporel de 12 mg (30 U/mg protéines) et sont réduites à environ 5 U/mg protéines pour des individus de 50 mg (âgés de 20 ou 30 jours). De faibles activités sont enregistrées pour des tailles plus grandes indépendamment du type de nourriture donné. Les activités chymotrypsiques spécifiques augmentent depuis l'éclosion jusqu'à un poids corporel de 50 mg (80-100 U/mg protéines), puis diminuent avec l'augmentation du poids corporel. Chez des poissons de 50 mg ou plus (jusqu'à 500 mg), un changement de régime (remplacement des nauplii d'*Artemia* par une nourriture sèche) induit une augmentation soudaine dans l'activité chymotrypsique. Les activités pepsiques spécifiques sont intenses chez les larves élevées avec de la nourriture vivante (1500-9000 U/mg protéines) dès l'éclosion (KESTEMONT *et al.*, 1996).

D'autres expériences ont montré des changements dans les activités spécifiques des enzymes chez les larves, de l'éclosion jusqu'à 30 jours de vie. Des modèles similaires ont été obtenus pour toutes les enzymes, montrant un pic prononcé chez les larves de 9 jours et une diminution généralisée de l'activité chez les larves plus âgées (Fig 9 A et B). Si les mêmes données sont exprimées en mU/larves (Fig 9 C et D), la tendance générale

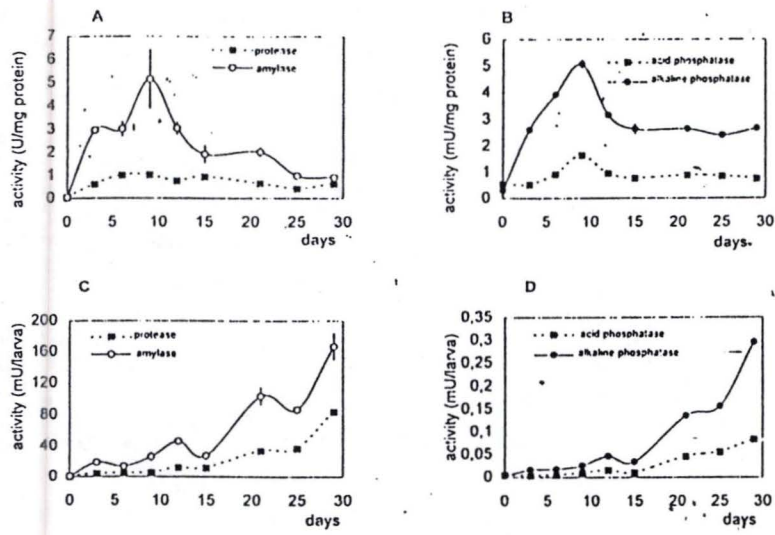


Fig 9 a,b,c,d : Activité des enzymes digestives chez des larves de dorade (*Sparus aurata*) de l'éclosion jusque l'âge de 30 jours (MOYANO *et al.*, 1995).

montre une augmentation de l'activité avec l'âge. Les activités totales des protéases, amylases, phosphatases acides et alcalines existant à l'âge de 30 jours sont clairement plus intenses que celles mesurées au moment de l'ouverture de la bouche. Néanmoins, de nombreux auteurs ont rapporté une diminution dans l'activité spécifique des protéases tout au long du développement (ZAMBONINO et CAHU, 1994 ; WALFORD et LAM, 1993). D'un point de vue physiologique, cela semble ne pas avoir de sens au vu des besoins accrus que requiert la croissance du poisson. Les faibles activités spécifiques peuvent aussi être expliquées par la synthèse croissante d'enzymes et d'autres protéines solubles intervenant durant la croissance. Quand les activités sont exprimées en rapport aux individus, une nette augmentation dans le pouvoir protéolytique devient évidente. Des protéases acides n'étaient pas détectées durant les 1<sup>ères</sup> étapes du développement chez les larves de dorade, ce qui est probablement lié au développement tardif des glandes gastriques. Bien que l'activité de l' $\alpha$ -amylase augmente proportionnellement moins que le reste des enzymes mesurées (des larves de 10 jours avaient 10 fois plus d'amylases, mais 20 fois plus de protéases qu'une larve de 6 jours), l'intense activité amylolytique mesurée au long du développement des dorades était remarquable, spécialement lorsqu'on considère les habitudes alimentaires de ces espèces durant leur stade larvaire (prédateurs de zooplancton) (MOYANO *et al.*, 1995).

L'intense activité des phosphatases alcalines détectée chez les larves peut être mise en relation avec un taux d'absorption des macromolécules dans l'intestin puisque les processus pycnotiques, contrôlés par la phosphatase acide semblent relativement moindres (GOVONI *et al.*, 1986).

En ce qui concerne les lipases, aucune précision n'a été apportée sur l'existence d'une lipase spécifique chez les larves de poisson ; la présence des activités lipasiques semble plus probable dans le pancréas que dans les autres parties du tube digestif. Chez les poissons adultes, il existe deux activités lipasiques du pancréas. Elles diffèrent l'une de l'autre par l'existence ou la non-existence d'une hydrolyse en l'absence de sels biliaires. Mais on ne sait pas encore si les deux types d'activités sont le fait de deux enzymes fondamentalement distinctes (FIOGBE, 1996).

Les résultats obtenus dans les diverses études montrent l'existence d'un bon équipement d'enzymes digestives chez les larves de dorade, ainsi qu'une réduction notable de cet équipement chez les larves non-nourries. Les niveaux d'activités enzymatiques chez ces dernières ne peuvent être utilisés comme indicateurs d'une production endogène normale d'enzymes digestives puisqu'une importante dégénérescence des tissus intervient dans ces conditions. D'après certains auteurs, les larves de dorade élevées avec de la nourriture sèche demandent une source d'enzymes supplémentaire. Des études approfondies sont donc nécessaires pour déterminer l'importance relative des sources exogènes d'enzymes dans l'équipement enzymatique de ces espèces (MOYANO *et al.*, 1995).

### 2.3.3. Assimilation

Le processus d'assimilation vu d'une manière très globale comporte trois étapes : la digestion des gros éléments, l'absorption de certains produits de cette digestion et le transport de ceux-ci dans le sang et les tissus.

#### 2.3.3.1. Digestion, absorption et transport des lipides

La digestion, l'absorption et le transport des lipides alimentent les tissus du poisson en acides gras qui sont utilisés entre autres comme source d'énergie, comme éléments de la structure cellulaire ou comme précurseurs des dérivés cycliques ou non-cycliques qui jouent un rôle hormonal important au niveau cellulaire.

Les trois étapes ont lieu dans trois sites différents : la lumière intestinale, les entérocytes et la lymphe (ou le sang). Cette apparente disparité topographique correspond à une unité de fonction dont l'objectif commun aux trois étapes est d'alimenter la cellule avec les acides gras ingérés. L'hydrolyse des triglycérides, qui représentent au moins 80% des lipides alimentaires, est catalysée par une lipase pancréatique chez tous les poissons.

Chez la truite (*Oncorhynchus mykiss*), la digestibilité des lipides dépend de leur degré d'insaturation et semble augmenter avec la température de l'eau. Les acides gras sont absorbés au niveau des caeca pyloriques et dans l'intestin antérieur. L'absorption est comparable à celle constatée chez les mammifères, mais elle est beaucoup plus lente (SARGENT *et al.*, 1989).

Après le passage à travers la paroi cellulaire intestinale, les lipides se retrouvent principalement dans la lymphe, mais aussi dans le sang sous forme de chylomicrons ou de particules de très basse densité comme des lipoprotéines (VLDL : Very Low Density Lipoprotein). Les lipoprotéine-lipases (LPL) présentes dans le plasma de la truite sont probablement responsables du catabolisme de ces deux formes de transport. Les acides gras libérés peuvent alors être captés par les cellules. Les lipides du plasma circulent aussi comme lipoprotéines à faible densité (LDL : Low Density Lipoprotein) et comme lipoprotéines à forte densité (HDL : High Density Lipoprotein). Les HDL sont les lipoprotéines les plus abondantes. Leur présence chez la truite est 3 à 5 fois supérieure à celle observée chez l'homme (LEGER, 1985).

Par analogie avec les mammifères, on peut admettre que chez les poissons, les différents lipides présents dans le contenu intestinal sont partagés entre une phase huileuse (surtout des triglycérides et des diglycérides) et une phase micellaire (micelles mélangées aux sels biliaires, acides gras et une petite quantité de monoglycérides). Les micelles mélangées représentent une forme de transport des lipides de leur site d'apparition à leur site d'absorption dans la lumière intestinale.

Les acides gras et le glycérol pénètrent probablement la bordure en brosse des entérocytes sous une forme monomoléculaire. Selon des études chez les mammifères, les

taux d'absorption des acides gras augmentent quand le point de fusion décroît. Les acides gras mono et polyinsaturés sont mieux absorbés que les acides gras saturés (acide palmitique et stéarique). Les acides gras saturés sont plus complètement absorbés sous la forme de monoglycérides. La digestion des graisses dépend de la nature de leurs acides gras et de la position des acides gras sur le glycérol.

Les huiles de poisson contiennent de grandes quantités d'acides gras mono et polyinsaturés qui sont particulièrement bien absorbés chez les poissons, les coefficients de digestibilité variant de 85 à 96%. Pour une température d'eau donnée, la digestibilité des acides gras diminue avec l'augmentation du point de fusion. Inversement, chez le poisson-chat (*Ictalurus punctatus*) et la truite arc-en-ciel, la digestibilité des graisses augmente avec l'élévation de température de l'eau. Le contenu des repas en graisses peut aussi affecter la digestion des lipides, un pourcentage élevé entraînant à une faible digestion. Enfin, il semble que la taille des poissons ait une influence, la digestion des lipides étant plus faible chez des truites de 20g que chez des truites de plus de 200g. Les auteurs n'ont pas montré une quelconque influence de la quantité de nourriture ingérée par repas.

Comme chez les mammifères, l'absorption des lipides chez les poissons a lieu principalement dans l'intestin proximal ou dans les caeca pyloriques. Chez les mammifères, après le passage de la bordure en brosse, les acides gras sont diffusés jusqu'à l'aire du réticulum endoplasmique lisse subapical. Tous ces mécanismes, du passage des acides gras à travers la bordure en brosse à celui des lipoprotéines dans la lymphe, constituent l'absorption.

Chez les humains, l'absorption commence 10-20 minutes après l'ingestion des graisses de lait. L'absorption des lipides est plus lente chez les poissons. Il a été montré que chez les truites maintenues à 12°C, la radioactivité des acides gras marqués pouvait être détectée dans le plasma 2 à 4 heures après l'introduction de ces acides gras dans l'estomac. Cette radioactivité augmentait encore entre la 4<sup>ème</sup> et la 6<sup>ème</sup> heure après le repas. Elle était toujours élevée après 18 heures et 5 à 10% de la dose administrée était encore mesurée dans la paroi des caeca. Chez l'*Hoplios malabaricus*, à la température de 29°C, l'acide oléique marqué incorporé dans la nourriture apparaît dans le sang 24 heures après le repas, et la radioactivité est maximale après 31 heures.

La lente absorption peut dépendre de l'évacuation gastrique, des taux de transit intestinal et de l'existence d'un stockage temporaire des lipides dans l'entérocyte. La température ne semble guère affecter les mécanismes enzymatiques dans les entérocytes, car les taux d'absorption chez les poissons pris dans un environnement chaud ne semblent pas dépasser ceux des poissons élevés dans un environnement froid.

Selon des études biochimiques, les acides gras sont estérifiés dans la muqueuse intestinale et il semble que l'acide linoléique soit estérifié plus rapidement que l'acide palmitique. Des préparations d'enzymes intestinales de carpe sont capables d'estérifier de l'acide palmitique en triglycérides ou phospholipides (LEGER, 1985).

### 2.3.3.2. Digestion et absorption des protéines.

Les protéines sont seulement utilisables par les animaux si elles peuvent être digérées et les produits de dégradations (peptides et acides aminés) absorbés. Ce fait présuppose que l'absorption des protéines intactes est importante pour les poissons sur le plan nutritionnel.

Les taux élevés de protéines requis pour atteindre la croissance optimale chez la plupart des espèces de poisson pourraient simplement refléter soit un faible pourcentage d'efficacité d'hydrolyse couplée avec l'inefficacité d'absorption des produits dégradés, soit l'action individuelle d'un de ces composants.

Des expériences dans lesquelles des protéines étaient fournies à différents niveaux, classés du plus bas à l'équivalent ou en excès par rapport à ce qui est généralement considéré nécessaire pour obtenir une croissance optimale, ont démontré que le devenir métabolique des acides aminés peut différer aux plus hauts ingérés protéiques. Les digestibilités restent élevées, sans exception, et non affectées par la quantité de protéines consommées. Ces expériences sont importantes puisqu'elles semblent indiquer que les processus de digestion protéique et d'absorption sont normalement efficaces et non-limitants. Il apparaît donc que les niveaux élevés de protéines requis pour une croissance optimale chez les poissons ne semblent pas provenir d'une insuffisance inhérente à la capacité de digérer et/ou d'absorber ces éléments nutritifs (ASH, 1985).

### **2.3.4. Les hormones**

Ce chapitre décrit quelques hormones intervenant soit dans le métabolisme, soit dans la croissance, soit dans l'ingéré des poissons et/ou de leurs larves. Les taux individuels de ces hormones peuvent influencer sur les différences de taille et d'ingéré des individus d'une population. Les hormones impliquées dans les processus de croissance sont nombreuses (GH, hormones thyroïdiennes, insuline, stéroïdes,...). Les hormones liées à la croissance agissent directement sur certains tissus comme le cartilage, l'os, les muscles où elles stimulent la division cellulaire. Elles agissent aussi sur les facteurs alimentaires. Ainsi, la GH peut influencer la vitesse d'évacuation gastrique et donc le retour de l'appétit et de la sécrétion des enzymes digestives. Quels que soient leur mode d'action et le niveau auquel elles interviennent, les hormones impliquées dans la croissance ont toutes le même effet général. Elles favorisent les processus anaboliques, inhibent les processus cataboliques et stimulent la division cellulaire et la croissance tissulaire (DONALDSON *et al.*, 1979 ; WEATHERLEY et GILL, 1987).

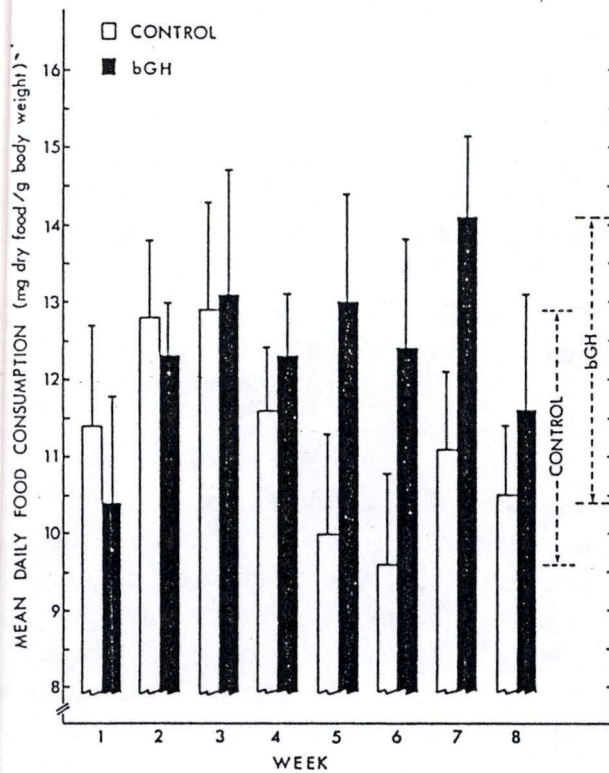


Fig 10 : Influence de l'hormone de croissance bovine (b, G, H) sur la prise volontaire d'aliment chez des saumons de l'année à 10°C pour chaque période de sept jours durant 56 jours d'expérience (MARKET *et al.*, 1997).

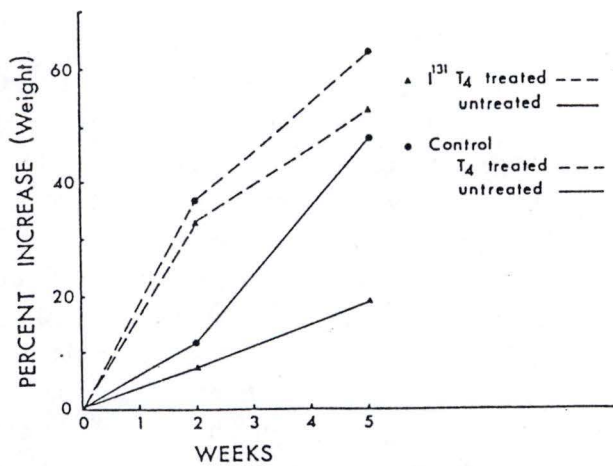


Fig 11 : Influence de la T<sub>4</sub> sur la croissance de truites radiothyroïdectomisées et non traitées trois mois après destruction complète de la thyroïde.

Dix truites radiothyroïdectomisées (69 mm, 3,67 g) et dix non traitées (73 mm, 4,74 g) étaient immergées dans une solution de T<sub>4</sub> (1 : 10 000).

Dix truites radiothyroïdectomisées (70 mm, 3,62 g) et dix non traitées (76 mm, 5,11 g) reçurent un traitement de T<sub>4</sub> (NORRIS, 1966, 1969).

Les quatre groupes ont été maintenu à 10°C et à une photopériode 12L : 12D.

#### 2.3.4.1.L'Hormone somatotrope (GH)

La GH est une protéine sécrétée par les cellules  $\alpha$  de la *Pars distalis* de l'hypophyse; elle est aussi appelée hormone de croissance.

Chez les mammifères, il existe trois mécanismes principaux qui déclenchent la sécrétion des hormones de croissance de l'hypophyse (on peut penser qu'il en va de même chez les poissons) :

- la diminution des taux de substrats énergétiques, le jeûne, la baisse des taux d'acide gras dans le plasma,
- des variations de contenu en acides aminés dans le plasma,
- des états de stress comme l'excitation émotionnelle, l'anesthésie, l'exercice.

Tous ces stimuli agissent à travers l'axe hypothalamo-hypophysaire sur l'activation du système adrénergique du cerveau.

Il existe une température critique en dessous de laquelle l'hormone de croissance est relativement inopérante dans la restauration de la croissance chez un poisson hypophysectomisé, mais au dessus de laquelle la croissance peut reprendre. La température est donc un stimulus déclencheur.

La GH joue un rôle important dans la chondrogenèse. Elle stimule l'anabolisme protidique et favorise le transport des acides aminés dans la cellule. Elle active la sécrétion de glucagon et stimule la mobilisation des lipides catabolisables pour les besoins énergétiques de la croissance. Elle agit également sur les cellules cibles par l'intermédiaire de somatomédines (IGFs ou Insulin- Like Growth Factors) qui sont synthétisées dans le foie.

On a aussi démontré que la GH a une grande importance dans la régulation de la prise alimentaire. L'administration chronique de GH provoque une augmentation de la prise alimentaire et une amélioration de la croissance chez plusieurs téléostéens. L'injection de GH chez la truite arc-en-ciel augmente son appétit (Fig 10). On peut donc se rendre compte de l'énorme importance de la GH dans la croissance des poissons.

#### 2.3.4.2.Les hormones thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes peuvent influencer la croissance (Fig 11). Malgré ce fait, il n'est pas encore certain que la croissance, bien que favorisée par les effets de ces hormones, soit une conséquence de leur action directe. En effet, il faut tenir compte du fait que ces dernières pourraient permettre l'expression de l'activité anabolique d'autres hormones, et plus particulièrement de l'hormone de croissance et exercer une influence plus généralisée sur le métabolisme.



Ces hormones sont sous le contrôle d'une hormone hypophysaire, la TSH, qui est sécrétée par les cellules *d* de l'adénohypophyse.

De nombreux facteurs comme la dose hormonale, la photopériode, la qualité de la nourriture, le temps de nourrissage, le stress, les espèces et la taille des poissons, peuvent influencer l'efficacité des hormones thyroïdiennes sur la croissance du poisson.

Parmi les hormones thyroïdiennes, la T4 (thyroxine) a des effets importants sur la croissance chez les jeunes animaux et aussi sur la métamorphose des amphibiens et des poissons.

La stimulation de la croissance du système nerveux et des os sont parmi les effets majeurs de la T4. Mais il faut signaler que si les hormones thyroïdiennes influencent la croissance du cartilage et des os, la T3 (triiodothyronine) a un effet plus important que la T4.

Après l'injection de T3 sur des animaux radiohypophysectomisés, on constate

- une augmentation du catabolisme glucidique,
- une accélération de l'absorption intestinale des hydrates de carbone,
- un accroissement de la lipolyse,
- une meilleure biosynthèse de GH.

Chez les poissons, les résultats obtenus semblent aller dans le même sens :

- mobilisation des lipides.
- stimulation de la conversion de la nourriture.
- influence sur l'anabolisme, le catabolisme et la mobilisation des protéines.
- stimulation de l'appétit et donc augmentation de l'ingéré (WEATHERLEY et GILL, 1995).

En ce qui concerne plus particulièrement les larves, des études ont montré que les hormones passaient dans les œufs des poissons avant le moment du frai. Cette provision d'hormones maternelles induit la régulation physiologique nécessaire pour la croissance, le développement et l'osmorégulation des larves de poisson avant le développement fonctionnel de leurs propres glandes endocrines. Ainsi, les taux hormonaux des œufs/larves peuvent être d'une importance déterminante pour la qualité des œufs/larves.

Ces hormones comprennent donc les hormones thyroïdiennes. La T4 et la T3 sont présentes dans les œufs de poisson et, dans la plupart des cas, les taux diminuent au fur et à mesure que le développement se poursuit, jusqu'à une période donnée après l'éclosion et à partir de laquelle des sécrétions endogènes deviennent effectives. L'augmentation des niveaux de T4 et T3 chez les larves nouvellement écloses favorise la croissance des larves, le développement et la survie de nombreuses espèces de poisson. L'administration d'hormones thyroïdiennes avant le frai a été décrite comme améliorant le développement des larves. Cependant, un contrôle prudent du dosage est nécessaire car des niveaux excessifs d'hormones thyroïdiennes sont néfastes. D'ailleurs, chez le brochet de mer (*Lates calcarifer*) qui présente une sécrétion thyroïdienne endogène précoce, des compléments d'hormones thyroïdiennes ne peuvent donner qu'un faible effet positif (LAM, 1991).

Les niveaux de T4 et T3 dans le plasma, les œufs et le sac vitellin des larves de *Siganus guttatus* ont été mesurés avant et après l'injection de thyroxine maternelle. Les taux de T4 et T3 dans le plasma, les œufs et le sac vitellin des larves étaient élevés suite à l'administration de T4. Apparemment, il y a conversion de T4 en T3, suggérant la présence de l'enzyme 5'-monodeiodinase. Les T4 et T3 de la circulation maternelle sont transférées dans les ovocytes et en conséquence chez les larves (AYSON *et al.*, 1991).

#### 2.3.4.3. Autres hormones

##### a) Les corticostéroïdes

En synergie éventuelle avec les hormones thyroïdiennes, le cortisol pourrait augmenter la croissance des larves, le développement et la survie chez les poissons, comme c'est le cas pour la métamorphose des amphibiens.

##### b) Les hormones hypophysaires : la prolactine

Les cellules productrices de prolactine apparaissent tôt dans le développement des larves. Les fonctions de la prolactine dans la croissance des larves ne sont pas encore claires mais il est certain que cette hormone accélère l'éclosion chez les poissons alors que les hormones thyroïdiennes la retardent (LAM, 1991).

##### c) L'insuline

Elle est importante dans la régulation du métabolisme de l'azote chez les poissons. En effet, on a remarqué qu'un traitement à l'insuline augmentait nettement le contenu protéique comparé au contrôle du muscle squelettique de la truite arc-en-ciel, suggérant ainsi la stimulation de la synthèse des protéines par l'insuline (WEATHERLEY et GILL, 1995).

#### Conclusion

Les combinaisons d'hormones peuvent influencer la croissance des poissons par stimulation de l'appétit, amélioration de la conversion des aliments, augmentation de la digestion et de l'assimilation, et influence sur la synthèse protéique.

## 2.4. L'ingéré

### **2.4.1. Facteurs influençant l'ingéré :**

La variation des taux de croissance dans les groupes de poissons est liée notamment aux hiérarchies de dominance et à l'accès préférentiel des individus dominants aux ressources alimentaires. Des radiographies ont été utilisées pour mesurer les consommations individuelles dans des groupes de salmonidés. Celles-ci montrent de considérables variations inter-individuelles dans l'ingéré.

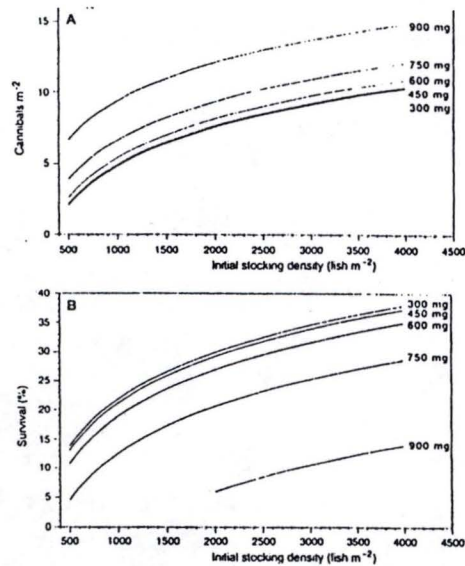


Fig 12 : Interaction entre la densité d'élevage, la croissance et le nombre de cannibales qui augmentent moins rapidement que la densité.  
 La survie est supérieure à haute densité (MÉLARD *et al.*, 1996).

Chez la carpe (*Cyprinus carpio*) les variations journalières dans l'ingéré individuel peuvent être dues à la combinaison d'influences endogènes et exogènes sur l'appétit, et les variations quotidiennes dans l'ingéré semblent être une caractéristique naturelle dans l'alimentation des poissons (CARTER *et al.*, 1992). Un effet majeur des hiérarchies de dominance et de différence d'ingéré est la dépense d'énergie due à la croissance et une augmentation de variation de taille des individus. Les dépenses de croissance peuvent aussi être influencées par des différences d'activité des dominants et des subordonnés et par le stress physiologique dû à la subordination. Des travaux ont montré que la quantité de nourriture consommée par un poisson dépendait de sa position dans la hiérarchie alimentaire du groupe où les dominants ont un meilleur accès à la nourriture (MC CARTHY *et al.*, 1992, 1994).

Le modèle curvilinéaire d'ingéré-croissance suggère que les variations dans les taux de consommation expliquent 89% de la variation de croissance de la carpe et les différences de croissance chez la carpe sont dues en premier lieu aux différences d'ingéré.

Les taux de synthèse protéique sont corrélés aux taux de croissance et comptent pour une large part dans les dépenses d'énergie totales chez les poissons. Des données indiquent que chez la carpe et la truite arc-en-ciel des différences individuelles dans le "turn-over" des protéines contribuent à une variation inter-individuelle dans la croissance. Ainsi, chez la carpe, avec une très large variabilité dans l'ingéré quotidien, des taux de synthèse protéique très bas ont été constatés. Cependant, il faut noter que le poisson, ayant la plus grande variabilité dans l'ingéré aurait la croissance la plus faible et donc les plus faibles taux de synthèse. Une période de plusieurs jours est indispensable aux poissons pour s'habituer à un nouveau régime, ce qui est peut être dû en partie au temps nécessaire pour que la synthèse des protéines augmente (CARTER *et al.*, 1992).

#### 2.4.1.1. La densité de stockage.

L'influence de la densité de stockage sur l'ingéré peut se présenter sous différentes formes. Une forte densité peut limiter l'accès à la nourriture, détériorer la qualité de l'eau (charge polluante) ou créer des problèmes comportementaux inter-individuels dus à la promiscuité.

La densité de stockage peut favoriser le cannibalisme de certains individus. On a démontré l'influence du stockage sur les dynamiques de croissance-cannibalisme-survie (GCS) des larves et juvéniles de perche (*Perca fluviatilis*) en culture intensive. Des modèles prédictifs de l'apparition du cannibalisme et des taux de survie dépendant de la densité de stockage ont été élaborés (Fig 12). D'après certaines études chez la carpe koï (*Cyprinus acuminatus*), les tendances cannibales se manifestent en deçà d'un territoire minimal déterminé (VAN DAMME *et al.*, 1989). Dans des expériences sur les stades larvaires de perche, cette limite n'a pas été atteinte car la plus grande densité de cannibales était observée à la plus haute densité de stockage.

Fish group	<i>n</i>	FI (%BW/day)	SGR (%BW/day)	AFU
L-C	24	0.94 ± 0.07 <sup>a</sup>	1.13 ± 0.06 <sup>a</sup>	1.26 ± 0.05 <sup>a</sup>
L-Ex	22	0.98 ± 0.04 <sup>a</sup>	1.37 ± 0.07 <sup>b**</sup>	1.43 ± 0.07 <sup>b</sup>
H-C	23	0.82 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.99 ± 0.04 <sup>c</sup>	1.27 ± 0.07 <sup>a</sup>
H-Ex	19	0.72 ± 0.04 <sup>b</sup>	1.04 ± 0.07 <sup>c</sup>	1.51 ± 0.12 <sup>b</sup>

NOTE: For explanation of abbreviations and symbols see Table 1. Values in the same column followed by a different letter are significantly different ( $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ) based upon ANOVA.

Tableau 2 : Différences d'ingéré « FI » et de croissance « SGR » suivant que les poissons soient gardés à faible « L » ou haute « H » densité ou encore suivant l'imposition d'exercices « Ex » ou non « C » (CHRISTIANSEN *et al.*, 1991).

La diminution naturelle et progressive de la croissance avec l'âge limite le risque d'apparition du cannibalisme aux stades juvéniles bien que la variabilité individuelle de croissance puisse être importante (MELARD *et al.*, 1996). Cela est probablement dû aussi à la croissance allométrique de la bouche qui devient trop petite pour permettre un cannibalisme conspécifique.

D'après des expériences effectuées notamment sur des ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus* L.), la consommation de nourriture et la croissance (gain de masse) étaient significativement plus faibles chez les poissons élevés à densité élevée que chez les poissons élevés à densité deux fois plus faible. Les poissons stockés à densité élevée consomment significativement moins de nourriture que ceux élevés à faible densité. Des différences similaires dans l'ingéré ont été signalées chez le saumon atlantique (*Salmo salar*), où la réduction des taux d'ingéré était associée à une augmentation de la densité de population.

Il est intéressant de signaler que des ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus* L.) gardés à densité faible et soumis à un exercice soutenu (présence d'un courant), présentaient des taux de croissance plus élevés que ceux gardés en eau stagnante. En revanche, l'exercice n'entraînait pas d'amélioration importante de la croissance chez les poissons gardés à densité élevée. Ainsi, le rapport entre la croissance et la quantité de nourriture (utilisation de la nourriture) différait considérablement chez les poissons témoins et les poissons soumis à l'exercice (CHRISTIANSEN *et al.*, 1991) (tableau 2).

#### 2.4.1.2. La ration

Une restriction alimentaire de moitié, malgré qu'elle réduise un peu la croissance, ne détériore pas les capacités digestives ou le démarrage des fonctions digestives. Ce rationnement ne met pas en danger le développement normal de la larve. Une restriction plus importante de la nourriture retarde le développement du tractus digestif, bien qu'une augmentation de la mortalité n'ait pas été relevée (à propos de mortalité, il a été constaté chez le bar (*Dicentrarchus labrax*) que certaines compositions du régime, même si elles induisent une croissance positive, réduisent la survie des larves)(sea bass larvae fed)).

Il convient de se demander si une forte restriction temporaire de nourriture chez les larves affectant le développement des capacités digestives peut avoir un impact sur la croissance et la survie futures des individus.

D'un point de vue strictement physiologique, une relation directe a été observée entre l'activité trypsique dans le segment pancréatique et la ration alimentaire chez les larves de loup de mer (*Dicentrarchus labrax*). Cette observation est en concordance avec les données obtenues chez les mammifères. Chez ces derniers, une relation a été établie entre l'activité trypsique et la quantité de protéines ingérée et, plus généralement, entre l'activité enzymatique et les substrats nutritionnels (ZAMBONINO INFANTE *et al.*, 1995).

Chez les larves de perche (*Perca fluviatilis*), un manque de petites proies vivantes comme les rotifères peut causer une sélection sur la taille d'accès à des proies plus grandes comme les nauplii d'*Artemia*. Cet accès variable à la nourriture aboutirait à une survie initiale variable et à des taux de croissance différents qui pourraient dépendre de la distribution de taille des larves nouvellement écloses ou des délais entre les premières et les dernières éclosions de larves. Une pénurie en proies vivantes d'une certaine taille pourrait favoriser une hétérogénéité initiale de taille et l'apparition du cannibalisme (MELARD *et al.*, 1996).

Chez les juvéniles de truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), la variation des taux de croissance, les variations inter et intra-individuelles des taux de consommation alimentaire et l'importance de la relation entre ces points sont plus grandes dans un groupe nourri avec de faibles rations que chez celui nourri avec de grosses rations (MC CARTHY *et al.*, 1992). Il en va de même pour le carrelet (*Pleuronectes platessa*) (JOBLING *et al.*, 1982).

Des expériences menées sur des soles (*Rhombosolea tapirina*) ont démontré que certains individus mangeaient plus que d'autres. Une réduction dans la disponibilité de la nourriture entraînait une augmentation de la disparité de nourrissage, une très forte corrélation entre les relations inter-individuelle et intra-individuelle dans la consommation de nourriture et une augmentation des différences de croissance (CARTER *et al.*, 1996).

Chez les Salmonidés, la compétition s'est révélée capitale dans l'établissement et la maintenance d'une certaine hiérarchie de dominance, celle-ci apparaissant comme fortement corrélée à la hiérarchie alimentaire (WINBERG *et al.*, 1993). Lorsque la nourriture est régulièrement distribuée à forte dose à un grand nombre de saumons atlantiques (*Salmo salar*) de taille similaire, la compétition est faible; la stabilité de la hiérarchie alimentaire, les différences de croissance et les dommages causés aux nageoires sont également faibles (CARTER *et al.*, 1994 et 1996).

Dans des expériences chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), les poissons dominants dans chaque groupe de ration étaient définis comme des individus ayant la plus grande part du repas du groupe et ce poisson avait un petit coefficient de variation pour l'ingéré, indiquant une faible variation dans la consommation journalière. Par contraste, le poisson qui avait consommé une faible proportion du repas avait un important cv pour l'ingéré, indiquant une considérable variabilité dans la taille des repas individuels consommés par ces poissons. Comme la ration du groupe augmente le cv du nourrissage journalier diminue, suggérant que la force de la hiérarchie alimentaire diminue comme la disponibilité de la nourriture augmente (MC CARTHY *et al.*, 1991).

#### 2.4.1.3. Rythmes alimentaires.

Il existe relativement peu d'études sur les rythmes alimentaires chez les poissons, et les données sont incomplètes même pour les espèces les mieux connues, comme les Salmonidés.

Les données démontrent clairement que les poissons présentent des cycles journaliers dans l'activité alimentaire lorsqu'ils ont un accès continu à la nourriture. Ceci mène à des changements marqués dans les taux d'ingéré durant une période de 24h de nourrissage libre.

Les salmonidés, par exemple, montrent souvent des pics d'activité alimentaire dans les périodes aux alentours de l'aube et du crépuscule, avec une tendance à un nourrissage très inférieur à d'autres moments de la journée (JOBILING *et al.*, 1995).

La situation peut être compliquée par des variations saisonnières dans les rythmes alimentaires et par le fait que ces rythmes peuvent être entraînés par le nourrissage des poissons à certains moments de la journée (BOUJARD *et al.*, 1992 a et b). En effet, d'après des expériences menées chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* L.), il se peut, par exemple, que réduire la disponibilité alimentaire à 5 heures par jour interfère avec le rythme volontaire normal d'alimentation. Toutefois, quand le poisson est conditionné à un programme de temps de nourrissage, ce dernier peut induire un rythme alimentaire particulier. Le poisson peut en fait anticiper le prochain repas et compenser la réduction du nourrissage en mangeant plus intensément lorsque la nourriture est davantage disponible (SAETHER *et al.*, 1995).

La concentration de la libération de nourriture à des périodes limitées et calculées pour coïncider avec des pics d'activité alimentaire des poissons peut offrir des avantages potentiels aux producteurs commerciaux. D'abord, quand la nourriture est fournie dans une période limitée, il peut y avoir une réduction de la monopolisation alimentaire par les individus dominants. Cela donne, ainsi, à tous les poissons d'un groupe la possibilité d'accéder à la nourriture. On sait aussi que le moment du nourrissage peut influencer le caractère rythmique d'une série de processus physiologiques et comportementaux, et donc, avoir des conséquences sur les performances de croissance et de production (THORPE *et al.*, 1990).

Ainsi des expériences ont été menées sur les fréquences de nourrissage pour en mesurer l'importance sur l'ingéré et la croissance. Les fréquences de nourrissage allant d'une fois toutes les minutes à quatre fois par jour ne donnèrent pas de différences dans la croissance ou dans la mortalité des poissons.

Chez le loup de mer (*Dicentrarchus labrax*) le cannibalisme était plus grand dans les groupes nourris une fois par jour que chez ceux nourris trois à six fois par jour (FOLKVORD et OTTERA, 1993).

D'un autre côté, ANDREWS et PAGE (1975) ont constaté que nourrir des poissons-chats de 50g deux fois par jour était suffisant pour obtenir une croissance et une survie optimales. MURAI et ANDREWS (1976) trouvèrent que les petits poissons-chats (*Ictalurus punctatus*) (1.5g) grandissaient mieux quand ils étaient nourris huit fois par jour et conclurent que les effets des courts intervalles entre les nourrissages étaient plus prononcés au point de vue de la croissance pour des poissons plus petits avec de plus grands besoins métaboliques.

Suivant des résultats obtenus sur la morue (*Gadus morhua* L.), des juvéniles de 1 g sont capables d'ingérer une quantité d'aliments suffisante pour atteindre une croissance et une survie satisfaisante quand ils sont nourris quatre fois par jour. En dessous de cette fréquence, leur survie et leur croissance diminuent (FOLKVORD et OTTERA, 1993).



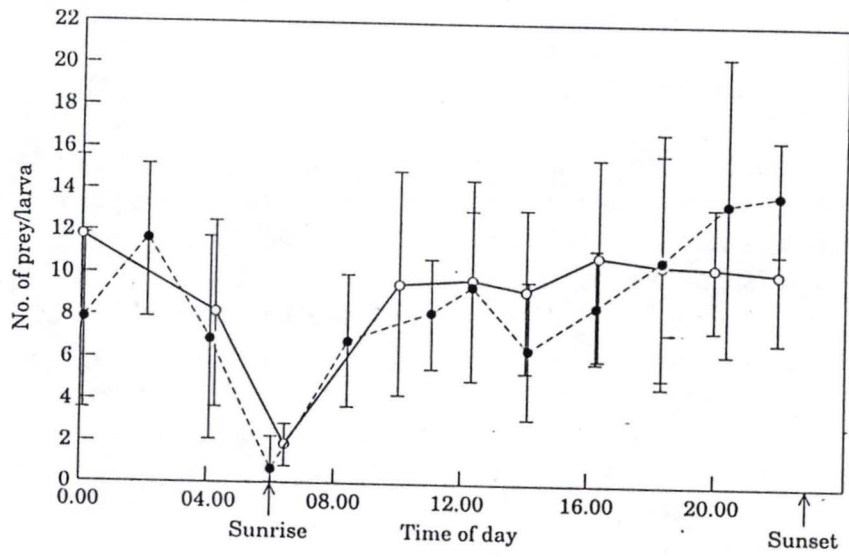


Fig 13 : Nombre de proie moyen dans le tube digestif de larves de *Theragra chalcogramma* collectées dans le Shelikop Strait, Golfe d'Alaska. Des larves venant de deux stations interne (o, n = 93) et externe (•, n = 129) ont été échantillonnées sur une photopériode de 24 h. (CANINO et BAILEY, 1995).

Voici, à partir de larves de morue du Pacifique (*Theragra chalcogramma*) soumises à un nourrissage continu, un exemple de rythme alimentaire journalier :

- Les larves commencent à se nourrir quand les niveaux de lumière augmentent après le lever du soleil (6h). L'intestin contient souvent quelques résidus alimentaires ingérés le jour précédent.
- Le nombre de proies par larve augmente durant les 4-5 premières heures de nourrissage (de 6h à 10h), approximativement le temps estimé pour l'évacuation intestinale en condition de nourrissage continu.
- Il y a un plateau ou une légère augmentation dans le nombre de proies par intestin de larve de la fin de matinée jusqu'à l'interruption de nourrissage au crépuscule.
- Le contenu intestinal diminue durant les heures d'obscurité quand les larves ne sont pas nourries (de 22h à 6h) (CANINO et BAILEY, 1994) (Fig 13).

L'alternance entre la lumière et l'obscurité a un impact considérable sur le développement des organismes. Certains considèrent ce facteur comme un des plus importants affectant le rythme des activités du poisson. Beaucoup de larves de poisson sont diurnes; elles sont élevées sous une constante illumination pour améliorer la croissance. Cependant, il n'y a guère de données expérimentales suffisantes pour la plupart des espèces, et il est possible qu'une illumination continue ne soit pas souhaitable pour le développement normal du poisson. Par exemple, des poissons comme le loup de mer (*Dicentrarchus labrax*) élevés sous un éclairage de 9 heures ou de 24 heures montrent un rythme alimentaire circadien. Les larves soumises à une photopériode de 24 heures avaient rarement un tractus digestif vide, mais de 12h à 8h, le nombre de proies était très bas et diminuait jusqu'à zéro chez beaucoup d'individus. Les larves soumises à une photopériode de 9 heures arrêtaient de s'alimenter dans le noir et achevèrent l'évacuation de leur tractus digestif en 4 heures (Fig.1). En éliminant la phase d'obscurité, les larves avaient une meilleure croissance et une survie plus faible que celles soumises à 9 heures d'éclairage. Le plus grand nombre de proies dans l'estomac était observé à la fin de la période de luminosité (18h). Les poissons soumis à un éclairage constant avaient, par contre, une période (0h-8h) d'activité alimentaire réduite mais avec une nage active. Si la quantité de nourriture qu'une larve peut ingérer en un jour est limitée, les individus élevés sous des périodes plus longues de photopériode que l'optimal dépensent plus d'énergie que la consommation alimentaire peut fournir. Donc, moins d'énergie est disponible pour la croissance et on peut s'attendre à une certaine mortalité. Ce qui expliquerait les différences de survie entre les photopériodes de 9 heures et de 24 heures. (RONZANI CERQUERA et CHATAIN, 1991) (Fig 14).

Ainsi, des sars (*Diplodus sargus*) élevés sous de très longues photopériodes augmentent leur taux de croissance. Il y a deux explications possibles :

- de très longues photopériodes augmentent leurs heures d'alimentation.
- de très longues photopériodes augmentent la consommation alimentaire.

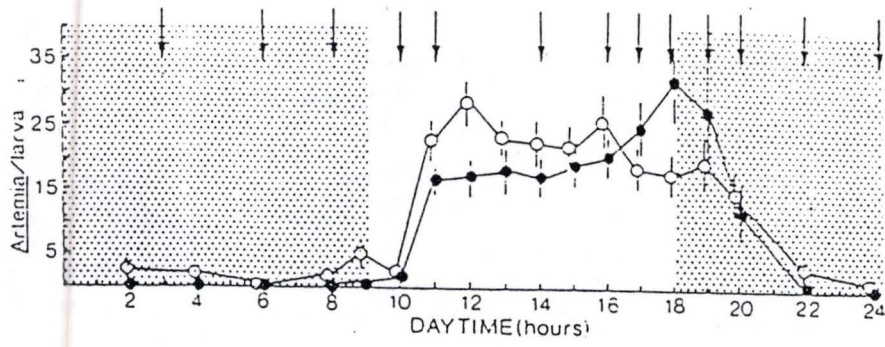


Fig 14 : Nombre de proies durant un jour contenus dans des larves de Bar (*Dicentrarchus labrae* L.), des larves élevées sous une photopériode de 9 h (●) et sous une photopériode de 24 h (○). La phase d'obscurité est en sombre. (CERQUEIRA et CHATAIN, 1991).

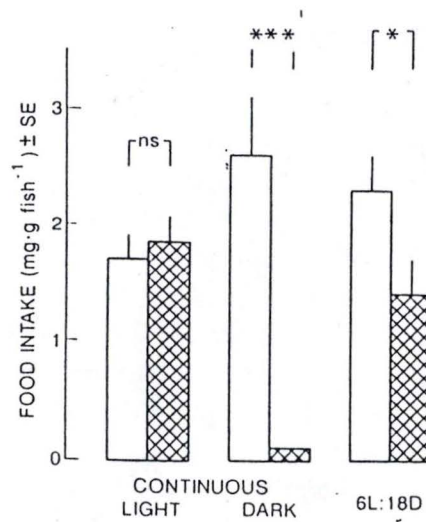


Fig 15 : Prise alimentaire (moy. ± E.T.) de Saumon Atlantique (*Salmo salar* L.) soumis à des conditions de luminosité constante, d'obscurité constante et de jours de courte durée ; ayant accès (sans hachure) ou non (avec hachure) au fond du lac.  
 Les juvéniles continuent de s'alimenter dans l'obscurité avec une différence significative pour les individus dans le noir ou en 6L : 18 D entre ceux qui ont accès et ceux qui n'ont pas accès au fond du lac. (JORGENSEN et JOBLING, 1991).

Il a été prouvé que les larves mangent presque continuellement durant le jour et non la nuit mais continuent à se nourrir même la nuit sous des conditions de lumière artificielle. TANDLER et HELPS (1985) ont montré les effets des photopériodes sur la croissance et la survie de la dorade royale (*Sparus aurata*) depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose et ont prouvé que des photopériodes très longues amélioreraient les prises de proies, la digestion et la croissance. Les résultats montrent que les larves ont une croissance plus élevée sur de très longues périodes d'éclairage et que les juvéniles et les jeunes adultes préfèrent des temps de nourrissage courts en période éclairée. Ces résultats ont démontré que le développement complet du sar est basé sur un nourrissage visuel et que les larves choisissent un temps d'alimentation sous une grande luminosité pour optimiser leur nourrissage. Cela montre aussi que les rythmes alimentaires peuvent être sensiblement différents selon l'âge et le degré de développement du poisson.

Les juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar*) semblent se nourrir le plus intensément durant les heures de luminosité en détectant visuellement les particules mouvantes. Des études montrent que les juvéniles de saumon atlantique peuvent localiser la nourriture et s'alimenter durant les périodes de complète obscurité (Fig 15). Pendant l'hiver, quand la période de luminosité est courte (4h), plus de la moitié de la nourriture peut être consommée au cours de la nuit (20h).

Dans l'obscurité, les saumons atlantiques paraissent dépendre de l'accès au fond du bac pour se nourrir et ils peuvent passer d'une stratégie d'alimentation visuelle à une stratégie olfactive. Cependant, le taux d'ingéré des saumons atlantiques diminue en période de jour décroissant. Par ailleurs, l'appétit et la croissance augmentent normalement avec l'accroissement de la période de luminosité.

Il est aussi intéressant de constater que sous un éclairage constant, les saumons atlantiques ne présentent aucune préférence pour un moment particulier de la journée. Cela semble indiquer que les rythmes alimentaires deviennent asynchrones sous des conditions de lumière continue lorsque la nourriture est continuellement disponible (JORGENSEN et JOBLING, 1991).

Chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), la consommation alimentaire et la croissance aussi bien de poissons immatures que matures montrent des cycles saisonniers distincts et indépendants des traitements par photopériode. Le fait que des cycles saisonniers persistent sous une photopériode et une température constantes suggère que les rythmes circannuels de consommation alimentaire et de croissance existent même en l'absence de signal de changement saisonnier.

Ce qui amène à penser que les changements saisonniers de la consommation alimentaire et de la croissance sont également dictés par des rythmes endogènes (JOBLING, 1987).

#### 2.4.1.4.L'évacuation du tube digestif (gastrique et intestinale)

La croissance des poissons peut être limitée par l'habileté à localiser les proies et par l'habileté à digérer et utiliser la proie une fois capturée. La digestion des poissons peut être envisagée en trois étapes:

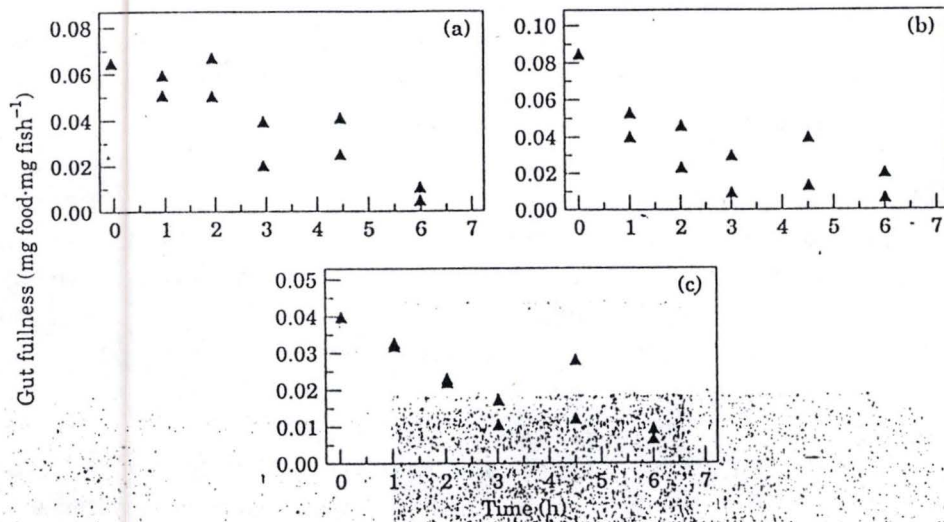


Fig 16 : Evacuation gastriques des larves de doré à 20°C et poids sec moyen des larves de doré (a) 0,63 mg ; (b) 1,26 mg ; (c) 3,53 mg (JOHNSTON et MATHIAS, 1996).

Exp. no.	Herring diet	Feeding regime	Dry matter (g) recovered (mean ± S.D.)	% Dry matter recovered (mean ± S.D.)
1	Whole	Voluntary	2.1 ± 0.39	44.6 ± 8.1
2	Chopped	Voluntary	1.9 ± 0.20	39.6 ± 4.2
3	Enriched	Forced	3.1 ± 0.28	26.7 ± 2.4
4	Whole	Forced	2.7 ± 0.39	55.4 ± 8.1
5	Minced	Forced	0.9 ± 0.19	17.9 ± 4.0
6	Whole	Voluntary	2.1 ± 0.17	44.1 ± 3.5

Tableau 3 : Quantités de matière sèche retrouvées dans les estomacs de morue (*Gadus morhua* L.) nourrie sous différentes conditions, donnant une indication de la vitesse d'évacuation gastrique suivant la forme de la nourriture ingérée. (JOBILING, 1987).

- le déplacement de la nourriture à travers l'intestin depuis l'ingestion jusqu'à l'évacuation.
- le mouvement des enzymes digestifs et de certains produits non utilisés dans le lumen.
- le mouvement des éléments nutritifs et des enzymes récupérés dans le lumen (assimilation ou absorption).

En fait, l'évacuation intestinale et l'absorption sont les deux phénomènes les plus importants. Le taux d'évacuation est un paramètre clé dans l'estimation de la consommation alimentaire. L'évacuation intestinale est influencée par la température. Par exemple, dans le cas des larves de doré (*Stizostedion vitreum*), l'évacuation intestinale était plus élevée à 20°C qu'à 15°C ou 25°C (JOHNSTON *et al.*, 1995).

A la suite d'expériences menées chez le doré sur divers types de proies, les différences d'évacuation intestinale observée peuvent être davantage liées à la quantité qu'au type de proies ingérées. De plus, l'évacuation intestinale chez les adultes et les juvéniles de sandre ont été décrites comme une fonction exponentielle dépendant de la température et de la taille des repas.

Les conditions expérimentales (des repas uniques suivis de périodes relativement longues de nourrissage rapide ou continu à de hautes densités de proies) ne représentent pas adéquatement les modes typiques d'ingestion ou d'évacuation dans les premiers jours de nourrissage des larves. Les larves de poissons sont généralement contraintes de se nourrir plus continuellement et avec de la nourriture proportionnellement plus petite que ne le sont les juvéniles et les adultes. Le contenu intestinal des larves de sandre peut représenter, proportionnellement à leur propre poids, la même quantité de nourriture que les juvéniles et les adultes. Toutefois, la quantité ingérée en un seul repas est moindre (Fig 16) (JOHNSTON *et al.*, 1995).

Les temps de résidence et d'évacuation intestinales des larves de poisson sont, en général, négativement corrélés avec les taux d'ingestion et la taille de la nourriture. L'évacuation intestinale semble se présenter comme une fonction linéaire de l'ingestion, dans des conditions de nourrissage continu, qui ralentit ou devient irrégulière quand ce dernier cesse. (JOBBLING, 1987)

Des expériences suggèrent que les changements dans la composition du régime alimentaire ont des effets moindres sur l'évacuation gastrique chez les poissons que chez les mammifères et font penser que la taille et la forme physique des particules alimentaires est le facteur le plus important dans l'évacuation gastrique des poissons. Donc, on s'attendait à ce qu'une augmentation dans la surface des proies, entraînant une plus grande exposition de la proie aux acides gastriques et aux enzymes, mène à une digestion et une évacuation plus rapide de l'estomac. Les différences en surface-volume des rations entre les grandes et petites particules et la friabilité de différents types de nourriture sont importantes dans la détermination d'un modèle d'évacuation du tube digestif (Tableau 3) (JOBBLING, 1987).

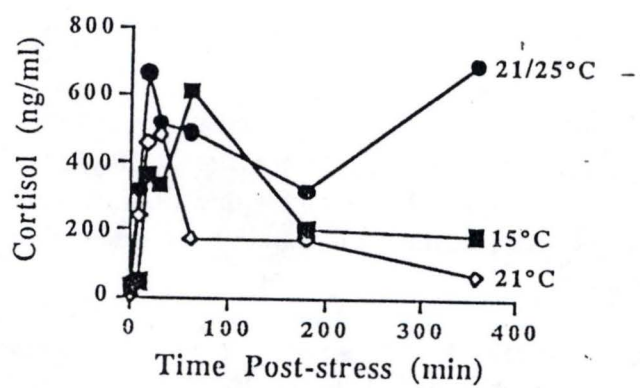


Fig 17 : Présence de cortisol chez *Perca flavescens* après son exposition au stress et suivant la température.

L'importance du contenu énergétique des repas a été étudiée chez la plie (*Pleuronectes platessa*) et chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Une augmentation du contenu énergétique des repas du simple au double a multiplié par deux le temps de vidange gastrique chez la plie et, chez la truite arc-en-ciel, le temps de vidange gastrique a été réduit de 15h à 10h, alors que le contenu énergétique de la nourriture était réduit de moitié par dilution avec du kaolin. Tandis que l'alimentation à régime de haute énergie mène à une augmentation du temps de vidange gastrique, l'influence de la concentration énergétique sur l'évacuation gastrique apparaît beaucoup moins importante que la forme physique du repas (DOS DANTOS et JOBLING, 1988 ; JOBLING, 1980).

#### 2.4.1.5. Le stress

Le stress peut avoir un grand impact sur l'ingéré et la croissance. Des expériences ont été réalisées sur la perchaude (*Perca flavescens*) pour en mesurer les conséquences. Les problèmes les plus importants auxquels sont confrontées, entre autres, les perchaudes en pisciculture sont la lenteur de croissance, des perturbations dans l'ingéré et la digestion, des comportements agressifs, la survie variable et l'incidence des maladies. Pour une grande part, ces problèmes sont le résultat de stress physiologiques. Ces derniers ont été mesurés via des relevés du taux de cortisol dans le sang des poissons.

Un groupe de poissons a été exposé à des perturbations minimales (lavage des bacs une fois par semaine) et un autre groupe a par contre été exposé à des perturbations typiques des conditions d'élevage intensif ( 2 à 4 perturbations par jour comprenant le lavage des bacs et le contrôle de l'oxygène). Les perchaudes élevées sous un stress minimal avaient les plus faibles concentrations en cortisol que celles élevées dans les conditions typiques de grand stress. Les poissons les moins stressés grandissaient plus vite et mangeaient davantage que ceux du groupe le plus perturbé. Il est à noter que les perchaudes avaient une réponse plus vigoureuse au stress que d'autres espèces sans doute parce qu'elles n'ont pas encore été soumises à une sélection génétique poussée pour la domestication (Fig.17) (MALISON *et al.*, 1998).

Le stress peut être aussi induit par des relations intra-spécifiques de dominance sociale. JOBLING a rapporté que les taux de croissance diminuent et que la variabilité de cette croissance augmente quand les quantités données aux groupes de poissons sont réduites. toutefois, même si les quantités de nourriture ne sont pas fortement diminuées, il peut encore y avoir une variabilité de croissance considérable dans un groupe de poissons. Dans certaines circonstances, une augmentation dans la variation de taille avec le temps indiquerait que les interactions comportementales peuvent mener à une suppression de la croissance même en l'absence de compétition pour une nourriture limitée (JOBLING, 1995).

Des études sur de nombreux vertébrés suggèrent que le système monoaminergique du cerveau est impliqué dans le contrôle de comportements fondamentaux comme l'agressivité ou l'alimentation. Chez les poissons, la position dans la hiérarchie sociale a



été décrite comme affectant l'activité du système monoaminergique. L'activité des neurones sérotonergiques du cerveau augmente généralement chez les poissons subordonnés, un effet probablement dû aux expériences de stress durant les rencontres agressives avec les individus dominants. Ces derniers semblent être reconnus par leur monopolisation de la nourriture et par leur initiative dans tous les comportements agressifs. L'effet de subordination poussé très tôt par la présence de dominants peut être aboli dans des conditions d'isolement social. Après un moment d'isolement, l'augmentation d'appétit montrée par les poissons subordonnés peut être reliée à des changements possibles dans l'activité sérotonergique. Cela confirme les différences développées dans l'activité sérotonergique entre les dominants et les dominés soumis au stress. De plus, l'activité sérotonergique croissante a des effets négatifs sur l'ingéré des poissons subordonnés, effet qui peut être annulé par un isolement social (ϕVIND ϕVERLI *et al.*, 1997).

## **2.5. Méthodes de mesure de l'ingéré chez les poissons**

Les observations directes et les enregistrements vidéos ont été largement employés dans les études concernant des populations de laboratoire tenues en canaux d'eau courante ou en bacs. Ces techniques sont particulièrement utilisées dans le cadre du comportement de recherche alimentaire car des enregistrements permettent d'évaluer les changements de comportement induit par l'introduction de compétiteurs ou de prédateurs. Un point commun à toutes ces études est la taille réduite des groupes de poissons qui excède rarement la dizaine d'individus (THORPE *et al.*, 1992 ; SMITH *et al.*, 1993 ; 1995). Il est aussi possible d'utiliser des nourrisseurs « sur demande » pour obtenir des informations à propos de l'activité alimentaire de plus larges groupes de poissons. Les avantages d'un système informatique de nourrissage « sur demande » sont nombreux, incluant la possibilité d'un enregistrement automatique de longue durée des données sans perturbation des poissons (ALANARA, 1992a,b).

Il a été décrit que l'activité alimentaire pouvait être étudiée de façon plus détaillée en utilisant un système « sur demande » en combinaison avec le marquage du poisson avec des pit-tag individuels. En adaptant l'antenne de l'unité d'enregistrement du "pit-tag" en liaison étroite avec le déclencheur du système de nourrissage « sur demande », il est possible à la fois d'enregistrer les taux d'activité de nourrissage et d'identifier le poisson responsable de l'activation directe du système. Cependant, les données collectées ne donnent pas d'information à propos des quantités totales de nourriture consommée et des différences individuelles de prise alimentaire (BRANNAS et ALANARA, 1993).

La nature de la nourriture consommée peut aisément être déterminée par l'examen du contenu stomacal. Les contenus stomacaux sont habituellement examinés après que le poisson ait été tué. Mais pour certaines espèces, des méthodes non mortelles, comme le lavage gastrique, peuvent permettre une récupération efficace du contenu gastrique (TALBOT, 1985).

Une autre méthode pour déterminer l'ingéré d'un poisson est la méthode morphométrique. Cette méthode repose sur la relation existant entre certaines mesures

morphométriques chez des larves à jeun. Chez les larves de perche, le poids total à jeun et le poids de la tête sont utilisés pour établir une courbe étalon. Le poids de la tête des larves nourries reporté sur cette courbe étalon permet d'estimer leur poids théorique à jeun. La différence entre ce poids théorique et le poids réel mesuré fournit une estimation de la quantité de nourriture ingérée par la larve (PERSON-LERUYET, communication personnelle).

Les deux principales méthodes non-invasives ont été utilisées pour collecter des informations quantitatives au sujet des contenus gastro-intestinaux des poissons. La 1<sup>ère</sup> méthode est basée sur l'incorporation d'un radioisotope dans la nourriture (STOREBAKKEN *et al.*, 1981) et la 2<sup>ème</sup> implique l'utilisation de la radiographie à rayon X. (JOBBLING *et al.*, 1993).

Dans la méthode des radioisotopes, un isotope est ajouté à la nourriture qui est alors donnée aux poissons. La prise alimentaire peut ainsi être estimée par référence à la quantité de radioactivité ajoutée à la nourriture (STOREBAKKEN et AUSTRENG, 1981). La méthode présente plusieurs inconvénients lorsqu'elle est comparée à la technique radiographique plus largement utilisée. D'abord, l'utilisation répandue de radioisotopes n'est pas recommandée du point de vue de la santé, et à moins que des mesures considérables soient prises, le risque de perdre l'isotope dans l'environnement est réel. Par exemple, il n'est pas toujours possible d'obtenir une estimation précise de la radioactivité présente dans la nourriture ingérée quand les tailles de poissons utilisés dans l'expérience varient fortement.

Dans une expérience à petite échelle, l'<sup>131</sup>I semble être un meilleur isotope de marquage que <sup>51</sup>Cr. La nourriture marquée à l'<sup>131</sup>I avait une meilleure activité spécifique que celle marquée au <sup>51</sup>Cr. De plus, l'efficacité de comptage est supposée être plus faible pour <sup>51</sup>Cr que pour <sup>131</sup>I à cause de la différence de décomposition. La demi-vie plus courte de l'<sup>131</sup>I comparée à celle du <sup>51</sup>Cr est un avantage quand le risque de contamination est considéré. L'<sup>131</sup>AgI comme le <sup>51</sup>Cr<sub>2</sub>O<sub>3</sub> sont insolubles dans l'appareil gastro-intestinal et donc, passent non digérés à travers le poisson en un temps relativement court. L'<sup>131</sup>AgI a un désavantage majeur lorsqu'il est utilisé comme indicateur inerte. A la lumière, une partie du <sup>131</sup>I peut se sublimer à cause de l'oxydation. Ainsi, la nourriture radioactive doit être maintenue dans le noir.

Les doses de radiation retrouvées dans les estomacs des poissons traités à l'<sup>131</sup>I ont été mesurées. Une valeur maximum d'environ 8 rem et une valeur principale de 0.6 rem ont été constatées. Ces doses ne peuvent avoir un effet quelconque sur le poisson durant l'expérience et donc ne pas affecter les résultats obtenus (STOREBAKKEN *et al.*, 1981 ; STOREBAKKEN et AUSTRENG, 1988a,b).

La radiographie a été largement utilisée dans les études de la physiologie digestive des poissons, particulièrement pour investiguer l'évacuation gastrique et le transit gastro-intestinal des poissons (TALBOT, 1985).

Il existe des marqueurs particuliers de différents types : ballotini de diverses tailles, etc. D'abord, il est clair que ces marqueurs peuvent être retenus dans le tractus gastro-intestinal pour quelques temps, aussi bien que de passer rapidement à travers le

## **Objectifs**

### 3.Objectifs

Notre travail a pour but de compléter les informations acquises sur le rôle de l'ingéré dans l'hétérogénéité de croissance chez la perche. Nous nous proposons de vérifier l'absence de hiérarchie alimentaire chez les premiers stades de développement de la perche.

Pour la mesure de l'ingéré, nous allons utiliser une méthode de marquage de l'aliment au  $^{14}\text{C}$ . Cette méthode nécessite de travailler sur de petites populations (10-40 individus) et en petit volume ( $\pm 1$  litre). Elle permet une mesure précise de l'ingéré. Nous pourrions vérifier les informations fournies par la méthodes morphométrique.

Au sein d'un circuit spécialement conçu à cet effet, nous allons mesurer l'ingéré des larves dans différentes conditions exacerbant la compétition inter-individuelle (rations réduites et nourrissage à heures fixes). Ces mesures seront réalisées à différents moments de la journée pour avoir un aperçu de ce que mange la larve quotidiennement. Un nourrissage continu sera établi afin que le poisson établisse sans entrave son rythme alimentaire. Nous effectuerons l'expérience sur une population homogène puis sur une population à hétérogénéité forte composée d'individus à taux de croissance différent.

Enfin, l'expérience sera répétée avec des heures de nourrissage fixes dans le but de diminuer l'accessibilité de la nourriture et de mettre une éventuelle hiérarchie alimentaire en évidence.

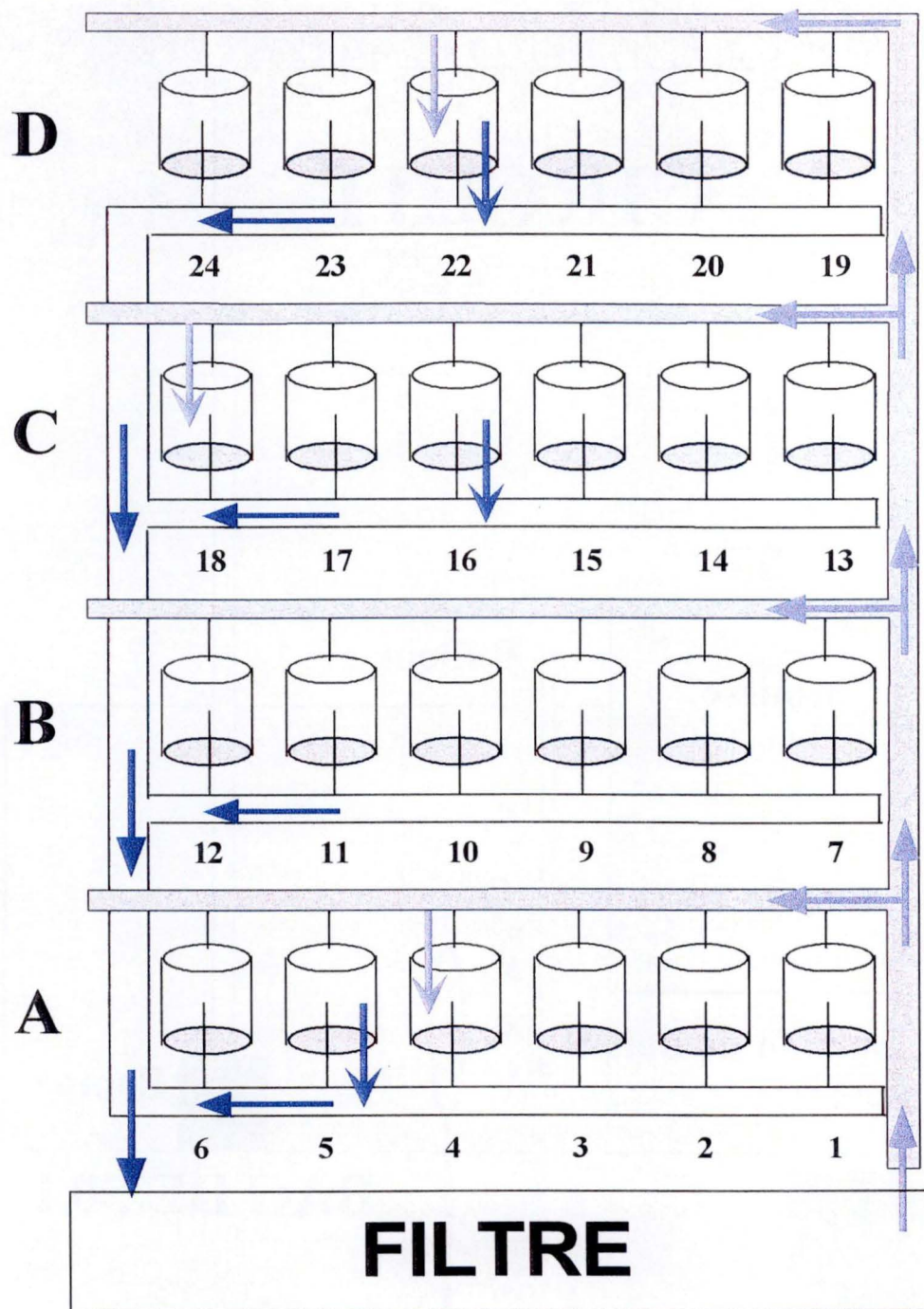
## **Matériel & Méthodes**



Photo 1 : Circuit expérimentale



Photo 2 : Pot du circuit





 Flux d'eau entrant  
 Flux d'eau sortant

Schéma décrivant le circuit fermé. Avec  
 A : prélèvement à 7h (aube)  
 B : prélèvement à 11h (matin)  
 C : prélèvement à 16h (après-midi)  
 D : prélèvement à 22h (crépuscule)  
 Pots 1, 2, 7, 8, 13, 14, 19, 20 : ration restreinte. Ingéré  
 Pots 3, 4, 9, 10, 15, 16, 21, 22, : ration *ad libitum*. Assimilé  
 Pots 5, 6, 11, 12, 17, 18, 23, 24 : ration *ad libitum*. Ingéré

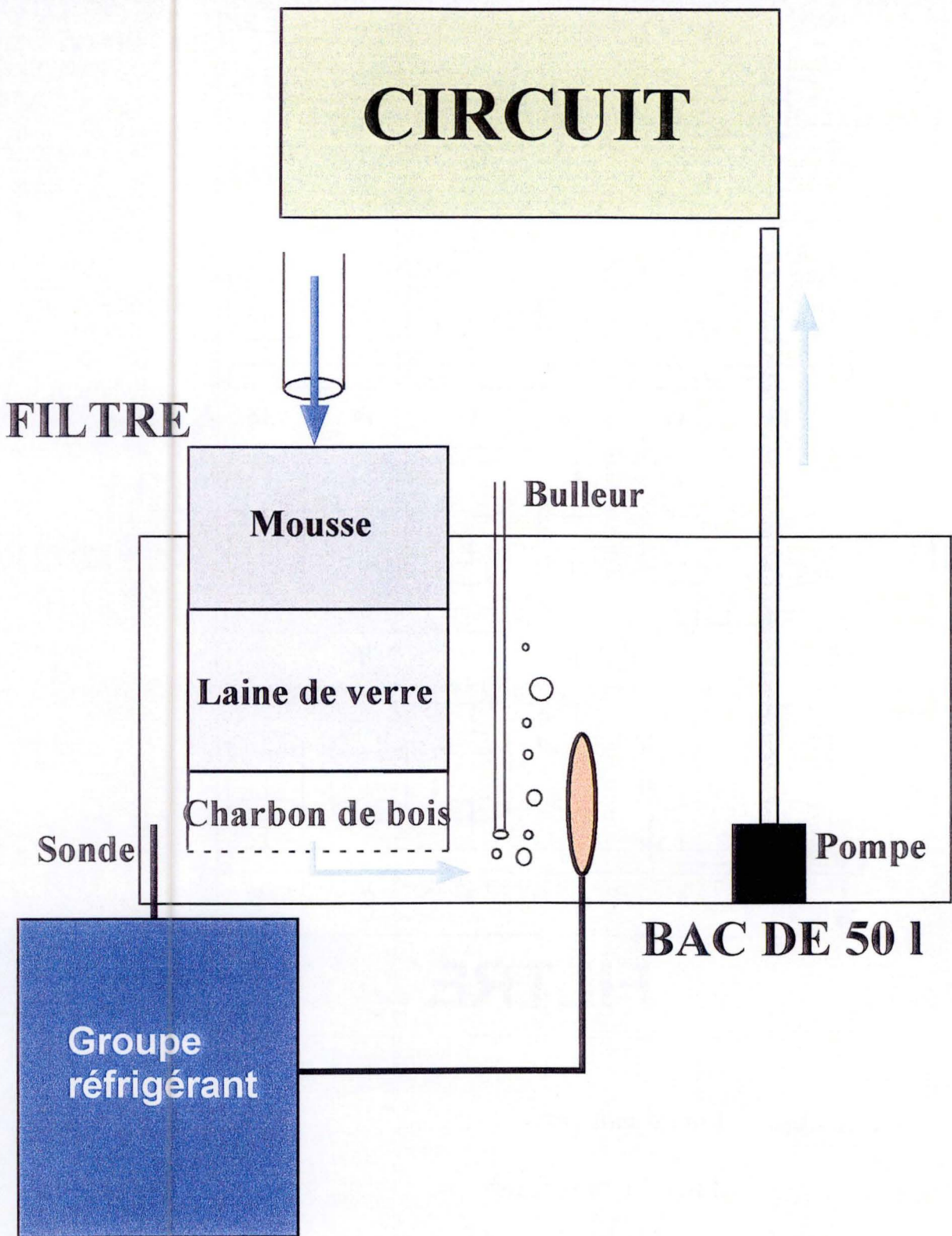


Schéma montrant la structure filtrante du circuit.



## 4. Matériel et méthodes

### 4.1. Dispositif expérimental et origine des larves

Les expériences se déroulent dans un circuit fermé formé de 24 Berlins en verre d'une contenance de 1 litre disposés en 4 rangées de 6 qui sont alimentées chacune par un des 4 tuyaux d'arrivée d'eau. Chaque pot est percé d'un trou par lequel passe un tuyau qui, remontant du fond du pot, se termine dans une des quatre gouttières d'évacuation principales (voir schéma n°1 et photos 1 et 2). Une crépine de 100µm de maille empêche les larves de passer dans le tuyau d'évacuation. L'eau est recueillie dans un filtre d'un volume de 10 litres constitué de charbon actif, de laine de verre et de mousse (voir schéma n°2). L'eau filtrée passe dans un bassin de 50 litres. Dans ce bac, se trouve un diffuseur d'air, un refroidisseur (PolySciences Immersion Chiller Model KR-50A) et une pompe ( Puissance de 200/800 litres par heure. NOVA SICCE SRC ; 35010 S.Pietro in Giu. ; ITALY) Le refroidisseur permet de conserver une température comprise entre 18 et 22 °C dans les pots après réchauffement à l'air ambiant de la pièce. La pompe renvoie l'eau filtrée dans les pots via le tuyau d'arrivée permettant un renouvellement total de l'eau de chaque pot toutes les 25 minutes environ suivant l'ouverture des robinets. L'éclairage est assuré par 4 tubes néons de 58W chacun (8 lumen/m<sup>2</sup>) pour la lumière de pleine journée et par une petite lampe de 40W (2 lumen/m<sup>2</sup>) pour l'aube et le crépuscule.

Les larves de perche âgées de 10 à 35 jours pesaient de 6 à 110mg environ suivant les expériences. Elles ont été élevées à la pisciculture d'Haugimont (Faulx-les-Tombes) à partir d'œufs provenant de l'Eau d'Heure et de la Haute Meuse.

### 4.2. Description des expériences.

Expérience 1 : Mesure de l'ingéré et de l'assimilé chez des larves de 10 jours et de taille homogène en nourrissage « continu » suivant l'heure et la ration alimentaire.

Cette expérience s'est déroulée du 19 au 21 mai 1998. Les larves ont un poids moyen de 8.4 mg mesuré à partir de 20 individus à jeun pris au hasard le jour de l'expérience. Les larves du régime en excès (mangeant *ad libitum*) sont nourries avec une quantité de métranauplii d'*Artemia* correspondant à 10% de leur poids corporel moyen : 67,2mg (poids sec) ou 403,2 mg (poids frais) de métranauplii sont distribuées par pot de 40 individus et par jour. Les larves du régime de restriction sont nourries avec une quantité de métranauplii correspondant à 2 % de leur poids corporel moyen : 6.7 mg (poids sec) ou 40,3 mg (poids frais) de métranauplii sont distribuées par pot de 40

individus et par jour. Le nourrissage se fait continuellement durant toute la période de luminosité.

Pour assurer la ration journalière en métranauplii de la totalité des larves, 5 g de cystes d'*Artemia* sont mis à éclore dans les conditions citées précédemment. Ces 5 g sont gardées dans un litre d'eau salée (30 g de sel/litre). Les volumes d'eau contenant les métranauplii et correspondant aux différentes rations sont calculés : pour les rations à 20%, les 67,2 mg de métranauplii correspondent à 13,44 ml d'eau + métranauplii à donner par pot et par jour. Pour les rations journalières à 2 %, les 6,7 mg de métranauplii correspondent à 1,35 ml d'eau + métranauplii à donner par pot et par jour. Avant tout nourrissage, l'eau et les métranauplii sont mélangés pour homogénéiser la densité de métranauplii.

#### Expérience 2 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 15 jours et de taille hétérogène en nourrissage « continu » suivant l'heure et la ration alimentaire.

Cette expérience s'est déroulée du 10 au 12 juin 1998. Les divers calculs et le protocole sont réalisés de la même manière que dans l'expérience 1.

Le poids moyen des larves est de 12,25mg. 7g d'*Artemia* sont gardées dans 1 litre d'eau salée. Les larves du régime en excès sont nourries à 10% de leur poids corporel : 36,7 mg (poids sec) ou 220mg (poids frais) de métranauplii ou 5,2 ml d'eau + métranauplii sont distribuées par pot de 30 individus et par jour. Les larves du régime de restriction sont nourries à 1% de leur poids corporel : 3,7 mg (poids sec) ou 22 mg (poids frais) de métranauplii ou 0,5 ml d'eau + métranauplii sont distribuées par pot de 30 individus et par jour.

Le nourrissage se fait de façon continue durant toute la période de luminosité.

#### Expérience 3 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 30 jours et de taille hétérogène en nourrissage « continu » suivant l'heure et la ration alimentaire.

Cette expérience s'est déroulée du 15 au 17 juin 1998. Les divers calculs et le protocole sont réalisés de la même manière que dans l'expérience 1.

Le poids moyen des larves est de 43,5mg. 9 g de nauplii sont gardés dans 1 litre d'eau salée. Les larves du régime en excès sont nourries à 10% de leur poids corporel : 87 mg (poids sec) ou 522 mg (poids frais) de métranauplii ou 58 ml d'eau + métranauplii sont distribuées par pot de 20 individus et par jour. Les larves du régime de restriction sont nourries à 1% de leur poids corporel : 52 mg de métranauplii (poids frais) ou 5,8 ml d'eau + métranauplii sont distribuées par pot de 20 individus et par jour.

Le nourrissage se fait de façon continue durant toute la période de luminosité.

#### Expérience 4 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 35 jours et de taille hétérogène en nourrissage ponctuel suivant l'heure et la ration alimentaire.

L'expérience s'est déroulée du 24 au 26 juin 1998. Le poids moyen des larves est de 65mg.

Les larves du régime en excès sont nourries à 10% de leur poids corporel : 97,5 mg (poids sec) ou 585mg (poids frais) de métanauplii ou 53,18 ml d'eau + métanauplii sont distribuées par pot de 15 individus et par jour. Les larves du régime de restriction sont nourries à 1% de leur poids corporel : 9,75 mg (poids sec) ou 58,5 mg (poids frais) de métanauplii ou 5,3ml de métanauplii + eau sont distribuées par pot de 15 individus et par jour.

Le nourrissage se fait uniquement aux heures de prélèvement.

### **4.3.Déroulement pratique des expériences**

Des cystes d'*Artemia* sont incubés durant 24 heures dans 4 litres d'eau contenant 30 g de sel par litre. Une fois écloses et tout au plus une quinzaine d'heures avant l'expérience, les nauplii sont recueillies grâce à du papier filtre de 37 microns. Une certaine quantité de celles-ci dépendant de l'expérience (mais pas plus de 12 g si on veut assurer une bonne survie des nauplii) est transférée dans un litre d'eau auquel est ajouté 30 g de sel, 75 µCu d'acide palmitique marqué au <sup>14</sup>C, 0,5g de levure servant de nourriture et 5 mg d'ampicilline empêchant un développement bactérien trop important. L'acide palmitique sera assimilé par les nauplii et elles seront à leur tour marquées de façon radioactive. Elles seront recueillies avec du papier filtre et rincée à l'eau claire pour éliminer la radioactivité excédentaire. Ces métanauplii marquées serviront de nourriture aux larves de perche le jour de l'expérience uniquement.

Les larves sont transférées à jeun de la pisciculture d'Haugimont environ 48h avant le début de chaque expérience. Au jour -1, les larves sont placées aléatoirement dans les 24 pots du circuit à une densité de 15 à 40 individus par litre suivant l'expérience et la taille des poissons utilisés. Dès la fin du transfert, les larves sont nourries avec des métanauplii d'*Artemia* froides à des rations proches du tiers de leur ration d'expérience. Au jour 0, les morts sont remplacés par des larves maintenues dans un bac de réserve de 30 litres. Elles sont nourries dans les mêmes proportions et au même rythme que le jour de l'expérience avec des métanauplii non marquées.

L'éclairage commence à 6h30 (Le nourrissage débute à la même heure) par une aube artificielle de ¼ heure. A 7h15, l'éclairage de jour s'enclenche pour s'arrêter à 21h45 où le crépuscule artificiel prend le relais jusqu'à 22h30, moment de l'extinction de toute lumière (photopériode L16 :D8).

Le jour 1 correspond au jour de l'expérience et des prélèvements. Ces derniers se font aux mêmes heures pour toutes les expériences :

- à l'aube à 7h : pots 5-6 : ingéré 10 ou 20% ; 3-4 : assimilé 10 ou 20% ; 1-2 : ingéré 1 ou 2%
- au matin à 11h : 11-12 : ingéré 10 ou 20% ; 9-10 : assimilé 10 ou 20% ; 7-8 : ingéré 1 ou 2 %
- l'après-midi à 16h : 17-18 : ingéré 10 ou 20% ; 15-16 : assimilé 10 ou 20% ; 13-14 : ingéré 1 ou 2%
- au crépuscule à 22h : 23-24 : ingéré 10 ou 20% ; 21-22 : assimilé 10 ou 20% ; 19-20 : ingéré 1 ou 2%

A chaque prélèvement, les poissons des 6 pots d'une rangée sont sacrifiés dans des flacons de 30 ml contenant une solution d'éthylène glycol à 1%. L'éthylène glycol a été préféré à d'autres anesthésiants car il n'a pas été constaté dans des essais préliminaires qu'il fasse vomir les larves. Les 4 rangées correspondent aux 4 heures différentes de prélèvement.

Selon l'expérience, les larves sont nourries « en continu » de manière à ce qu'il y ait toujours présence de métanauplii nageantes dans chaque pot (10-12 nourrissages/jour) ou à des heures fixes avec des métanauplii marquées au  $^{14}\text{C}$ . Dans chaque rangée, les poissons sont répartis en 2 régimes différents : les poissons des 4 premiers pots sont nourris en excès à 10 ou 20% du poids corporel suivant le degré de développement des poissons de l'expérience et ceux des 2 derniers en restriction alimentaire à 10% de la ration, soit 1 ou 2 % du poids corporel suivant les mêmes raisons.

Les larves de 2 des 4 premiers pots et celles des 2 derniers servent à des mesures d'ingéré. Les larves des 2 pots restants sont utilisées pour des mesures d'assimilé (mais par manque de temps, les assimilés n'ont pu être traités).

#### **4.4.Mesure de l'ingéré individuel.**

Les larves sont pesées individuellement au dixième de mg au moyen d'une balance électronique (Mettler AE 260 DeltaRange) et placées dans des tubes individuels Kartell). Elles sont alors séchées dans une étuve à  $60^{\circ}\text{C}$  durant une journée jusqu'à dessiccation complète. Chaque larve est dissoute à l'aide de 0.5 ml de Lumasolve (LUMAC LSC ;hydroxyde d'ammonium quaternaire/toluène, Groningen-The Netherlands). Durant ce processus, les échantillons sont passés 2 fois au Vortex pour aider les constituants à se disperser et à s'exposer au Lumasolve. Une fois la larve dissoute, 0,3 ml d'acide acétique sont rajoutés pour compléter la dissolution des larves. Pour permettre une lecture de la radioactivité, 4,5 ml de liquide scintillant (Aqualuma LUMAC-LSC) sont ajoutés à chaque échantillon avant leur passage au compteur à scintillation. (Beckman LS 6000IC).

Le principe de la scintillation liquide est :

- Les électrons sont émis à très haute vitesse. Ils réagissent avec les molécules du solvant. Ils heurtent les électrons du solvant. Les électrons du solvant montent à des niveaux d'énergie plus élevés.
- Cette énergie captée par le solvant va être captée par des substrats scintillants qu'on ajoute au solvant. Quand ces substrats sont excités, ils ont suffisamment d'énergie pour qu'en retombant à leur état fondamental, il y ait émission de lumière.
- Ces photons vont être détectés par un photomultiplicateur qui transforme l'énergie lumineuse en courant électrique. C'est ce courant électrique qui est détecté et mesuré.

La radioactivité peut être donnée en CPM ou en DPM. Les CPM sont égaux au nombre de coup par minute.

Pour nos expériences, les résultats sont donnés en DPM. Les DPM sont le nombre de désintégration atomique par minute.

L'efficacité de comptage est égale à  $((\text{nombre de CPM}/\text{nombre de DPM}) * 100)$

Rem. : Le point de quenching : cela se produit quand il y a présence de molécules dans l'échantillon qui absorbent soit les électrons  $\beta$  soit les photons émis par le substrat scintillant. Si le solvant est capable d'absorber l'énergie des électrons  $\beta$  sans le transmettre, le signal disparaît en partie. Cela a un effet sur l'efficacité de comptage (elle varie en fonction de l'échantillon et du solvant). La solution est de réaliser un standard interne : On ajoute une molécule standard dont on connaît le nombre de DPM dans l'échantillon non réactif. On mesure le nombre de CPM. On calcule l'efficacité (si elle vaut 75%, il y a 25% de quenching). Mais ici, le compteur possède un programme permettant directement de détecter le quenching.

Pour chaque expérience, à la 1<sup>ère</sup> et à la dernière heure de prélèvement, une certaine quantité de métabolites radioactifs est prélevée pour permettre l'établissement de 2 courbes étalons. Les 2 courbes permettent de contrôler si la radioactivité des métabolites ne fluctue pas au cours de la journée.

Le but d'une courbe étalon est de mettre en relation une certaine radioactivité (exprimée en DPM) avec un certain poids de métabolites ce qui nous permet de connaître la quantité de métabolites ingérée par les larves au regard de leur taux de radioactivité.

Pour chaque courbe étalon, 5 mg de métabolites marquées sont pesés à la balance électronique. Ceux-ci sont dilués dans 2,5 ml de Lumasolve et donne la solution 1 (1 mg de métabolites correspondant à 500 $\mu$ l de solution). Diverses dilutions sont réalisées :

- 0,1 mg d'*Artemia* = 50 $\mu$ l de solution 1 dilués dans 450 $\mu$ l de Lumasolve

- 0,2 mg	= 100 $\mu$ l/400 $\mu$ l
- 0,3 mg	= 150 $\mu$ l/350 $\mu$ l
- 0,4 mg	= 200 $\mu$ l/300 $\mu$ l
- 0,5mg	= 250 $\mu$ l/250 $\mu$ l
- 1 mg	= 500 $\mu$ l

100 $\mu$ l de la solution 1 sont dilués dans 900 $\mu$ l de Lumasolve et donne la solution 2. Diverses dilutions de cette solution sont réalisées :

- 0,01 mg d'*Artemia* = 50 $\mu$ l de solution 2 dilués dans 450 $\mu$ l de Lumasolve

- 0,02 mg	= 100 $\mu$ l/400 $\mu$ l
- 0,03 mg	= 150 $\mu$ l/350 $\mu$ l
- 0,04 mg	= 200 $\mu$ l/300 $\mu$ l
- 0,05 mg	= 250 $\mu$ l/250 $\mu$ l

A toutes ces dilutions sont ajoutés 0,3 µl d'acide acétique et 4,5 ml de liquide scintillant avant d'être passés au compteur à scintillation.

Des « blancs » ont été réalisés avec des Artemia non marquées diluées dans les mêmes conditions que les Artemia marquées pour obtenir les valeurs « 0 » de radioactivité.

Pour l'expérience 1, les contenus stomacaux et le reste des larves sont traités séparément et passés au compteur à scintillation afin de mesurer la quantité de radioactivité ingérée et la radioactivité déjà assimilée dans les tissus. Mais les résultats nous sont parvenus trop tard pour être efficacement exploités.

#### **4.5. Analyse des données**

Les données expérimentales ont été traitées par un test de Bartlett (pour  $\alpha = 0,05$ ) pour vérifier l'homogénéité des variances de chaque échantillon. Ensuite, les données ont été soumises à un test d'analyse de la variance à un critère de classification (ANOVA) assorti d'un test de Fisher,  $P = 0,05$ ) en utilisant un logiciel intégré à EXCEL 7.0 pour Windows 95 (PC Pentium 200 mhz.)

## **Résultats**

## 5. Résultats

Dans les 4 expériences réalisées, les larves n'ont pas montré de difficulté particulière à s'adapter à leur nouvel environnement à la suite de leur transfert de la pisciculture d'Haugimont au circuit expérimental. Elles ont commencé à s'alimenter 2 heures après leur transfert dans les bacs expérimentaux. Le lendemain, le nombre de morts à remplacer par pot excédait rarement 2 à 3 individus. Aucune agressivité ni cannibalisme excessif n'ont été constatés. Tout ceci laisse à penser que les larves n'ont pas subi ces stress trop importants et que leur comportement alimentaire n'a pas été modifié.

### **5.1. EXPERIENCE 1. : Mesure de l'ingéré chez des larves de 10 jours et de taille homogène en nourrissage continu suivant l'heure et la ration alimentaire**

#### 5.1.1. Courbe étalon

La relation obtenue entre le poids d'*Artemia* et les DPM mesurés est linéaire ( $R^2 = 0,999$ ).

Les *Artemia* ont absorbé l'acide palmitique marqué, les DPM varient entre 152,38 pour 0,01mg et 9741,7 pour 1g.

La courbe étalon réalisée le matin n'a pas montré de différence significative avec la courbe étalon du soir. L'ingéré a été calculé à partir de l'équation de la droite de calibration du matin dont le coefficient de corrélation était meilleur. La radioactivité contenue dans les métabolites d'*Artemia* n'a pas varié au cours de la journée.



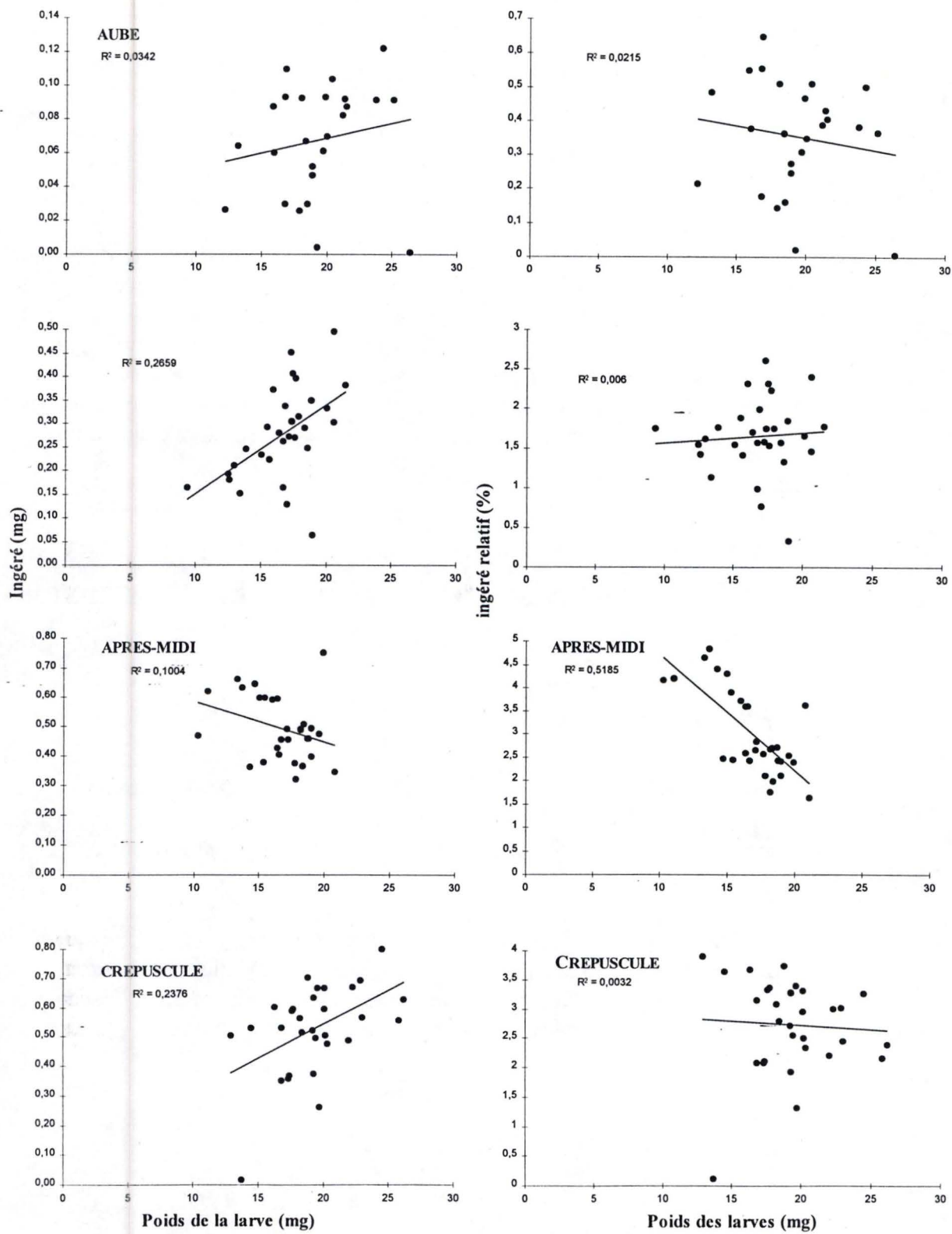


Figure 1.1. : Ration à 20% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 1)

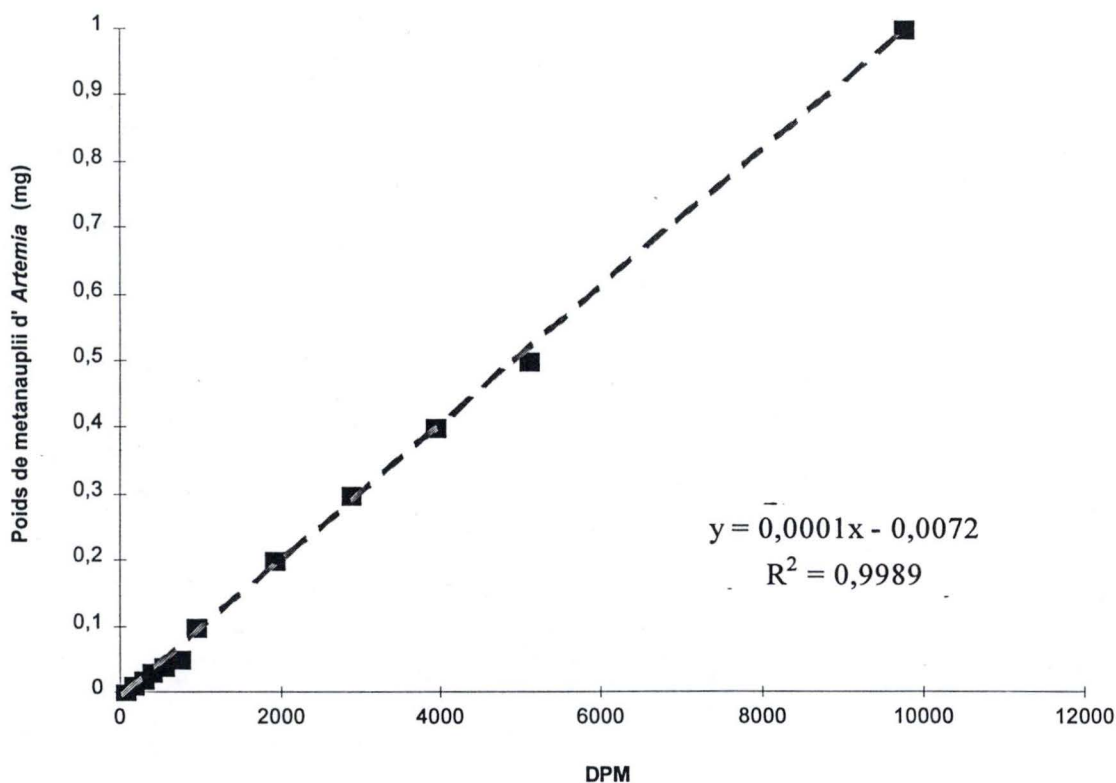


Fig.1 Courbe étalon représentant la radioactivité en DPM par mg de métauuplii d'*Artemia*.

### 5.1.2. Caractéristiques de la population de larves étudiée

Le poids moyen des individus est de  $16,81 \pm 3,1$  mg et le coefficient de variation vaut 18,4%, ce qui équivaut à une population homogène sans individu de taille extrême (jumpers). En annexe, le graphique ?? montre la répartition des classes de taille et leur ingéré moyen dans la population.

### 5.1.3. Tests sur les duplicats

#### 5.1.3.1 Ration 20%

L'ingéré individuel est calculé à partir des DPM mesurés par la formule  $y = 0.0001x - 0.0072$  fournie par la courbe étalon.

L'homogénéité des variances d'ingéré individuel des 2 réplicats de chaque condition a été éprouvée par un test de Bartlett ( $X^2_{théor.} = 5,99$  pour un  $\alpha = 0,05$  et  $k = 2$ ). Toutes les variances étant homogènes, des Anovas 1 avec un test de Fisher ( $p = 0,05$ ) ont été réalisés et aucune différence significative n'a été trouvée entre les 2 échantillons

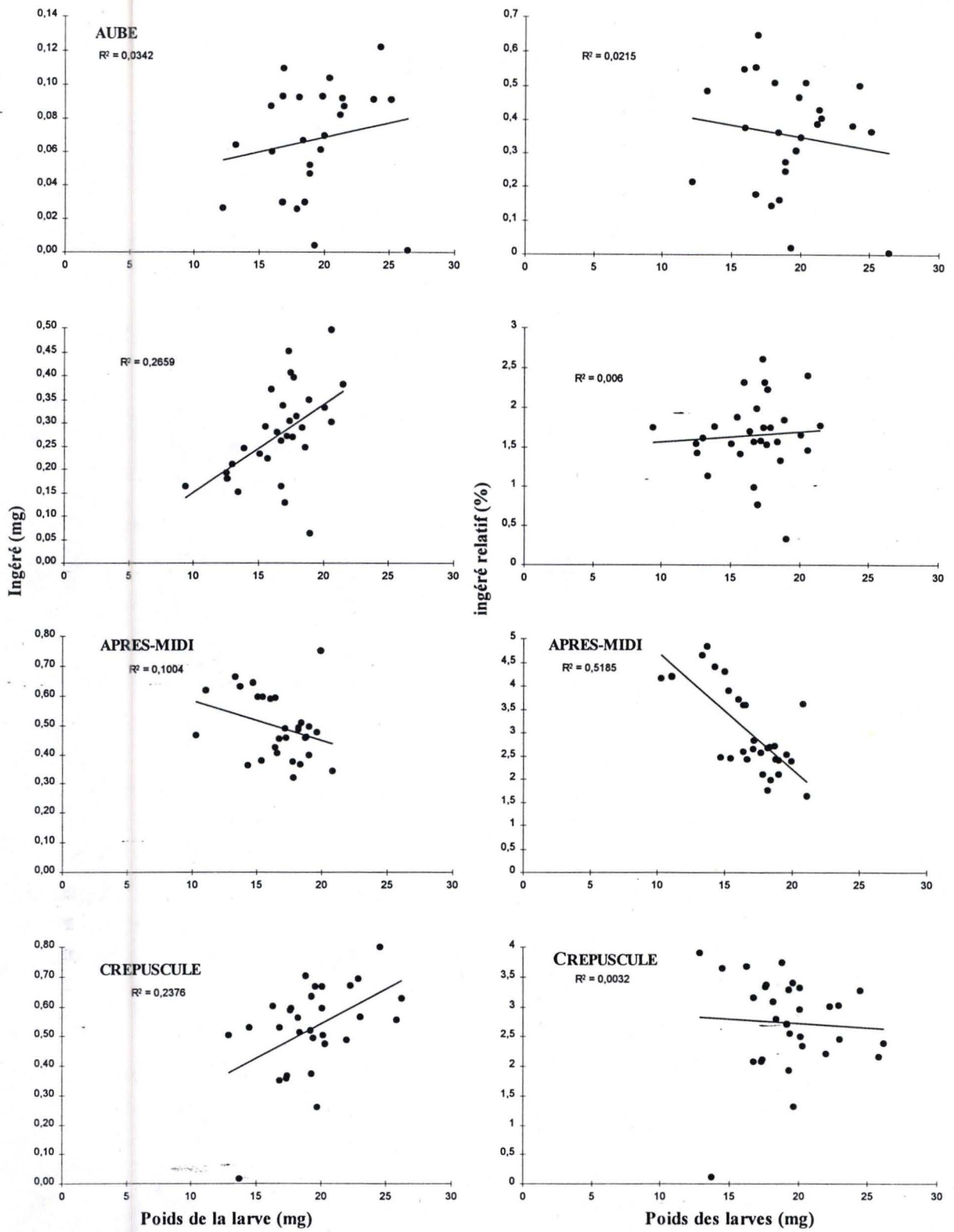


Figure 1.2. : Ration à 2% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 1)

d'un même duplicat ( $p > 0,05$ ). Les 2 échantillons de chaque duplicat ont été traités comme un seul groupe. (Annexes 1.3 à 1.6)

### 5.1.3.2 la ration 2%

L'homogénéité des variances a également été vérifiée par un test de Bartlett ( $X^2_{\text{théor.}} = 5,99$  pour un  $\alpha = 0,05$  et  $k = 2$ ) et une Anova 1 avec un test de Fisher ( $p = 0,05$ ). Aux prélèvements du matin et du crépuscule une différence significative a été trouvée entre les deux réplicats ( $p=0,022$  et  $p=5,07 \cdot 10^{-9}$ ). Dans les deux cas un des deux réplicats présentait un ingéré moyen dix fois supérieurs aux autres pots de la condition "2 %" (1,73 mg contre 0.165 mg). Cette différence provient d'une erreur de nourrissage (ration d'*Artemia* distribuée trop importante). Nous avons décidé de ne pas tenir compte de ce réplikat pour le traitement des résultats.

### 5.1.4. Mesure de l'ingéré

Tableau 1 : Moyenne, Ecart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) pour chaque condition et prélèvement

Heure	2%			20%		
	moyenne(mg)	E.T.(mg)	C.V.(%)	moyenne(mg)	E.T.(mg)	C.V.(%)
7h	0,084	0,035	42,344	0,067	0,033	49,048
11h	0,071	0,053	76,325	0,277	0,098	35,584
16h	0,043	0,020	47,095	0,491	0,108	21,999
22h	0,061	0,035	58,448	0,527	0,154	29,140

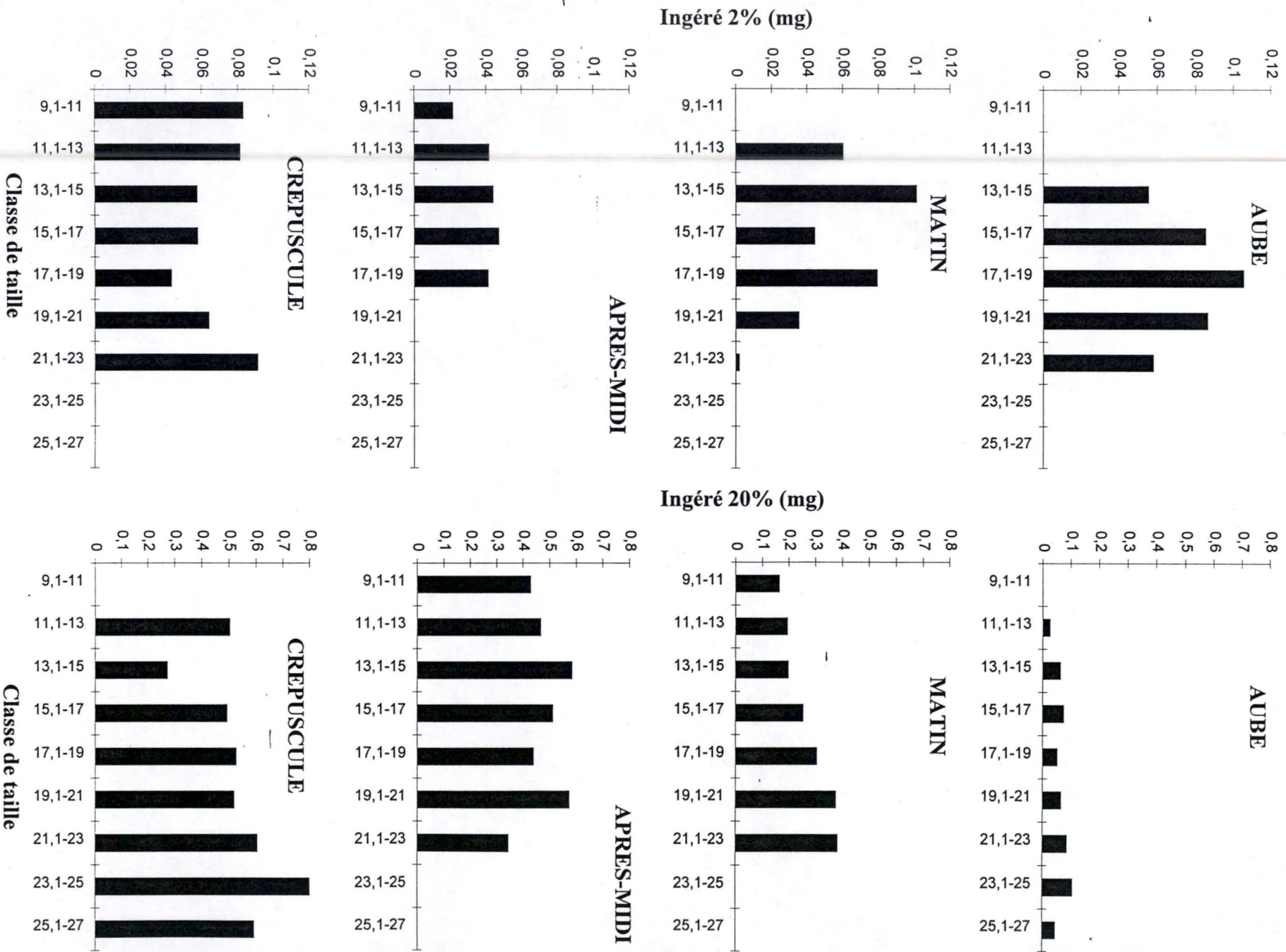
#### 5.1.4.1 Ingéré à 20%

La figure 1.1 (gauche) représente l'ingéré individuel (mg) en fonction du poids. Pour chaque figure, la courbe de régression et le coefficient de corrélation sont indiqués. Les valeurs des coefficients de corrélation allant de 0.0342 à 0.2659 ne montrent pas de corrélation. La variation d'ingéré dans la population ne peut être expliquée par la variation de poids uniquement.

La figure 1.1 (droite) représente l'ingéré relatif (Ingéré/ poids corporel)\*100 en fonction du poids.

Pour l'ingéré relatif, aucune corrélation particulière n'a été décelée après tracé des courbes de régression linéaire, les coefficients de régression allant de 0.006 à 0.5185. En générale, les droites présentent une pente négative.

La figure 1.3 représente les histogrammes indiquant l'ingéré moyen par classe de taille (largeur de classe = 2 mg) ont été réalisés au cours de la journée. Dans toutes les



classes de taille, l'ingéré augmente entre l'aube, où les poissons mangent très peu et le reste de la journée.

Les ingérés de chaque condition ont été moyennés et sont représentés sur la figure 5 en fonction des heures de prélèvement. Il montre également que l'ingéré augmente tout au long de la journée (valeurs voir tableau 1). L'ingéré augmente régulièrement jusqu'au prélèvement de 16h. l'augmentation entre 6h et 22h est faible. Un test de Bartlett ( $X^2_{\text{théor.}}=9,49$ ,  $\alpha = 0,05$  et  $k = 4$ ) et une Anova 1 ont été effectués entre les différentes heures de prélèvement et ils montrent que l'ingéré augmente significativement entre ces heures ( $p=6,78*10^{-32}$  pour  $p = 0,05$ ) (Annexe 1.10).

#### 5.1.4.2 Ingéré à 2%

La figure 1.2 représente l'ingéré individuel brut (mg) en fonction du poids. La figure 3b représente l'ingéré relatif ((Ingéré/ poids corporel)\*100) en fonction du poids

Pour l'ingéré brut, aucune corrélation n'a été décelée entre le poids de nourriture absorbée et le poids du poisson après tracé des courbes de régression, les  $R^2$  allant de 0.0123 à 0.0888.

Pour l'ingéré relatif, aucune corrélation ne se dégage des graphiques et des droites de régression ( $R^2$  entre 0,0004 et 0.105), pour aucune heure de mesure.

Les histogrammes (figure 1.3) des ingérés en fonction des classes de taille ne semble pas montrer d'augmentation dans l'ingéré au cours de la journée mais bien un taux plus bas au prélèvement de l'après-midi (voir tableau 1) et ce, dans toutes les classes de taille.

L'ingéré est significativement différent ( $3,29*10^{-10}$ ) entre les 4 heures de prélèvement. Cependant, on n'observe pas d'évolution constante. Maximum à 7h, il diminue jusque dans l'après-midi (16h) et augmente à 22h.(Annexe 1.9)

#### 5.1.4.3 Comparaison 20% et 2%

A l'aube, l'ingéré moyen n'est pas significativement différent dans les 2 conditions ( $p = 0,08$ ). La différence entre les deux augmente au cours de la journée (11h  $p = 1,9*10^{-12}$ ; 16h  $p = 1,75*10^{-29}$ ). (Figure 5 ; Annexes 1.7 et 1.8)

L'ingéré augmente dans la condition 20% alors qu'il reste en dessous de 0,1 mg dans la condition 2%.

L'évolution de l'ingéré dans chaque classe de taille, pour chaque condition et à chaque heure de prélèvement est indiqué à l'annexe 1.2.

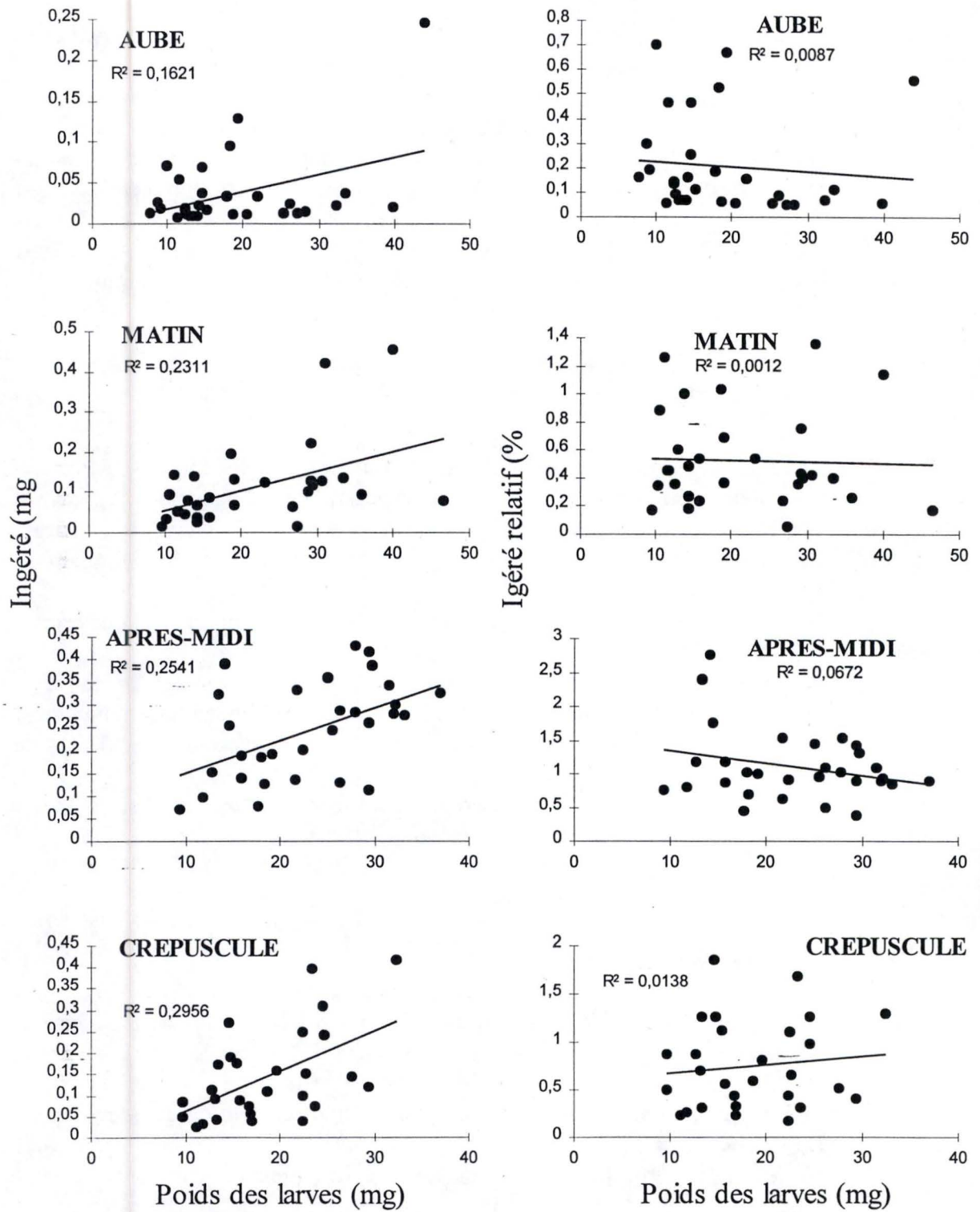


Figure 2.1. : Ration à 10% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 2)

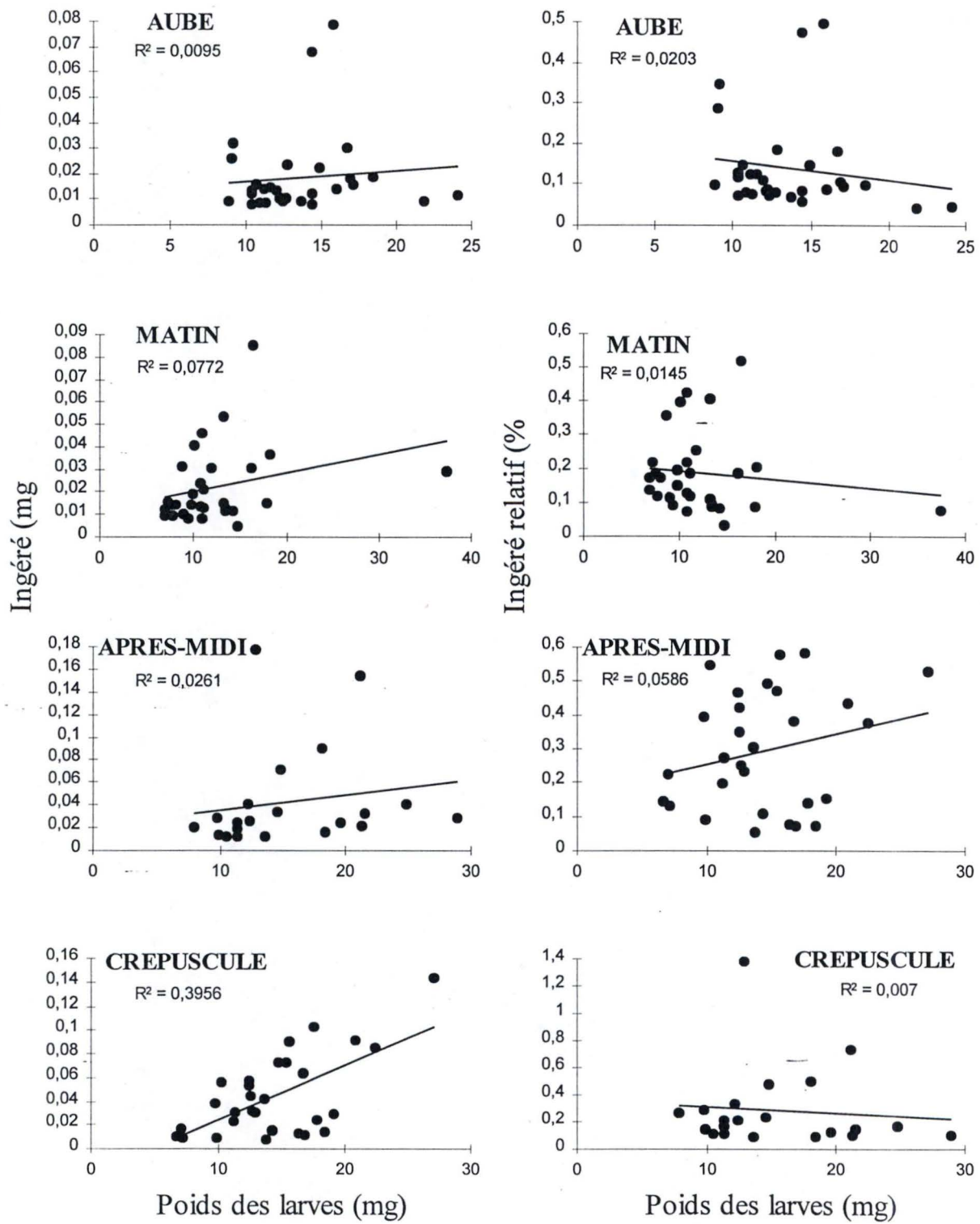


Figure 2.2. : Ration à 1% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 2)



## 5.2.EXPERIENCE 2 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 15 jours et de taille hétérogène en nourrissage « continu » suivant l'heure et la ration alimentaire.

### 5.2.1.Courbe étalon

La relation obtenue entre le poids d'*Artemia* et les DPM mesurés est linéaire ( $R^2 = 0.998$ )

Aucune différence significative entre la courbe étalon du matin et celle du soir n'est apparue. L'ingéré a été calculé à partir de l'équation de la droite de calibration du matin dont le coefficient de corrélation était plus élevé.

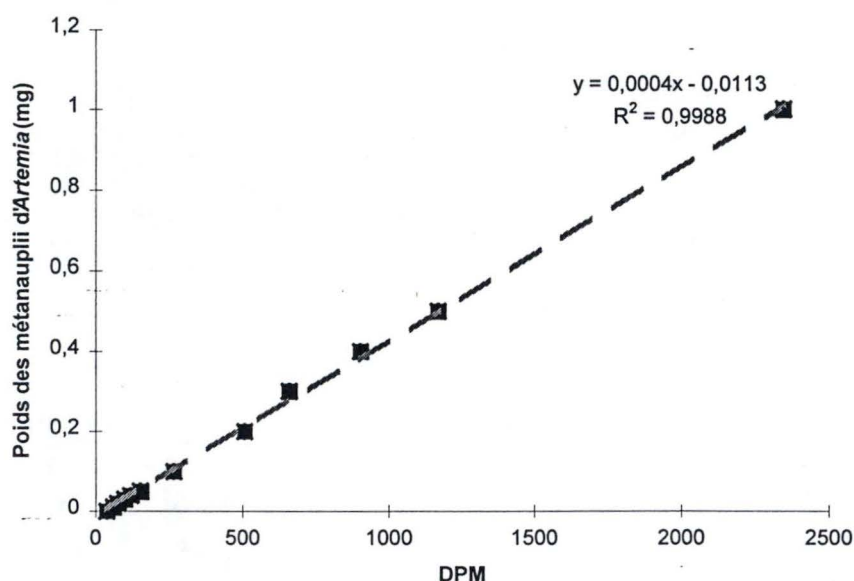


Fig.2 : Courbe étalon représentant la radioactivité en DPM par mg de métranauplii d'*Artemia*.

### 5.2.2.Caractéristiques de la population de larves étudiée

Le poids moyen des individus est de  $17,31 \pm 7,79$  mg et le coefficient de variation vaut 45,018%, ce qui traduit une population plus hétérogène que dans la 1<sup>ère</sup> expérience.

### 5.2.3.Test sur les duplicats

L'ingéré individuel est calculé à partir des DPM mesurés, par la formule  $y = 0,0004x - 0,0113$  fournie par la courbe étalon.

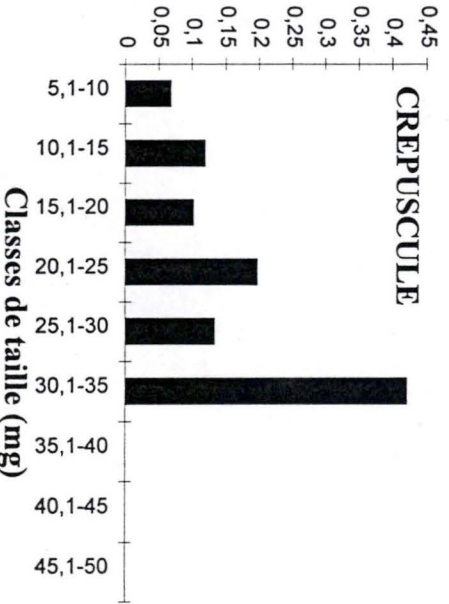
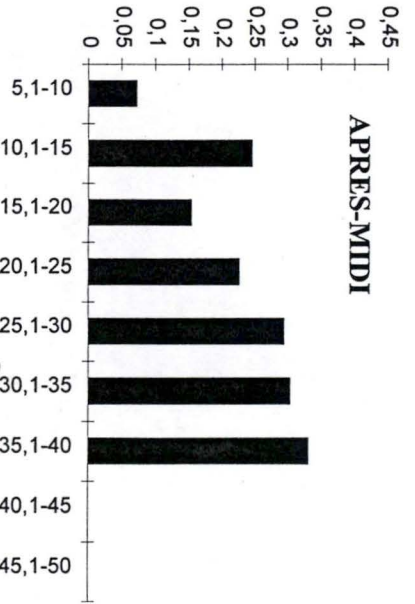
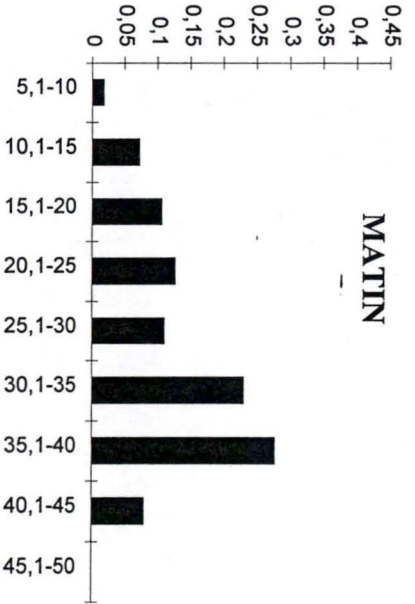
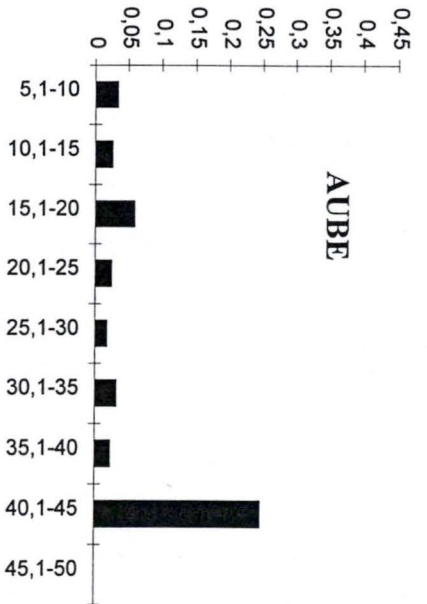
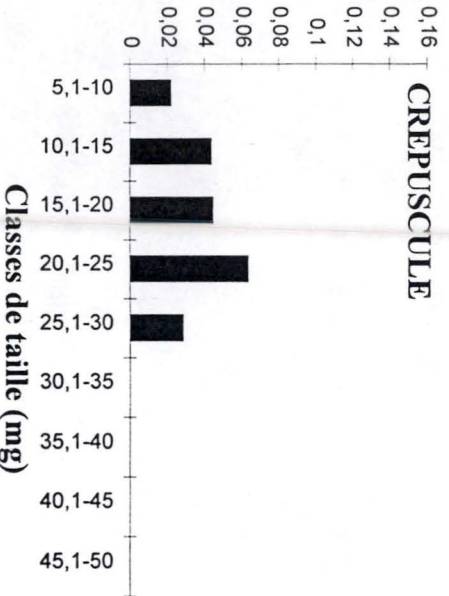
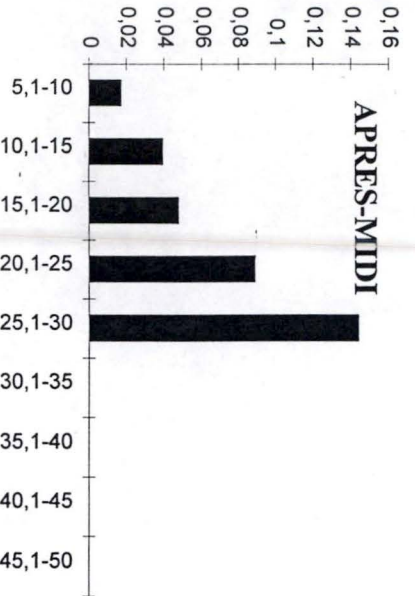
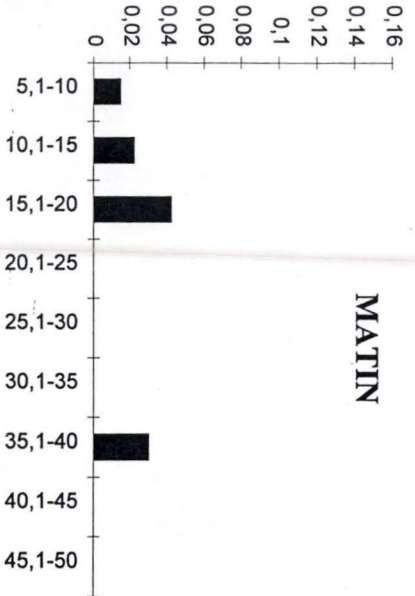
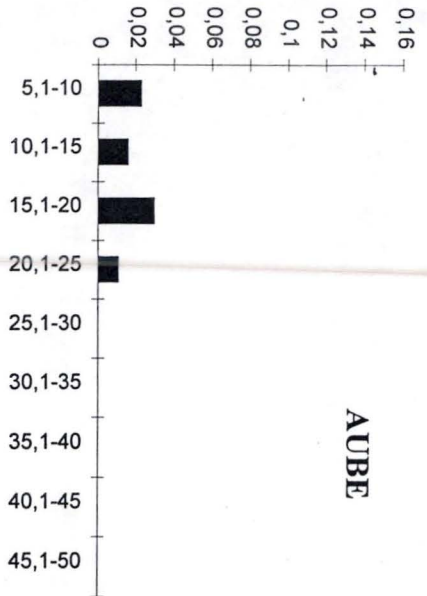


Figure 2.3. : Ingéré (mg) par classe de taille (mg) : gauche : 1%  
droite : 10%  
(expérience 2)

Les duplicats de toutes les conditions ont subi un test de Bartlett ( $X^2 = 5,99$ ;  $\alpha = 0,05$  et  $k = 2$ ) sur l'égalité de leur variance avant d'être soumis à une Anova 1 assortie d'un test de Fisher ( $p = 0,05$ ).

Aucun des 2 échantillons d'un même duplicats aussi bien en ration 10% qu'en ration 1% n'ont été testé significativement différents. Chaque duplicat a été traité comme un seul groupe. (Annexes 2.3 à 2.6)

#### 5.2.4. Mesure de l'ingéré

Tableau 2 : Moyenne, Ecart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) pour chaque condition et prélèvement.

	1%			-10%		
	moyenne (mg)	E.T.(mg)	C.V.(%)	moyenne(mg)	E.T.(mg)	C.V.(%)
7h	0,018	0,016	89,023	0,037	0,048	130,101
11h	0,021	0,017	78,080	0,113	0,101	89,902
16h	0,044	0,034	77,307	0,244	0,106	43,676
22h	0,042	0,045	106,216	0,143	0,106	74,622

##### 5.2.4.1. Ingéré à 10%

Sur la figure 2.1, les poids sont reportés en fonction de l'ingéré brut dans la colonne de gauche et en fonction de l'ingéré relatif dans la colonne de droite. Aucune corrélation positive n'a été mise en évidence. Bien que les pentes des nuages de points soient positives pour l'ingéré brut, la tendance s'inverse en ingéré relatif. Cependant, il n'y a aucune corrélation.

A la figure 2.3, des histogrammes d'ingéré moyen en fonction de classe de taille (largeur de classe = 5mg) montrent que les larves mangent peu à l'aube (7h) avant d'augmenter pour l'ensemble des classes de taille. Au crépuscule (22h), la consommation diminue légèrement.

Cette évolution est confirmée par la figure ?b en apparence.

Les Anovas 1 ( $p = 1,7373 \cdot 10^{-12} < 0,05$ ) effectuées sur les moyennes de chaque heure montrent que l'ingéré évolue significativement au cours de la journée.

##### 5.2.4.2. Ingéré à 1%

Dans la figure 2.2, aucune corrélation positive n'a été mise en évidence ( $R^2$  de 0,095 à 0,395). Bien que les nuages de points soient tous positifs pour l'ingéré brut, la tendance s'inverse en ingéré relatif (sauf l'après-midi à 16h où elle est positive) ou aucune corrélation n'est mise en évidence.

L'évolution de l'ingéré moyen entre chaque heure, calculée par une Anova 1 montre qu'il est significativement différent ( $p = 0,0083 < 0,05$ ) (Annexe 2.9).

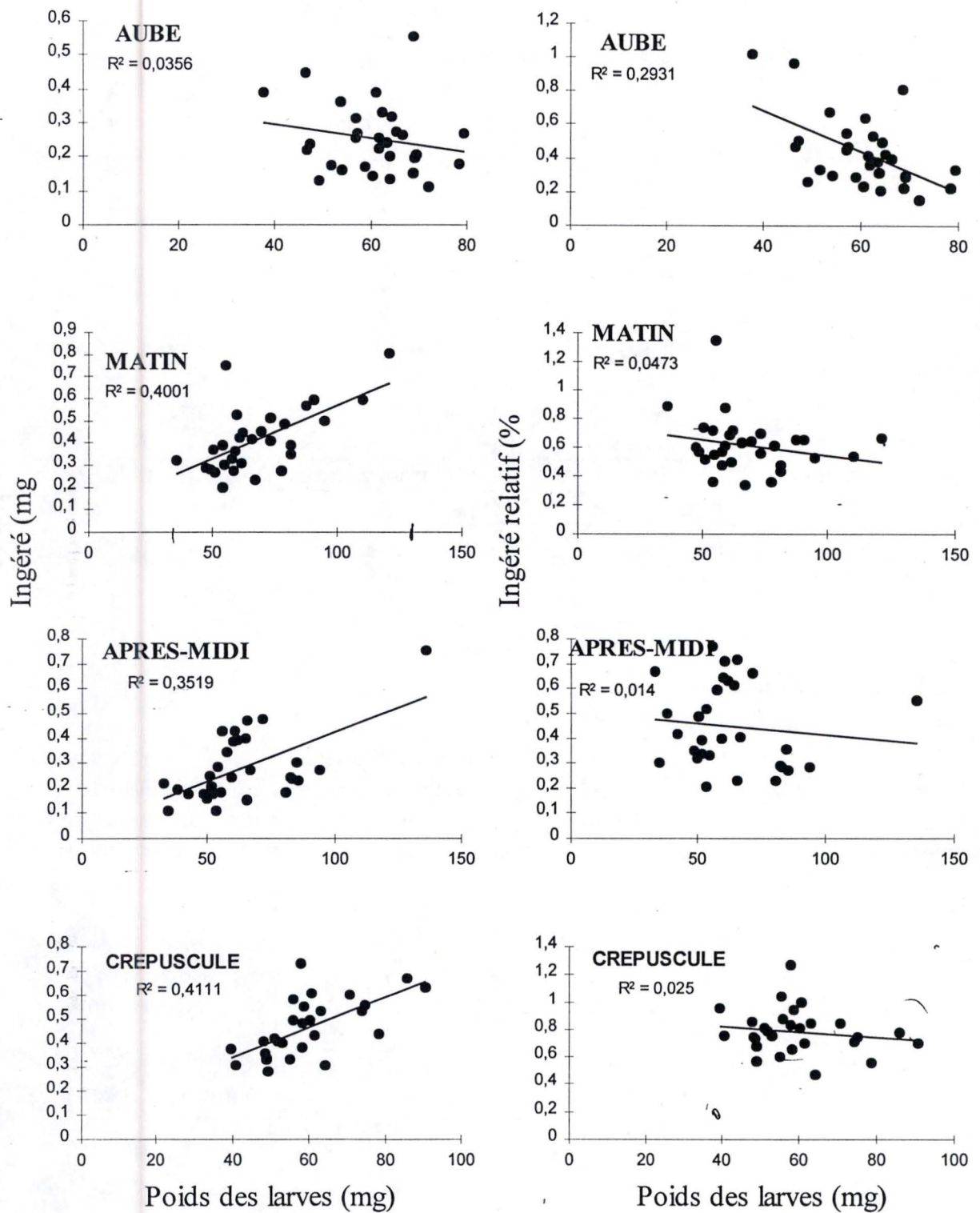


Figure 3.1. : Ration à 10% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 3)

L'évolution de l'ingéré dans chaque classe de taille, pour chaque condition et à chaque heure de prélèvement est indiqué à l'annexe 2.2.

#### 5.2.4.3. Comparaison 10% et 1%

Les ingérés moyen des 2 conditions, 1 et 10 %, pour le repas à l'aube, ne montre pas de différence significative ( $p = 0,065 > 0,05$ ) après une analyse par Anova 1.

### **5.3. EXPERIENCE 3 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 21 jours et de taille hétérogène en nourrissage « continu » suivant l'heure et la ration alimentaire.**

#### 5.3.1. Courbe étalon

La relation obtenue entre le poids d'*Artemia* et les DPM mesurés est linéaire ( $R^2 = 0.991$ )

Aucune différence significative entre la courbe étalon du matin et celle du soir n'est apparue. L'ingéré a été calculé à partir de l'équation de la droite de calibration du matin dont le coefficient de corrélation était plus élevé.

La radioactivité des métranauplii d'*Artemia* n'a pas varié au cours de la journée.

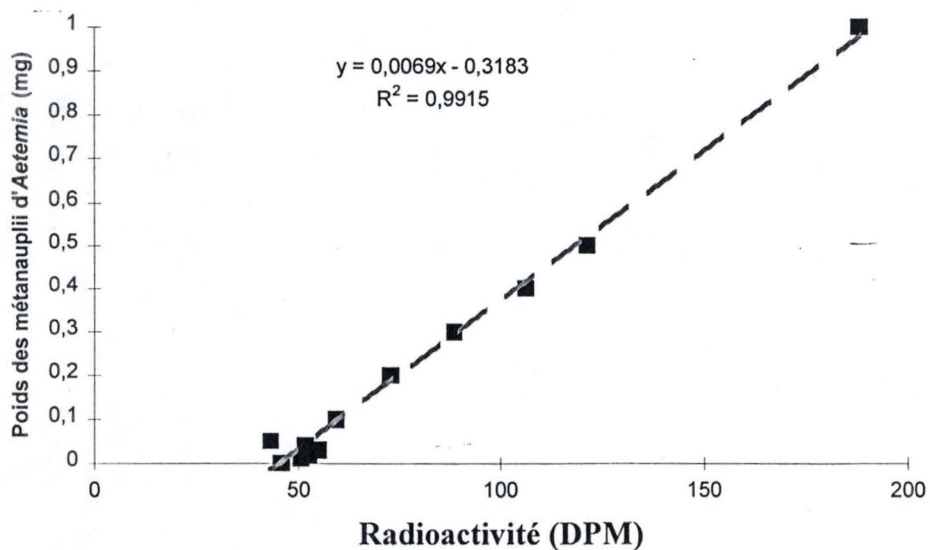


Fig. 3 : courbe étalon représentant la radioactivité en DPM par mg de métranauplii d'*Artemia*

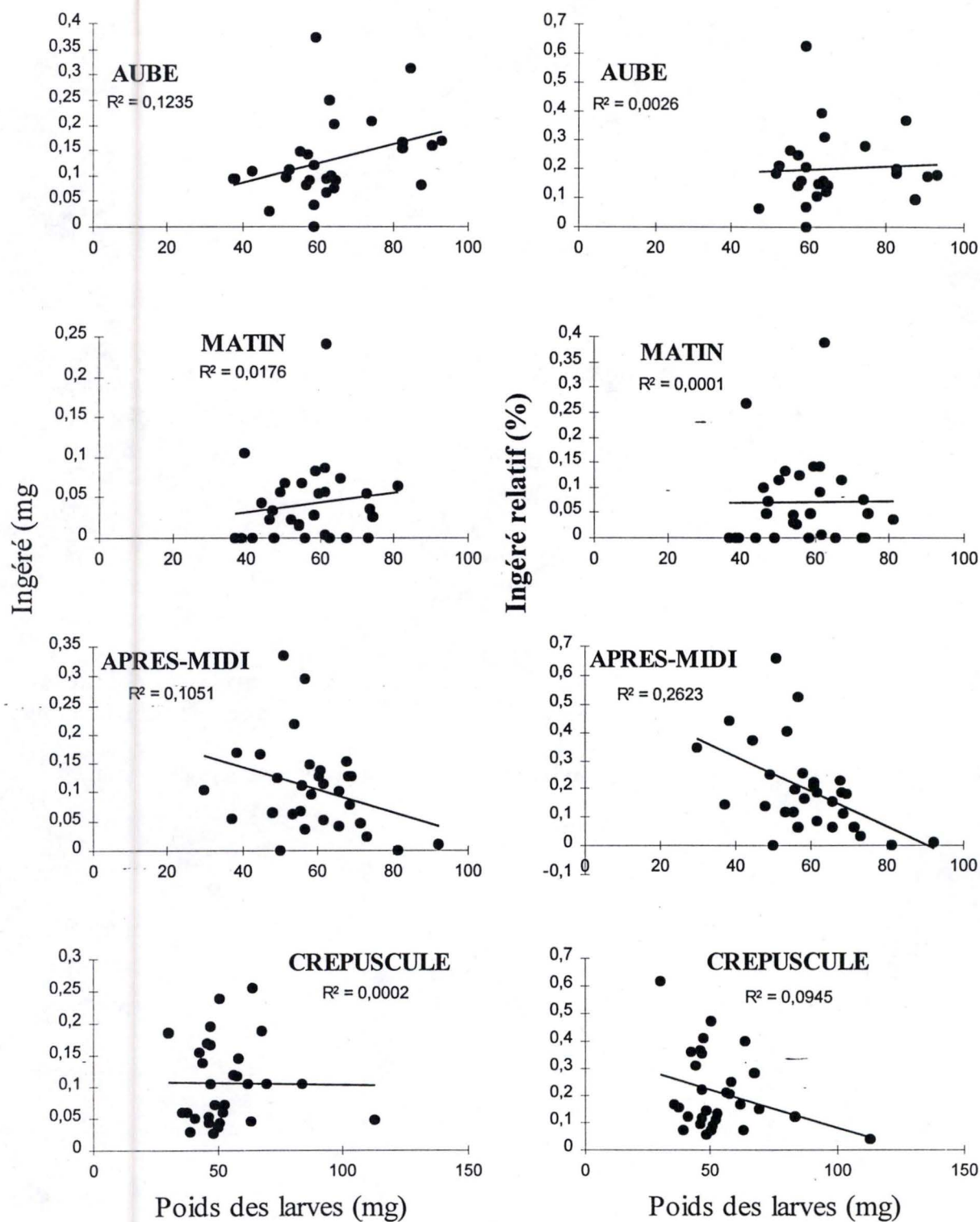


Figure 3.2. : Ration à 1% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 3)

Le marquage des *Artemia* de cette expérience est beaucoup moins prononcé que dans les deux premières, ce qui nous fait perdre de la précision dans les mesures d'ingéré.

### 5.3.2. Caractéristiques de la population de larves étudiée

Le poids moyen des individus est de  $60,6 \pm 15,41$  mg et le coefficient de variation est de 25,44%, ce qui est une population faiblement hétérogène.

### 5.3.3. Tests sur les duplicats

L'ingéré est calculé à partir des DPM mesurés, par la formule  $y = 0,0069x - 0,3183$  fournie par la courbe étalon.

Les duplicats de toutes les conditions ont subi un test de Bartlett ( $X^2 < 5,99$ ) sur l'égalité de leur variance avant d'être soumis à une Anova 1 assortie d'un test de Fisher ( $p > 0,05$ ). Aucun des 2 échantillons d'un même duplicat aussi bien en ration 10% qu'en ration 1% n'ont été testé significativement différent. Chaque duplicat a été considéré comme un seul groupe. (annexes 3.3 à 3.6)

### 5.3.4. Mesure de l'ingéré

Tableau 3. : Moyenne, Ecart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) pour chaque duplicat de chaque condition.

	1%			10%		
	moyenne (mg)	E.T. (mg)	C.V.(%)	moyenne (mg)	E.T. (mg)	C.V.(%)
7h	0,130	0,081	62,574	0,252	0,102	40,402
11h	0,041	0,048	115,993	0,412	0,145	35,306
16h	0,113	0,075	66,705	0,280	0,137	49,221
22h	0,106	0,064	60,960	0,459	0,120	26,281

#### 5.3.4.1 Ingéré à 10%

Aucune corrélation positive n'a été mise en évidence. Bien que les pentes des nuages de points soient positives pour l'ingéré brut, la tendance s'inverse en ingéré relatif. Cependant, il n'y a aucune corrélation ( $R^2$  entre 0,035 et 0,411). (Figure 3.1)

Dans la figure 5, le tableau 3 et l'annexe 3.10, après avoir été testés par une Anova 1 les moyennes des ingérés sont significativement différents au cours de la journée

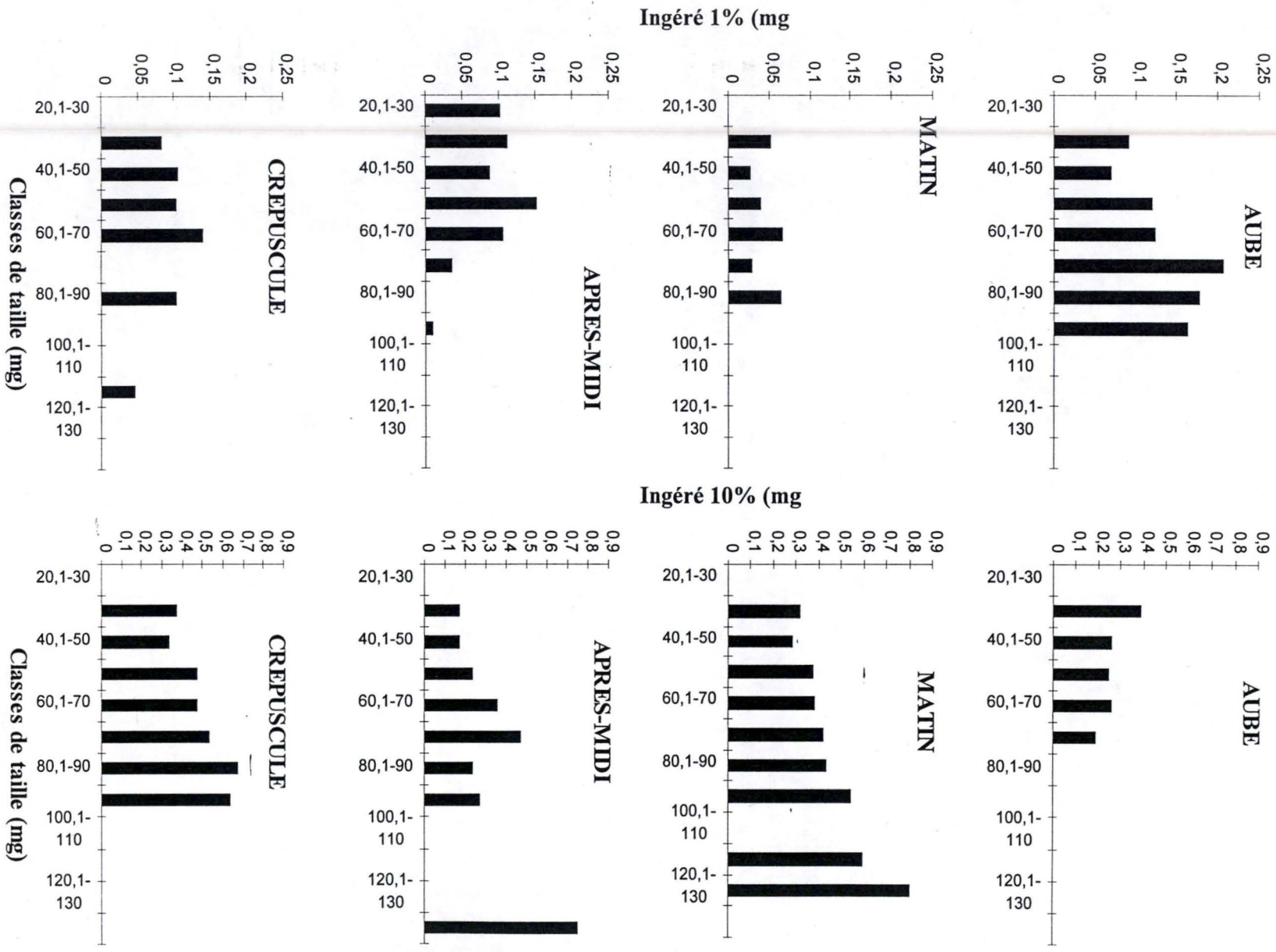


Figure 3.3. : Ingéré (mg) par classe de taille (mg) : gauche : 1% droite : 10% (expérience 3)



( $p=9,06 \cdot 10^{-6} < 0,05$ ). Nous voyons que la valeur la plus faible se situe à l'aube et puis l'après-midi.

#### 5.3.4.2. Ingéré à 1%

Dans la figure 3.2, en ingéré absolu, aucune corrélation positive ou négative n'a été mise en évidence ( $R^2$  entre 0,0002 et 0,1235). L'après-midi (16h) et au crépuscule (22h) la droite de régression est négative. Les mêmes tendances se retrouvent en ingéré relatif.

Après une Anova 1, nous voyons que les moyennes des ingérés des différentes heures sont significativement différentes ( $p = 2,69 \cdot 10^{-15} < 0,05$ ). (annexe 3.9)

#### 5.3.4.3 Comparaison 10% et 1%

Les moyennes d'ingéré des 10 et 1% sont significativement différentes après analyse par des Anova 1. (Annexes 3.7 et 3.8)

L'évolution de l'ingéré dans chaque classe de taille, pour chaque condition et à chaque heure de prélèvement est indiqué à la figure 3.2.

### **5.4. EXPERIENCE 4 : Mesure de l'ingéré chez des larves de 30 jours et de taille hétérogènes en nourrissage ponctuel suivant l'heure et la ration alimentaire.**

#### 5.4.1. Courbe étalon

La relation obtenue entre le poids d'*Artemia* et les DPM mesurés est linéaire ( $R^2 = 0,993$ ).

Les *Artemia* ont absorbé l'acide palmitique marqué, les DPM varient entre 45,7 pour 0,01mg et 135,95 pour 1g.

La courbe étalon réalisée le matin n'a pas montré de différence significative avec la courbe étalon du soir. L'ingéré a été calculé à partir de l'équation de la droite de calibration du matin dont le coefficient de corrélation était plus élevé.

Comme pour la courbe étalon de l'expérience 3, le marquage radioactif des *Artemia* a été beaucoup plus faible que dans les 2 premières expériences. Cela occasionne une certaine perte de précision.

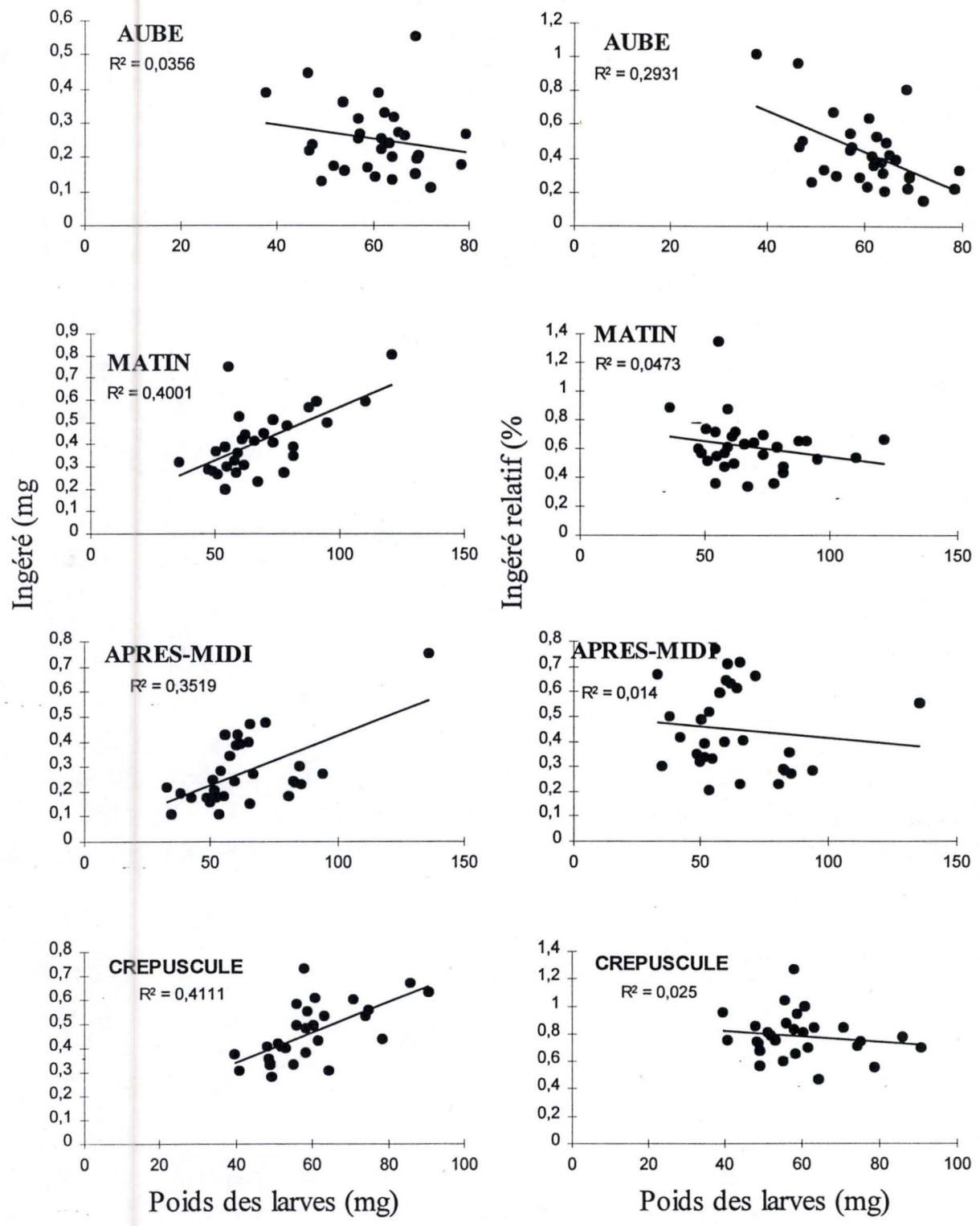


Figure 4.1. : Ration à 10% :  
gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
(expérience 4)

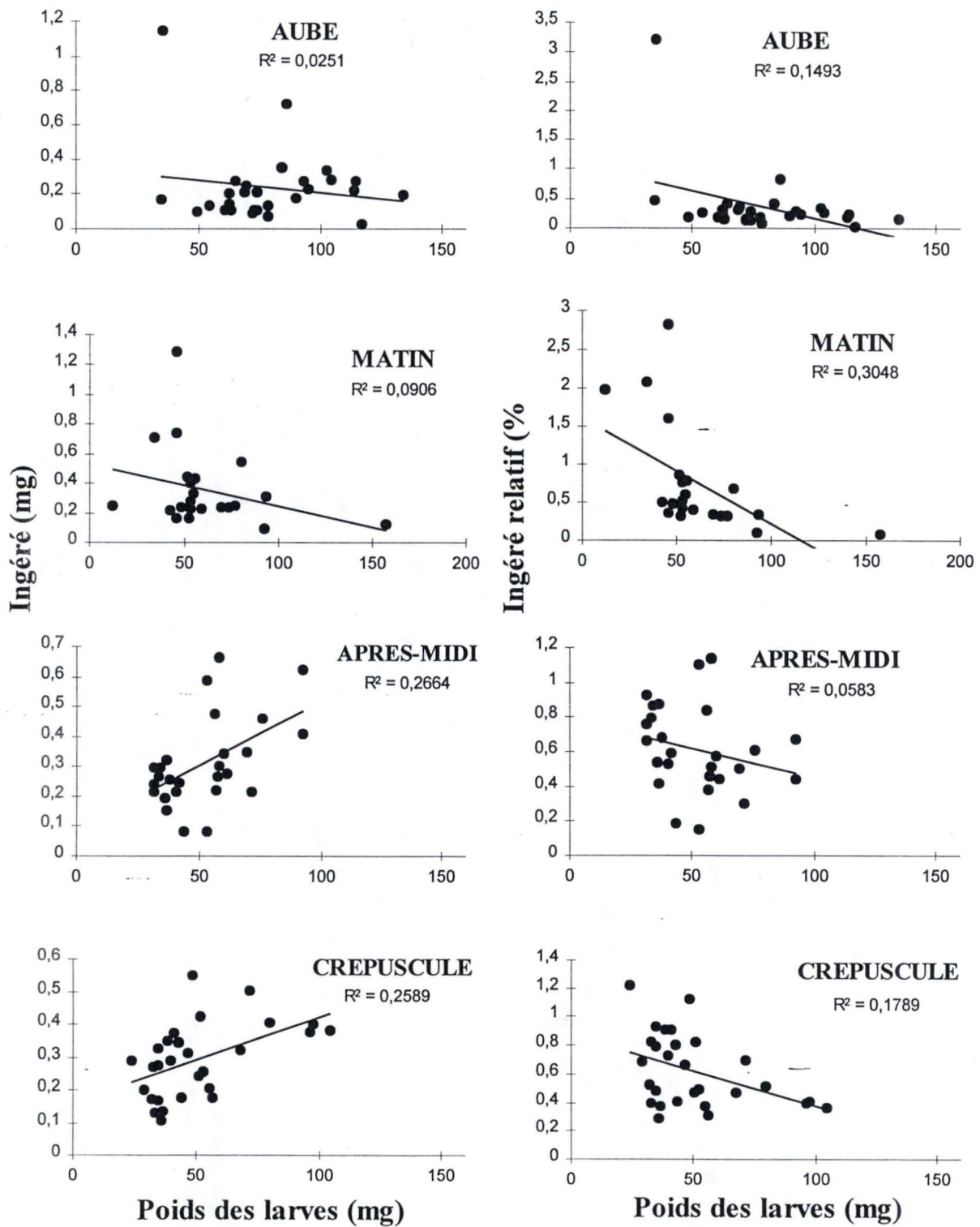


Figure 4.2. : Ration à 1% :

gauche : ingéré (mg) en fonction du poids des larves (mg)  
 droite : ingéré relatif en fonction du poids des larves (mg)  
 (expérience 4)

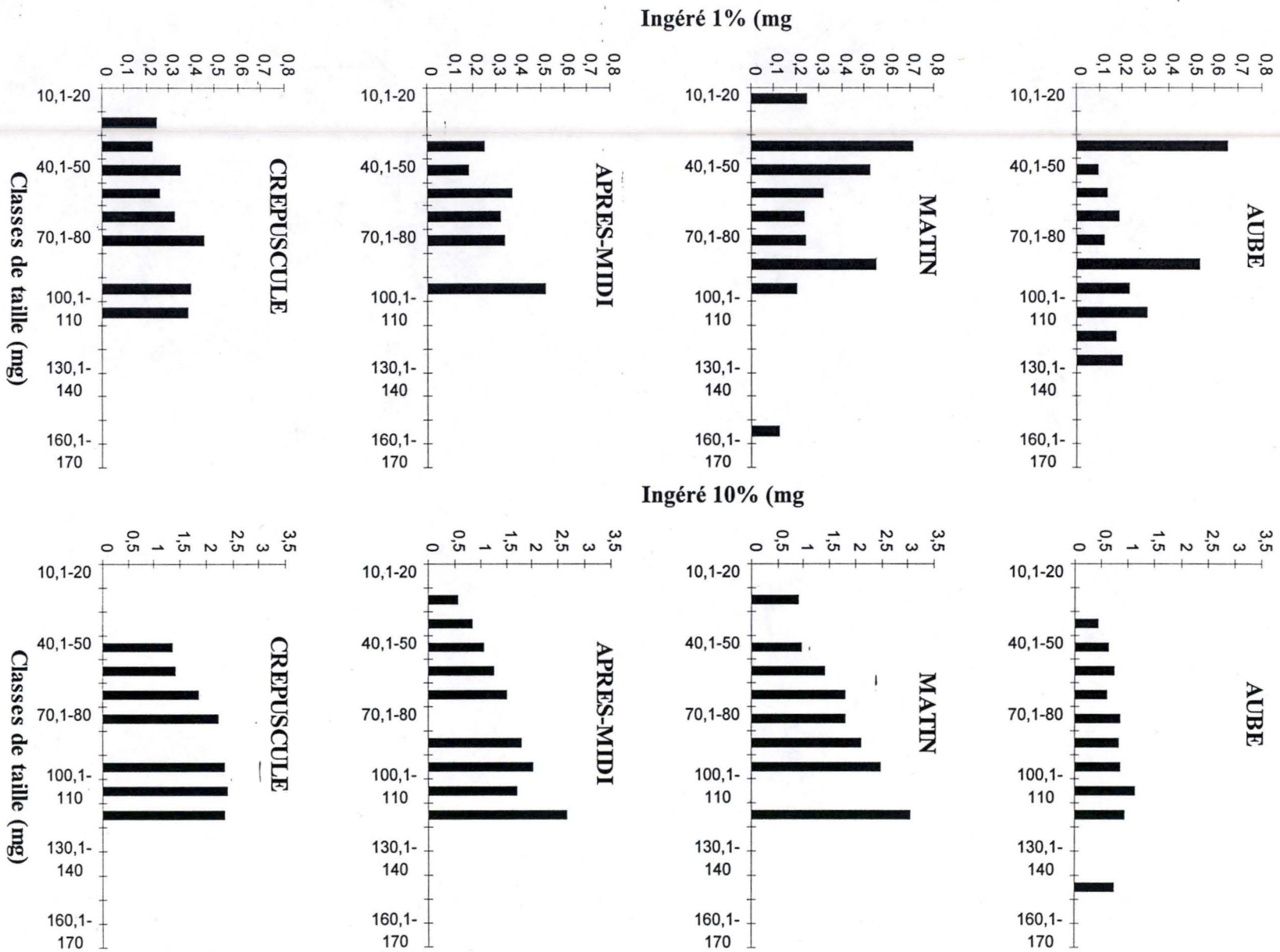


Figure 4.3. : Ingéré (mg) par classe de taille (mg) : gauche : 1%  
 droite : 10%  
 (expérience 4)

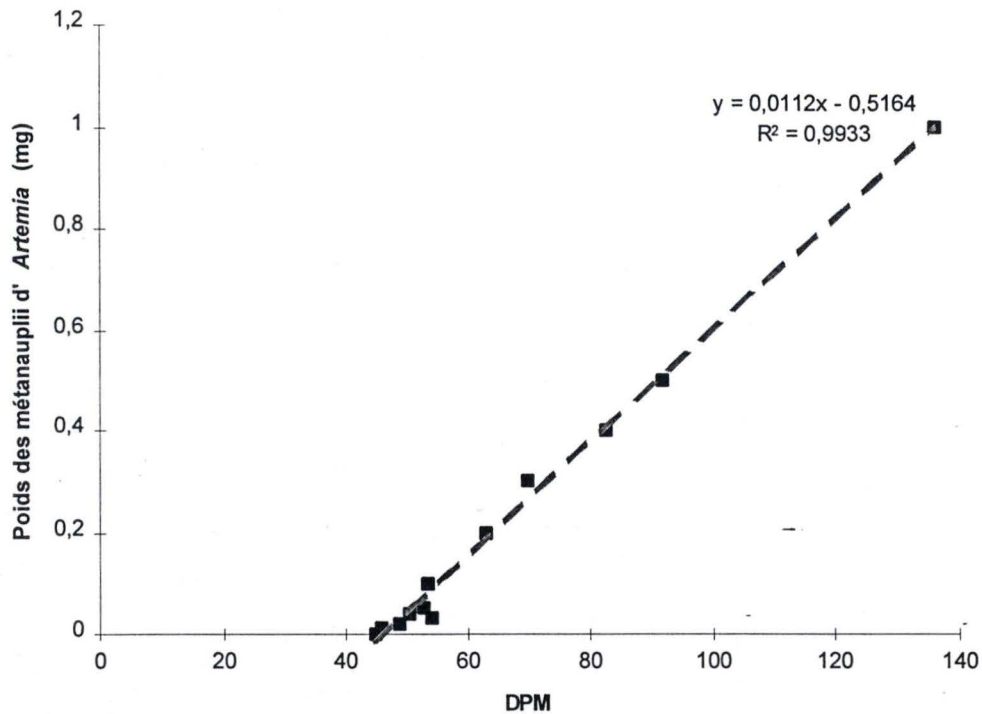


Figure 4 : Courbe étalon représentant la radioactivité en DPM par mg de métranauplii d'*Artemia*.

#### 5.4.2. Caractéristiques de la population de larves étudiées

Le poids moyen des individus est de  $66,63 \pm 25,89$  mg et le coefficient de variation est de 39,46% ce qui traduit une population assez hétérogène.

#### 5.4.3. Tests sur les duplicats

L'ingéré individuel est calculé à partir des DPM mesurés par la formule  $y = 0,0112x - 0,5164$  fournie par la courbe étalon.

Les duplicats de toutes les conditions ont subi un test de Bartlett ( $X^2 < 5,99$ ) sur l'égalité de leur variance avant d'être soumis à une Anova 1 assortie d'un test de Fisher ( $p > 0,05$ ). (Annexes 4.3 à 4.6)

Aucun des 2 échantillons d'un même duplicat aussi bien en ration 10% qu'en ration 1% n'ont été testé significativement différent. Chaque duplicat a été considéré comme un seul groupe.

#### 5.4.4. Mesure de l'ingéré

Tableau 4. : Moyenne, Ecart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) pour chaque condition et prélèvement.

	1%			10%		
	Moyenne (mg)	E.T. (mg)	C.V. (%)	Moyenne (mg)	E.T. (5mg)	C.V. (%)
7h	0,236	0,221	93,431	0,789	0,248	31,480
11h	0,358	0,268	74,834	1,791	0,702	39,203
16h	0,309	0,149	48,290	1,344	0,560	41,654
22h	0,291	0,112	38,680	1,846	0,519	28,125

##### 5.4.4.1. Ingéré à 10%

La figure 4.1 montre pour les ingérés absolus de 11h, 16h, une corrélation positive entre le poids du poisson et l'ingéré ( $R^2$  de 0,74 ; 0,77). A 11h et après-midi, l'orientation des nuages de points est positive. Cette tendance et la corrélation disparaissent avec l'ingéré relatif. L'ingéré évolue peu (non significativement) pendant la journée.

La figure 5 et le tableau 4 montre que l'ingéré à l'aube est le plus faible de la journée et est plus proche de l'ingéré des larves nourries à 1%.

Des Anovas 1 ont été effectuées sur les ingérés moyen des 4 heures différentes; et ont montré qu'ils étaient significativement différents ( $p = 1,66 * 10^{-11} < 0,05$ ). (Annexe 4.10)

##### 5.4.4.2 Ingéré à 1%

La figure 4.2 ne montre aucune corrélation positive ou négative bien que les nuages de points soient orientés positivement après-midi (16h) et au crépuscule (22h), ou négativement pour le reste de la journée. En ingéré relatif, les nuages de points s'orientent tous négativement et aucune corrélation n'apparaît.

Après une Anova 1, il apparaît que les moyennes des 4 heures différentes de nourrissage ne sont pas significativement différentes ( $p = 0,17 > 0,05$ ). (Annexe 4.9)

##### 5.4.4.3 Comparaison 10% et 1%

A la figure 5 et aux annexes 4.7 e 4.8, après une Anova 1, il apparaît que l'ingéré des larves à 1% est significativement différent de celui des larves à 10% tout au long de la journée.

L'évolution de l'ingéré dans chaque classe de taille, pour chaque condition et à chaque heure de prélèvement est indiqué à l'annexe 4.2

## **Discussion**

## 6. Discussion

### 6.1. Expérience 1

Durant cette expérience, les métanauplii d'*Artemia*, ont montré un marquage fort et stable.

Les poissons n'ont été affecté par aucune mortalité particulière, ni infectio, ni comportement anormal lié au stress.

L'analyse de l'ingéré individuel n'a pas montré de hiérarchie alimentaire liée au poids dans une population homogène de larves de perche nourries en excès à 20% de leur poids corporel (coefficient de variation). Il n'y a pas de corrélation (le  $R^2$  ne dépasse pas 0,24) entre le poids des larves et la quantité de nourriture ingérée. En ingéré absolu, la distribution d'ingéré dans la population montre une pente positive lors de 3 prélèvements (l'après-midi, l'orientation des nuages de points est négative). Cependant, cette tendance s'efface lorsqu'on s'intéresse à l'ingéré relatif. Là non plus, il n'y a pas de corrélation entre l'ingéré et le poids corporel.

Au cours de la journée, il y a une évolution significative des quantités moyennes de nourriture ingérée dans la population. Les larves mangent peu à l'aube. Ensuite, la quantité de nourriture ingérée augmente, atteint un plateau l'après-midi et n'augmente que très peu au crépuscule. Il ne semble pas avoir de différence entre les classes de taille de la population. Cependant, malgré les nombres différents d'individus et la forte variabilité de l'ingéré au sein de chaque classe de taille, il ne semble pas y avoir de rythme alimentaire propre à une classe de taille.

Les larves nourries à 2% de leur poids corporel ne montrent pas de hiérarchie alimentaire liée au poids. Ces larves ont montré un ingéré significativement plus faible (2 à 5 fois) que celles nourries en excès, sauf à l'aube. Bien que les quantités de nourriture ingérées à chaque heure soient significativement différentes, il n'y a pas d'augmentation constante comme dans l'autre groupe.

Les rations à 2% du poids corporel ont été calculées de façon à créer une limitation à l'accès de la nourriture. Les larves à 2% étant sous-nourries, nous aurions dû voir apparaître une certaine compétition et des individus dominants mais aucune hiérarchie alimentaire liée à la taille n'a été observée. Cependant, il a été remarqué que toutes les larves (20% et 2%) mangeaient en quantité faible à l'aube (pas de différence significative entre les 2 groupes).

Chez les larves à 20%, on observe une constante augmentation de l'ingéré entre l'aube et le crépuscule. Ce dernier point n'a pas été constaté chez les larves à 2%, ce qui confirme que leur ration était bien limitante.

Comme chez les rations à 20%, on ne peut mettre en évidence de différence entre les classes de taille bien qu'aucune analyse statistique n'ait pu être faite.



## 6.2. Expérience 2

Le marquage des nauplii d'*Artemia* est plus faible que dans l'expérience 1. La radioactivité mesurée pour 1g de métranauplii d'*Artemia* ne dépassent pas 2347 DPM contre 9741 DPM dans l'expérience 1. Nous attribuons ce fait à la mauvaise qualité des *Artemia* (mortalité importante durant le marquage) qui ont mal absorbé la radioactivité. La courbe étalon montre cependant une corrélation de 0,998. Le marquage est resté stable durant toute la journée. Les poissons n'ont été affectés par aucune mortalité, aucun stress, aucune infection.

L'analyse de l'ingéré individuel n'a pas montré de hiérarchie alimentaire liée au poids dans une population hétérogène de larves de perche nourries en excès à 10% de leur poids corporel (Coefficient de variation = 45,018%). Il n'y a pas de corrélation (le  $R^2$  ne dépasse pas 0,29) entre le poids des larves et la quantité de nourriture ingérée. En ingéré absolu, la distribution d'ingéré dans la population montre une pente positive lors de 4 prélèvements. Cependant, cette tendance s'efface lorsqu'on s'intéresse à l'ingéré relatif où la pente n'est positive qu'au crépuscule. Là non plus, il n'y a pas de corrélation entre l'ingéré et le poids corporel

Au cours de la journée, il y a une évolution significative des quantités moyennes de nourriture ingérée dans la population. Les larves mangent peu à l'aube. Ensuite, la quantité de nourriture ingérée augmente, atteint un maximum l'après-midi et diminue légèrement au crépuscule. Il ne semble pas avoir de différence entre les classes de taille de la population. Cependant, malgré les nombres différents d'individus et la forte variabilité de l'ingéré au sein de chaque classe de taille, il ne semble pas y avoir de rythme alimentaire propre à une classe de taille.

Les larves nourries à 1% de leur poids corporel ne montrent pas de hiérarchie alimentaire liée au poids. Ces larves ont montré un ingéré significativement plus faible (2 à 5 fois) que celles nourries en excès, sauf à l'aube. Il y a une augmentation constante dans la quantité de nourriture ingérée avec un plateau entre l'après-midi et le crépuscule.

Les larves à 1% étant sous-nourries et se trouvant dans une population hétérogène, nous aurions dû voir apparaître une certaine compétition et des individus dominants mais aucune hiérarchie alimentaire liée à la taille n'a été observée. Cependant, il a été remarqué que toutes les larves (10% et 1%) mangeaient en quantité faible à l'aube (pas de différence significative entre les 2 groupes).

Dans les 2 groupes, on observe une constante augmentation de l'ingéré entre l'aube et l'après-midi suivi d'une diminution chez les larves à 10% et d'un plateau chez les larves à 1%.

## 6.3. Expérience 3

Le marquage des nauplii d'*Artemia* est plus faible que dans l'expérience 1 et 2. La radioactivité mesurée pour 1g de métranauplii d'*Artemia* ne dépassent pas 188,26 DPM contre 9741 DPM dans l'expérience 1. Nous attribuons ce fait à la mauvaise qualité des

*Artemia* (mortalité importante durant le marquage) qui ont mal absorbé la radioactivité. La courbe étalon montre cependant une corrélation de 0,9915. Le marquage est resté stable durant toute la journée. Les poissons n'ont été affectés par aucune mortalité, aucun stress, aucune infection.

L'analyse de l'ingéré individuel n'a pas montré de hiérarchie alimentaire liée au poids dans une population hétérogène de larves de perche nourries en excès à 10% de leur poids corporel (coefficient de variation = 25,44%). Il n'y a pas de corrélation (le  $R^2$  ne dépasse pas 0,41) entre le poids des larves et la quantité de nourriture ingérée. En ingéré absolu, la distribution d'ingéré dans la population montre une pente positive lors de 3 prélèvements (à l'aube, l'orientation des nuages de points est négative). Cependant, lorsque l'on s'intéresse à l'ingéré relatif toutes les pentes deviennent négatives. Il n'y a pas de corrélation entre l'ingéré et le poids corporel.

Au cours de la journée, il y a une évolution significative des quantités moyennes de nourriture ingérée dans la population. Les larves mangent peu à l'aube. Ensuite, la quantité de nourriture ingérée augmente le matin, diminuent l'après-midi et sont les plus élevées au crépuscule. Il ne semble pas avoir de différence entre les classes de taille de la population. Cependant, malgré les nombres différents d'individus et la forte variabilité de l'ingéré au sein de chaque classe de taille, il ne semble pas y avoir de rythme alimentaire propre à une classe de taille.

Les larves nourries à 1% de leur poids corporel ne montrent pas de hiérarchie alimentaire liée au poids. Ces larves ont montré un ingéré significativement plus faible (2 à 8 fois) que celles nourries en excès. Comme chez les larves à 10%, il n'a pas d'augmentation constante de l'ingéré au cours de la journée. Il y a même une consommation très basse par rapport au reste de la journée le matin. Cela viendrait peut-être d'un sous-dosage de notre part en distribuant la ration, la ration étant si faible.

Les rations à 1% du poids corporel ont été calculées de façon à créer une limitation à l'accès de la nourriture. Les larves à 1% étant sous-nourries et étant dans une population hétérogène, nous aurions dû voir apparaître une certaine compétition et des individus dominants mais aucune hiérarchie alimentaire liée à la taille n'a été observée.

Chez les larves à 10%, on observe une constante augmentation de l'ingéré entre l'aube et le crépuscule. Ce dernier point n'a pas été constaté chez les larves à 1%, ce qui confirme que leur ration était bien limitante.

Comme chez les rations à 10%, on ne peut mettre en évidence de différence entre les classes de taille bien qu'aucune analyse statistique n'ait pu être faite.

## **6.4. Expérience 4**

Le marquage des nauplii d'*Artemia* est plus faible que dans l'expérience 1 et 2. La radioactivité mesurée pour 1g de métranauplii d'*Artemia* ne dépassent pas 135,95 DPM contre 9741 DPM dans l'expérience 1. Nous attribuons ce fait à la mauvaise qualité des *Artemia* (mortalité importante durant le marquage) qui ont mal absorbé la radioactivité. La courbe étalon montre cependant une corrélation de 0,993. Le marquage est resté stable durant toute la journée. Les poissons n'ont été affectés par aucune mortalité, aucun stress, aucune infection.

L'analyse de l'ingéré individuel n'a pas montré de hiérarchie alimentaire liée au poids dans une population hétérogène de larves de perche nourries en excès à 10% de leur poids corporel (coefficient de variation = 39,46%). mais à quatre heures ponctuelles dans la journée. Il n'y a pas de véritable corrélation entre le poids des larves et la quantité de nourriture ingérée bien que le matin et l'après-midi, on ait des  $R^2$  de 0,74 et 0,77. En ingéré absolu, la distribution d'ingéré dans la population montre une pente positive lors des 4 prélèvements de la journée. Cependant, lorsque l'on s'intéresse à l'ingéré relatif toutes les pentes deviennent négatives. Il n'y a pas de corrélation entre l'ingéré et le poids corporel.

Au cours de la journée, il y a une évolution significative des quantités moyennes de nourriture ingérée dans la population. Les larves mangent peu à l'aube. Ensuite, la quantité de nourriture ingérée augmente le matin, diminue un peu l'après-midi pour atteindre son plus haut niveau, proche de celui du matin. Il ne semble pas avoir de différence entre les classes de taille de la population. Cependant, malgré les nombres différents d'individus et la forte variabilité de l'ingéré au sein de chaque classe de taille, il ne semble pas y avoir de rythme alimentaire propre à une classe de taille.

Les larves nourries à 1% de leur poids corporel ne montrent pas de hiérarchie alimentaire liée au poids. Ces larves ont montré un ingéré significativement plus faible (2 à 6 fois) que celles nourries en excès. Les quantités de nourriture ingérée tout au long de la journée ne sont pas significativement différentes. Il n'y a pas de véritable évolution durant la journée mis à part à l'aube, où les larves à 1% mangent le moins.

Les larves à 1% étant sous-nourries, se trouvant dans une population hétérogène et étant nourries à des heures ponctuelles, nous aurions dû voir apparaître une certaine compétition et des individus dominants mais aucune hiérarchie alimentaire liée à la taille n'a été observée.

## **Discussion générale**

## 7. Discussion générale

### 7.1. Validité de la méthode

Le marquage radioactif des nauplii d'*Artemia* a dans l'ensemble bien fonctionné. Pour chaque expérience, nous avons obtenu une courbe étalon linéaire avec un coefficient de corrélation élevé ( $R^2 > 0,98$ ). La radioactivité mesurée était parfois faible (de l'ordre de 200 DPM) mais toujours de loin supérieure à celle mesurée dans les blancs (poissons à jeun, *Artemia* non marquée, liquide scintillant). Il semble que cette faible radioactivité soit due à la qualité des nauplii d'*Artemia* mises en incubation. Au cours de l'expérience 3, la solution de marquage a été réutilisée pour le marquage d'une expérience extérieure au mémoire (mesure de la vitesse de digestion et calcul de l'assimilé chez des larves de perche). La radioactivité détectée chez les poissons au cours de cette expérience était de l'ordre de 30.000 à 60.000 DPM. Il se peut que le mauvais état sanitaire des *Artemia* (forte mortalité durant l'incubation) explique la faible intensité du marquage. Les courbes étalons nous ont cependant permis de calculer l'ingéré chez les poissons. La quantité de DPM et le poids de nourriture suivaient en effet une progression linéaire et étaient fortement corrélées.

### 7.2. Evolution de l'ingéré au cours de la journée

Pour toutes les expériences, on constate, pour les rations en excès, une évolution de l'ingéré au cours de la journée. Le profil de cette évolution diffère d'une expérience à l'autre mais on peut néanmoins faire quelques observations générales. Les poissons mangent peu à l'aube, et ce quelle que soit la ration (*ad libitum* ou restrictif). Les valeurs sont d'ailleurs fort semblables dans les deux cas. Ensuite, pour les rations en excès, on observe une augmentation constante durant la journée. On atteint un point maximum l'après-midi, ensuite la valeur d'ingéré n'évolue guère, voire diminue jusqu'à l'extinction de la lumière pour les deux populations les moins homogènes. Pour les deux autres expériences, on observe une diminution dans l'après-midi et un ingéré plus fort au crépuscule.

Dans les population à ration restreinte, on observe une évolution durant la journée, mais plusieurs points sont à souligner. L'amplitude de ces variations est faible bien que significative. On ne retrouve pas de tendance générale en comparant les différentes expériences. Enfin, l'ingéré des populations à ration restreinte est, sauf à l'aube, significativement plus faible que pour les rations en excès. Ces poissons sont sous-alimentés et ne rencontrent pas suffisamment de proies pour se nourrir à satiété. On peut arguer qu'au moment de l'expérience, les animaux ne sont en condition restreinte que

depuis leur départ d'Haugimont, c'est-à-dire depuis 24 ou 48 heures. Cependant, le fait est là, ces larves mangent significativement moins que les autres larves élevées transportées dans les mêmes conditions. Nous nous trouvons dans une situation où les larves ne rencontrent pas leurs besoins alimentaires.

### **7.3. L'ingéré et hiérarchie alimentaire**

La conclusion la plus importante de ce mémoire est l'absence de hiérarchie alimentaire liée à la taille chez la larve de perche. Cette précision quant à la taille est importante car il existe peut-être une hiérarchie alimentaire chez cette espèce (certaines larves mangent plus que d'autres), mais elle ne dépend pas de la taille. Une autre possibilité est que la variabilité dans l'ingéré soit sous le contrôle d'un autre facteur, physiologique par exemple (appétit plus important, vitesse de digestion différente,...).

Quoi qu'il en soit, dans chacune des quatre expériences, nous n'avons pu mettre en évidence l'existence de dominants (sous-entendu les "jumpers") qui limitent l'accès à la nourriture des plus petits, diminuant ainsi leur taux de croissance. L'expérience a été conduite sur une population de taille homogène (CV = 18,4%) jusqu'à des populations plus hétérogènes (CV = 45%; 25,44%; 39,46%). Lorsque les rations sont diminuées de 10% et que les poissons ne se nourrissent pas *ad libitum*, on ne constate pas d'apparition d'une hiérarchie.

Nous avons vu plus haut que les poissons à ration restreinte ne pouvaient pas satisfaire leur besoin alimentaire. Nous pouvons donc conclure que même lorsque les rations sont restreintes, la hiérarchie n'apparaît pas. En cas de hiérarchie alimentaire liée à la taille, en ration restreinte, les grands individus mangent jusqu'à satisfaire leur besoin alimentaire au détriment des petits individus comme cela se passe chez certains salmonidés. La pente des droites de régression pour l'ingéré relatif au poids dans la population (fig.2.2.) devraient être positives. Or, hormis dans un cas (l'après-midi) ces pentes sont négatives, montrant que les gros individus mangent moins par rapport à leur poids que les petits, comme la littérature le prévoit.

Durant les trois premières expériences, la nourriture était distribuée de façon à être toujours disponibles pour les poissons. Dans l'expérience 4, nous avons nourris les poissons de façon ponctuelle, pour réduire l'accès à la nourriture et obliger les larves à se nourrir en même temps et à exacerber ainsi la compétition interindividuelle. La critique majeure que l'on peut faire ici est que les poissons n'étaient pas affamés (pas de jeune entre le transport et l'expérience). Cependant, le métabolisme rapide des larves, le fait qu'elles soient restées toute la nuit à jeun nous fait penser qu'au matin de l'expérience, leur tube digestif était vide (confirmation par observation visuelle). Nous nous trouvons donc dans des conditions standards, celles que les larves rencontraient tous les jours depuis l'éclosion et celles des trois autres expériences. La seule donnée changeante était le mode de nourrissage ponctuel. Même dans ces conditions, nous n'avons pu démontrer de hiérarchie alimentaire liée au poids. Tout au plus avons-nous trouvé une corrélation entre le poids et l'ingéré ( $R^2 \pm 0.7$ ) le matin et l'après-midi pour la ration restreinte. Cette corrélation disparaissait pour les valeurs relatives.

## **7.4. Contribution de l'assimilé à la mesure de radioactivité**

Lors de ces expériences, nous avons nourris des larves de perches pendant une période de 18 heures avec des *Artemia* marquées radioactivement. Le marquage s'effectuant au moyen d'acide palmitique marqué incorporé dans les tissus de la larve d'*Artemia*.

Au cours de la journée, les larves de perche ont mangé et digéré ces nauplii. Une partie des tissus de l'*Artemia* a été assimilée par la perche, et avec elle de la radioactivité. Une partie de la radioactivité mesurée chez la larve provient donc de l'assimilé et non pas de l'ingéré. L'ingéré est donc surestimé. La constante augmentation de l'ingéré au cours de la journée peut donc être expliquée par une augmentation de la radioactivité dans les tissus.

Pour tenir compte de ce biais, des animaux ont été prélevés, disséqués, et les tubes digestifs ainsi que le reste du corps des larves (rincées) ont été passés séparément au compteur à scintillation. Malheureusement, pour des raisons de manque de disponibilité du compteur à scintillation, nous n'avons disposé que de résultats partiels et non traités. L'analyse rapide de ces chiffres montrent déjà de la radioactivité dans les tissus dans le premier prélèvement de la journée (1/2 heure après le premier nourrissage). Ceci traduit soit le métabolisme très rapide des larves, soit un problème technique (mauvaise dissection, mauvais rinçage de la larve,...). La quantité de radioactivité dans le poisson n'augmente pas beaucoup durant la journée. Le traitement de ces données reste donc à faire et déterminera la part d'assimilé dans les mesures prises. Quoi qu'il en soit, cela ne pourra changer les conclusions de ce travail, à savoir l'absence de hiérarchie alimentaire liée au poids chez les larves de perche.

## **7.5. Comparaison des différentes classes de taille**

La comparaison des classes de taille entre elles est difficile pour plusieurs raisons. Tout d'abord, elles sont inégales, constituées d'1 à 10 poissons. Les classes de taille qui sont les plus intéressantes à comparer manquent souvent dans un prélèvement ou ne contiennent qu'un seul individu. De plus, au sein des classes de taille, la variance d'ingéré est très importante. L'approche statistique classique est donc ardue suite à la grande variabilité intra-classes masquant une éventuelle variabilité entre classes, à l'inégalité des classes et à la petitesse voire l'absence des classes extrêmes. Cependant, on constate que le profil des histogrammes d'ingéré par classe de taille est très variable et ne permet pas *a priori* de tirer des conclusions générales. La grande variabilité de l'ingéré entre deux poissons de mêmes tailles ou de tailles différentes est un problème rencontré par tous les auteurs travaillant sur l'ingéré (Proceedings of II Cost International Meeting, on feeding Behaviour of Fish in Culture, 1998, Umea).

Nous ne tirerons donc pas de conclusions à propos d'éventuels rythmes alimentaires différenciés entre les classes de taille.

## **Conclusion**



## 8. Conclusion

Durant ce mémoire, nous avons vérifié l'existence d'une hiérarchie alimentaire liée à la taille chez les larves de perche.

L'hétérogénéité de croissance pourrait être causée par la limitation à l'accès à la nourriture des subordonnés (faible taux de croissance) par les dominants ("jumpers" à fort taux de croissance).

Nous avons réalisé 4 expériences où nous avons mesuré l'ingéré individuel grâce à une méthode de marquage au  $^{14}\text{C}$ . Nous avons travaillé sur des populations d'hétérogénéité croissante, dans des conditions restrictives (faibles rations, nourrissages ponctuels) exacerbant la compétition interindividuelle.

Cependant, aucune hiérarchie alimentaire liée à la taille n'a été trouvée. L'origine de l'hétérogénéité de croissance chez la perche doit être trouvée ailleurs.

De plus, nous avons montré que les larves de perche ne se nourrissent pas de façon uniforme au cours de la journée avec par exemple un ingéré faible à l'aube qui augmente au cours de la journée (chez les rations en excès).

Ces résultats doivent être modérés en fonction des problèmes méthodologiques (part de l'assimilé dans la mesure d'ingéré intra-échantillons ; validité du marquage radioactif) mais viennent confirmer les recherches antérieures réalisées au laboratoire.

## Perspectives

## 9. Perspectives

Il est nécessaire de vérifier si les taux d'assimilation de la radioactivité de marquage n'influencent pas significativement la lecture précise des taux d'ingéré et éventuellement répéter les expériences faites dans ce mémoire en nourrissant les larves avec *Artemia* marquées uniquement lors du repas précédant le prélèvement et le sacrifice des larves ; et avec des *Artemia* "froides" le reste de la journée. Cela éviterait avec certitude toute l'influence sur les mesures d'ingéré de la part de la radioactivité assimilée.

Il faudrait étudier d'avantage le fait que le tout premier repas des larves semble être la plupart du temps le plus faible en quantité par rapport à ceux du reste de la journée.

Une étude comparative de l'évolution de l'ingéré au cours de la journée entre les différentes classes de taille est nécessaire pour vérifier si certaines classes n'ont pas de rythme alimentaire particulier.

Enfin, l'ingéré ne semblant pas avoir de rôle prépondérant dans l'hétérogénéité de croissance, il faudrait se pencher sur le rôle des autres facteurs alimentaires (enzymes, vitesse de digestion, assimilation,...).

## **Bibliographie**

- ABI-AYAD, A. and KESTEMONT, P. (1994).** Comparison of the nutritional status of goldfish (*Carassius auratus*) larvae fed with live, mixed or dry diet. *Aquaculture*, 128: 163-176.
- AHLBERT, I.B. (1973).** Ontogeny of double cones in the retina of perch fry (*Perca fluviatilis*, Teleostei). *Acta Zool.*, 54: 241-254.
- ALANARA, A. (1992a).** Demand feeding as a self-regulating feeding system for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in net-pens. *Aquaculture*, 108: 347-356.
- ALANARA, A. (1992b).** The effect of time-restricted demand feeding on feeding activity, growth and feed conversion in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 108: 357-368.
- ANDREWS, J.W. and PAGE, J.W. (1975).** The effects of frequency of feeding on culture of catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104: 317-321.
- ASH, R. (1985).** Protein digestion and absorption. School of biological sciences, University of Bradford, Bradford, west Yorkshire, U.K. Nutrition and feeding in fish. pp 69-75.
- AYSON, F.G. and LAM, T.J. (1991).** Changes in thyroid hormone levels in plasma, eggs, and yolk sac larvae of rabbitfish (*Siganus guttatus*) after maternal thyroxine injection. In: LAVENS, P., SORGELOOS, P., JASPERS, E. and OLLEVIER, F. (Eds.). Larvi'95 - Fish & Shellfish Larviculture Symposium. European Aquaculture Society, Special Publication No.15, Gent, Belgium, pp. 198.
- BARAGI, V. and LOVELL, R.T. (1986).** Digestive enzyme activities in striped bass from first feeding through larvae development. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115: 478-484.
- BERGOT, P. (1979).** Structure et fonctions des caeca pyloriques. In: FONTAINE, M. (Ed.). Nutrition des poissons, Actes de Colloque C.N.E.R.N.A., CNRS, Paris mai 1979, pp. 45-53.
- BOUJARD, T. and LEATHERLAND, J.F. (1992a).** Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Env. Biol. Fishes*, 35: 109-131.
- BOUJARD, T. and LEATHERLAND, J.F. (1992b).** Demand-feeding behaviour and diel pattern of feeding activity in *Oncorhynchus mykiss* held under different photoperiod regimes. *J. Fish Biol.*, 40: 535-544.
- BRABRAND, A. (1995).** Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 4: 70-76.
- BRANNAS, E. and ALANARA, A. (1993).** Monitoring the feeding activity of individual fish with a demand feeding system. *J. Fish Biol.*, 42: 209-215.
- CANINO, M.F. and BAILEY, K.M. (1995).** Gut evacuation of walleye pollock larvae in response to feeding conditions. *J. Fish Biol.*, 46: 389-403.
- CARTER, C.G., HOULIHAN, D.F., MC CARTHY, I.D. and BRAFIELD, A.E. (1992).** Variation in the food intake of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.), fed singly or in groups. *Aquat. Living Resour.*, 5: 225-228.

CARTER, C.G., MC CARTHY, I.D., HOULIHAN, D.F., JOHNSTONE, R., WALSINGHAM, M.V. and MITHCHELL, A.I. (1994). Food consumption, feeding behaviour, and growth of triploid and diploid Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *Can. J. of Zool.*, 72: 609-617.

CARTER, C.G., PURSER, G.J., HOULIHAN, D.F. and THOMAS, P. (1996). The effect of decreased ration on feeding hierarchies in groups of greenback flounder (*Rhombosolea tapirina*: teleostei). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 76: 505-516.

CHRISTIANSEN, J.S., SVENDSEN, Y.S. and JOBLING, M., (1992). The combined effects of stocking density and sustained exercise on the behaviour, food intake and growth of juvenile Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Can. J. Zool.*, 70 : 115-122.

CLARK, J., MURRAY, K.R. and STARK, J.R. (1986). Protease development in Dover sole (*Solea solea* L.). *Aquaculture*, 53: 253-262.

DABROWSKI, K. (1984). The feeding of fish larvae: present "state of the art" and perspectives. *Reprod. Nutr. Dev.*, 24: 807-833.

DABROWSKI, K. and GLOGOWSKI, J. (1977). Studies on the role of exogenous proteolytic enzymes in digestion process in fish. *Hydrobiologia*, 54: 129-134.

DABROWSKI, K., CULVER, D.A., BROOKS, C.L., VOSS, A.C., BINKOWSKI, E.P., YEO, S.E. and BALOGUN, A.M. (1991). Biochemical aspects of early life history of yellow perch (*Perca flavescens*). In: Fish Nutrition in Practice (France), June 24-27, 1991: INRA edns, Paris, 1993 (Les Colloques n°61), pp. 531-539.

DABROWSKI, K., CULVER, D.A., BROOKS, C.L., VOSS, A.C., BINKOWSKI, E.P., YEO, S.E., BALOGUN, A.M. (1993). Biochemical aspects of early life history of yellow perch (*Perca flavescens* L.). In : Fish nutrition in practice (France). INRA edns, Paris. Les colloques. 61 :531-539.

DIAZ, M., MOYANO, F.J., GARCIA-CARRENO, F.L., ALARCON, F.J. and SARASQUETE, M.C. (1997). Substrate-SDS-PAGE determination of protease activity through larval development in sea bream. *Aquacul. Int.*, 5: 461-471.

DIAZ, M., MOYANO, F.J., GARCIA-CARRENO, F.L., ALARCON, F.J., MUNOZ-CUETO, J.A. and SARASQUETE, M.C. (1995). Determination of protease type activity by substrate-SDS PAGE through larval development in sea bream (*Sparus aurata*). In: LAVENS, P., JASPERS, E. and ROELANDS, I. (Eds.). Larvi'95 - Fish & Shellfish Larviculture Symposium. European Aquaculture Society, Special Publication No.24, Gent, Belgium, pp. 276-277.

DOS SANTOS, J. and JOBLING, M. (1988). Gastric emptying in cod (*Gadus morhua* L.): effects of food particle size and dietary energy content. *J. Fish Biol.*, 33: 511-516.

FANGE, R. and GROVE, D. (1979). Digestion. In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J., BRETT, J.R. (Eds.). Fish Physiology Vol. 8. Academic Press, London, pp. 162-241.

**FIOGBE, E.D. (1996).** Contribution à l'étude des besoins nutritionnels chez les larves et juvéniles de la perche fluviatile (*Perca fluviatilis* L.). Dissertation en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences.

**FOLKVORD, A. and OTTERA, H. (1993).** Effects of initial size distribution, day length, and feeding frequency on growth, survival, and cannibalism in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture*, 114: 243-260.

**GOVONI, J.J., BOEHLERT, G. W. and WATANABE, Y. (1986).** The physiology of digestion in fish larvae. *Environmental Biology of Fishes*, 16: 59-77.

**GUMA'A, S.A. (1982).** Retinal development and retinomotor responses in perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish. Biol.*, 20: 611-618.

**HECHT, T. and PIENAAR, A.G. (1993):** A review of cannibalism and its implication in fish larviculture. *Journal of world aquaculture Society*, 24: 246-261.

**HJELMELAND, K., HUSE, J.T. and MOLVIK, R.J. (1984).** Trypsin and trypsinogen as indices of growth and survival potential of cod (*G. morhua* L.) larvae. In: E. DALH, D.S. DANIELSEN, E. MORKNESS and P. SOLEMDAL (Editors), The propagation of Cod (*G. morhua*). Part 1. Institute of Marine Research, Flodevigen Biological Station, pp. 183-211.

**HOFER, R. and KOCK, G. (1989).** Tryptic activity in the digestive tract of roach larvae (*R. rutilus* L.) fed natural and artificial diets. In: N. DE PAUW, E. JASPERS and R. WILKINS (Editors). *Aquaculture - A Biotechnology in Progress*. EAS Spec. Publ., Bredene, Belgium, p. 649.

**HOFER, R. and NASIR-UDDIN, A. (1985).** Digestive process during the development of the roach (*R. rutilus*). *J. Fish Biol.*, 26: 683-689.

**HOKANSON, K.E. and LIEN, G.G. (1986).** Effects of diet on growth and survival of larval walleyes. *Prog. FishCult.*, 48: 250-258.

**JOBLING, M. (1982).** Some observations on the effects of feeding frequency on the food intake and growth of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.*, 20: 431-444.

**JOBLING, M. (1987 a).** Growth of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) under conditions of constant light and temperature. *Aquaculture*, 60: 243-249.

**JOBLING, M. (1987 b).** Influences of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *J. Fish Biol.*, 30: 299-314.

**JOBLING, M. (1995).** Simple indices for the assessment of the influences of social environment on growth performance, exemplified by studies on Arctic charr. *Aquacul. Int.*, 3: 60-65.

**JOBLING, M., ARNESEN, A.M., BAARDVIK, B.M., CHRISTIANSEN, J.S. and JORGENSEN, E.H. (1995).** Monitoring feeding behaviour and food intake: methods and applications. *Aquaculture Nutr.*, 1: 131-143.

**JOBLING, M., CHRISTIANSEN, J.S., JORGENSEN, E.H. and ARNESEN, A.M. (1993).** The application of X-radiography in feeding and growth studies with fish: a summary of experiments conducted on Arctic charr. *Rev. Fish. Sci.*, 1: 223-237.

**JOBLING, M., JORGENSEN, E.H. and CHRISTIANSEN, J.S. (1990).** Feeding behaviour and food intake of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., studied by X-radiography. In: TAKEDA, M. and WATANABE, T. (Eds.). *The Current Status of Fish Nutrition in Aquaculture*. Tokyo University of Fisheries, Tokyo, Japan, pp. 461-469.

**JOHNSTON T.A. and MATHIAS J.A., (1996).** Gut evacuation and absorption efficiency of walleye larvae. *J. Fish Biol.*, 49: 375-389.

**JORGENSEN, E.H. and JOBLING, M. (1992).** Feeding behaviour and effect of feeding regime on growth of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*, 101: 135-146.

**KAMLER, E., SZLAMINSKA, M., HAMACKOVA, J., KOURIL, J., VACHTA, R., STIBRANYIOVA, I., CAMINO MUNOZ, A. (1995).** Growth and metabolism during development of tench. (*Tinca tinca* L.) embryos and larvae at 22°C. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 42 : 1-2\*, 97-108.

**KESTEMONT, P., MELARD, C., FIOGBE, E., VLAVONOU, R. and MASSON, G. (1996).** Nutritional and animal husbandry aspects of rearing early life stages of Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *J. Appl. Ichthyol.*, 12: 157-165.

**KOLKOVSKI, S., ARIELI, A. and TANDLER, A. (1997).** Visual and chemical cues stimulate microdiet ingestion in sea bream larvae. *Aquacul. Int.*, 5: 527-536.

**KOTRSCHAL, K., ADAM, H., BRANDSTATTER, R., JUNGER, H., ZAUNREITER, M. and GOLDSCHMID, A. (1990).** Larval size constraints determine directional ontogenetic shifts in the visual system of teleosts. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 28: 166-182.

**LAM, T.J. (1991).** Hormones and egg/larval quality in fish. In: LAVENS, P., SORGELOOS, P., JASPERS, E. and OLLEVIER, F. (Eds.). *Larvi'95 - Fish & Shellfish Larviculture Symposium*. European Aquaculture Society, Special Publication No.15, Gent, Belgium, pp. 197.

**LAUFF, M. and HOFER, R. (1984).** Protoeolytic enzymes in fish development and the importance of dietary enzyme. *Aquaculture*, 37: 335-346.

**LEGER, C. (1985).** Digestion, absorption and transport of lipids. *Nutrition and feeding in fish*, 299-307.

**LOEWE, H. and ECKMANN, R. (1988).** The ontogeny of the alimentary tract of coregonid larvae: normal development. *J. Fish Biol.*, 33: 841-850.

**MALISON, J.A., MELLENTHIN, J., HEAD, A.B., PROCARIONE, L.S., BARRY, T.P. and HELD, J.A. (1998).** Cortisol stress responses and growth of yellow perch (*Perca flavescens*) reared under selected intensive culture conditions. Présenté au meeting of World Aquaculture Society, 15-19 Février, Las-Vegas, N.V.



**MC CARTHY, I.D., CARTER, C.G. and HOULIHAN, D.F. (1992).** The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *J. Fish Biol.*, 41: 257-263.

**MC CARTHY, I.D., HOULIHAN, D.F., CARTER, C.G. and MOUTOU, K.A. (1993).** Variation in individual food consumption rates of fish and its implications for the study of fish nutrition and physiology. *Proc. Nutr. Soc.*, 52: 411-420.

**MELARD, C., BARAS, E., MARY, L. and KESTEMONT, P. (1996).** Relationship between stocking density, growth, cannibalism and survival rate in intensively cultured larvae and juveniles of perch (*Perca fluviatilis*). *Ann. Zool. Fennici*, 33: 643-651.

**MOYANO, F.J., ALARCON, F.J., DIAZ, M., MUNOZ-CUETO, J.A., YUFERA, M. and SARASQUETE, M.C. (1995).** Changes of digestive enzyme activities during larval development in seabream (*Sparus aurata*). In: LAVENS, P., JASPERS, E. and ROELANDS, I. (Eds.). Larvi'95 - Fish & Shellfish Larviculture Symposium. European Aquaculture Society, Special Publication No.24, Gent, Belgium, pp. 297-299.

**MURAI, T. and ANDREWS, J.W. (1976).** Effects of frequency of feeding on growth and food conversion of channel catfish fry. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 42: 159-161.

**OSSE, J.W.M. (1990).** Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Netherl. J. Zool.*, 40: 362-385.

**RONZANI CERQUEIRA, V. and CHATAIN, B. (1991).** Photoperiodic effects on the growth and feeding rhythm of European seabass, *Dicentrarchus labrax*, larvae in intensive rearing. In: LAVENS, P., SORGELOOS, P., JASPERS, E. and OLLEVIER, F. (Eds.). Larvi'91 - Fish & Crustacean Larviculture Symposium. European Aquaculture Society, Special Publication No.15, Gent, Belgium, pp. 304-306.

**SAETHER, B.-S. and JOBLING, M. (1997).** Gastrointestinal evacuation of inert particles by turbot, *Psetta maxima*: evaluation of X-radiographic method for use in feed intake studies. *Aquat. Living Resour.*, 10: 359-364.

**SAETHER, B.-S., JOHNSEN, H.K. and JOBLING, M. (1996).** Seasonal changes in food consumption and growth of Arctic charr exposed to either simulated natural or a 12:12 LD photoperiod at constant water temperature. *J. Fish Biol.*, 48: 1113-1122.

**SMITH, C. and REAY, P. (1991).** Cannibalism in teleost fish. *Reviews in fish Biology and fisheries*, 1: 41-64.

**SMITH, I.P., METCALFE, N.B. and HUNTINGFORD, F.A. (1995).** The effects of food pellet dimensions on feeding responses by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a marine net pen. *Aquaculture*, 130: 167-175.

**SMITH, I.P., METCALFE, N.B., HUNTINGFORD, F.A. and KADRI, S. (1993).** Daily and seasonal patterns in the feeding behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in sea cage. *Aquaculture*, 117: 165-178.

**STOREBAKKEN, T. and AUSTRENG, E. (1988 a).** Feed intake measurements in fish using radioactive isotopes. I. Experiments with rainbow trout in freshwater. *Aquaculture*, 70: 269-276.

**STOREBAKKEN, T. and AUSTRENG, E. (1988 b).** Feed intake measurements in fish using radioactive isotopes. II. Experiments with Atlantic salmon and rainbow trout in sea-pens. *Aquaculture*, 70: 277-288.

**STOREBAKKEN, T., AUSTRENG, E. and STEENBERG, K. (1981).** A method for determination of feed intake in salmonids using radioactive isotopes. *Aquaculture*, 24: 133-142.

**TALBOT, C. (1985).** Laboratory methods in fish feeding and nutritional studies. In: TYTLER, P. and CALOW, P. (Eds.). *Fish Energetics - New perspectives*. Croom-Helm, London, UK, pp. 125-154.

**TANDLER, A. and HELPS, S. (1985).** The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata*, Linnaeus; Sparidae) from hatching to metamorphosis in mass rearing systems. *Aquaculture*, 48: 71-82.

**THORPE, J.E., TALBOT, C., MILES, M.S., RAWLINGS, C. and KEAY, D.S. (1990).** Food consumption in 24 hours by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a sea cage. *Aquaculture*, 90: 41-47.

**TOFTEN, H., JORGENSEN, E.H. and JOBLING, M. (1995).** The study of feeding preferences using radiography: oxytetracycline as a feeding deterrent and squid extract as a stimulant in diets for Atlantic salmon. *Aquaculture Nutr.*, 1: 145-149.

**VAN DAMME, P., APPELBAUM, S. and HECHT, T. (1989).** Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *J. Fish Biol.*, 34: 855-863.

**VAN DAMME, P., APPELBAUM, S. and HECHT, T. (1989).** Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *J. Fish Biol.*, 34: 855-863.

**VERRETH, J. and VAN TONGEREN, M. (1989).** Weaning time in *Clarias gariepinus* (Burchell) larvae. *Aquaculture*, 83: 81-88.

**VLAVONOU, R.S. (1996).** Elevage experimental de la perche *Perca fluviatilis* L.: développement larvaire et croissance. Thèse présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz.

**WALFORD, J. and LAM, T.J. (1993).** Development of digestive tract and proteolytic enzymes activity in seabass (*Lates calcarifer* L.) larvae and juveniles. *Aquaculture*, 109: 187-205.

**WEATHERLEY, A.H. and GILLS, H.S. (1987).** *Biology of Fish Growth. Influence of hormones.* Academic Press N.Y.

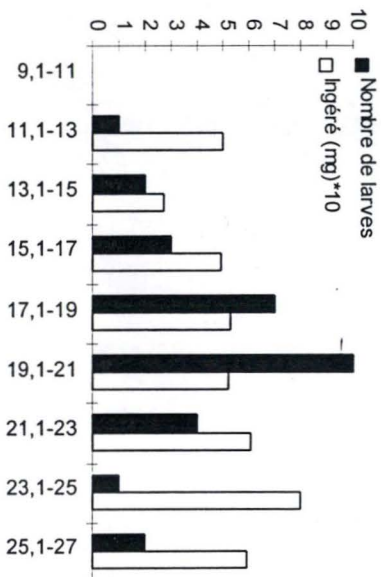
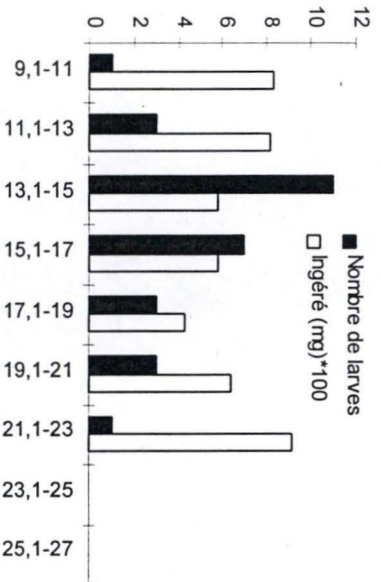
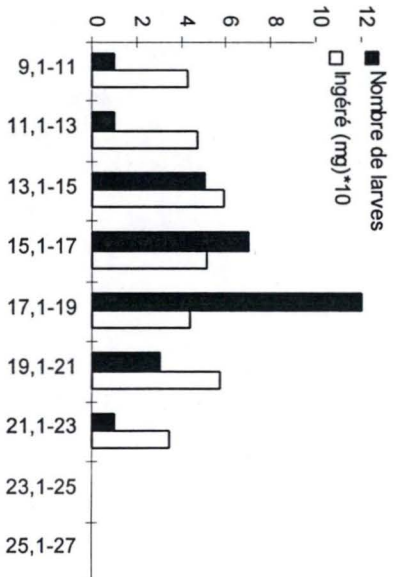
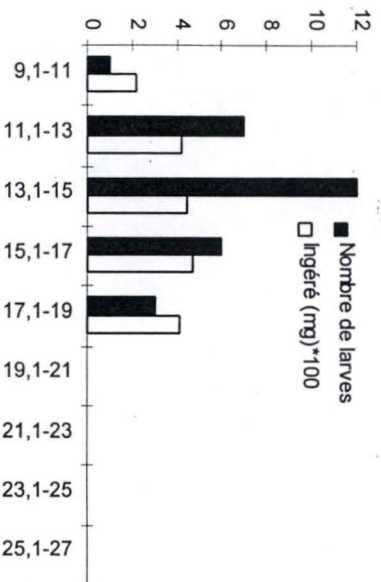
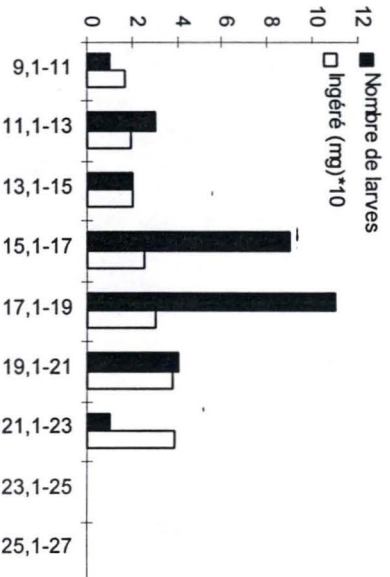
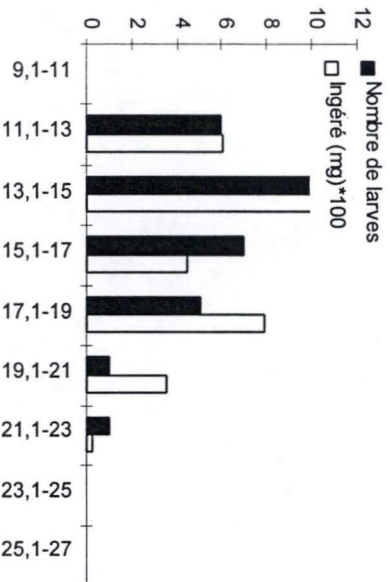
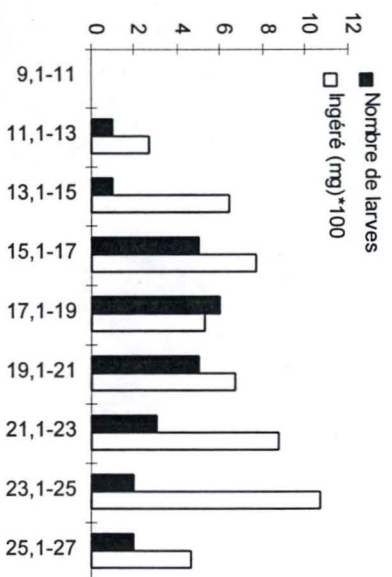
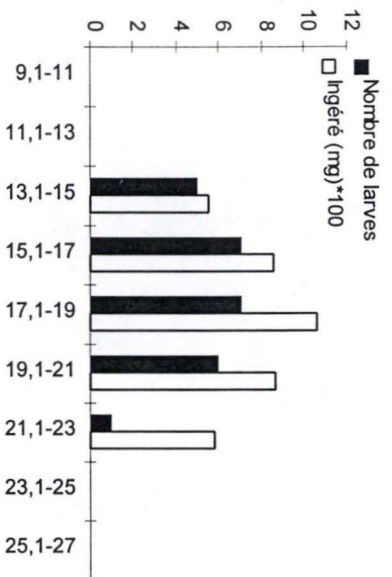
**WINBERG, S., CARTER, C.G., MC CARTHY, I.D., HE, Z.-Y., NILSSON, G.E. and**

**HOULIHAN, D.F. (1993).** Feeding rank and brain serotonergic activity in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Experimental Biology*, 179: 197-211.

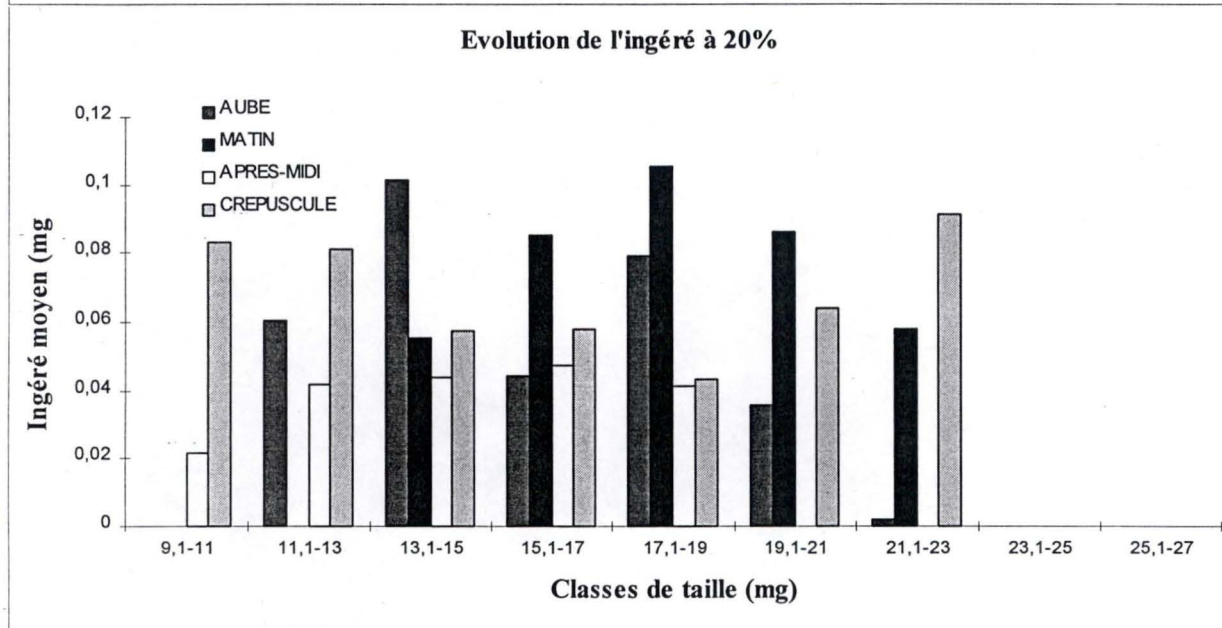
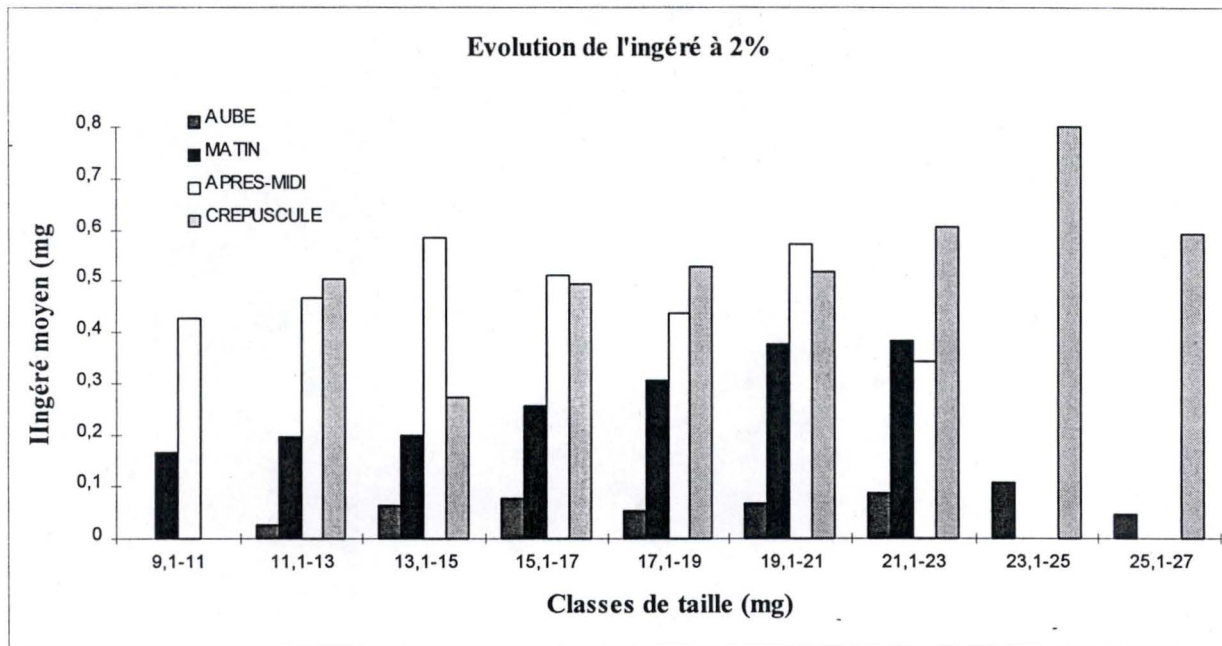
**ZAMBONINO INFANTE J.L. and CAHU C.L. (1994).** Influence of diet on pepsin and some pancreatic enzymes in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) larvae. *Comp. Biochem. Physiol.*, 109A: 209-212.

**ZAMBONINO INFANTE, J.L., CAHU, C.L., PERES, A., QUAZUGUEL, P. and LE GALL, M.M. (1996).** Sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae fed different *Artemia* rations: growth, pancreas enzymatic response and development of digestive functions. *Aquaculture*, 139: 129-138.

## **Annexes**



Annexe 1.1. : Ingré (mg) et nombre de larve en fonction des classes de taille (mg) :  
gauche : ration à 2%  
droite : ration à 20%  
(expérience 1)



Annexe 1.2. : Evolution de l'ingéré (mg) au cours de la journée en fonction des classes de tailles (mg) :  
 au-dessus : ingéré à 2%  
 en dessous : ingéré à 20%  
 (expérience 1)

	<b>Pot 1</b>	<b>Pot 2</b>		<b>Pot 5</b>	<b>Pot 6</b>
Var	0,00161057	0,03725588	Var	0,00092654	0,02639304
Somme	11	16	Somme	10	16
varres	0,02299775		varres	0,0168431	
X <sup>2</sup>	19,3518965		X <sup>2</sup>	15,2809479	
c	9,30666667		c	8,97222222	
X <sup>2</sup> corr	2,07935851		X <sup>2</sup> corr	1,7031397	
	<b>Pot 7</b>	<b>Pot 8</b>		<b>Pot 11</b>	<b>Pot 12</b>
Var	0,00027078	0,00147242	Var	0,01164949	0,00842442
Somme	15	15	Somme	15	15
varres	0,0008716		varres	0,01003696	
X <sup>2</sup>	36,6821507		X <sup>2</sup>	18,9471699	
c	10,3095238		c	10,3095238	
X <sup>2</sup> corr	3,5580839		X <sup>2</sup> corr	1,83783172	
	<b>Pot 13</b>	<b>Pot 14</b>		<b>Pot 17</b>	<b>Pot 18</b>
Var	0,00039962	0,00042812	Var	0,0117756	0,00983493
Somme	14	15	Somme	15	15
varres	0,0004144		varres	0,01080527	
X <sup>2</sup>	23,3494605		X <sup>2</sup>	18,3183383	
c	9,97530864		c	10,3095238	
X <sup>2</sup> corr	2,34072562		X <sup>2</sup> corr	1,77683651	
<b>X<sup>2</sup> sur log</b>	<b>Pot 19</b>	<b>Pot 20</b>		<b>Pot 23</b>	<b>pot 24</b>
Var	0,07280241	0,04637898	Var	0,03189093	0,01688433
Somme	15	15	Somme	15	15
varres	0,0595907		varres	0,02438763	
X <sup>2</sup>	12,2373256		X <sup>2</sup>	16,6146295	
c	10,3095238		c	10,3095238	
X <sup>2</sup> corr	1,18699233		X <sup>2</sup> corr	1,61158069	

Annexe 1.3. : Test de Bartlett sur les échantillons d'un même duplicat. ( $X^2_{\text{théorique}} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ )  
(expérience 1)

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 1	11	0,997	0,091	0,002
Pot 2	15	1,193	0,080	0,001

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	oyenne des carré	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,001	1	0,001	0,601	0,446	4,260
A l'intérieur d	0,031	24	0,001			
Total	0,032	25				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 5	10	0,683	0,068	0,001
Pot 6	15	1,001	0,067	0,001

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	oyenne des carré	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,000	1	0,000	0,014	0,908	4,279
A l'intérieur d	0,026	23	0,001			
Total	0,026	24				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 7	15	0,389	0,026	0,000
Pot 8	15	1,730	0,115	0,001

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	oyenne des carré	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,060	1	0,060	68,723	0,000	4,196
A l'intérieur d	0,024	28	0,001			
Total	0,084	29				

Annexe 1.4. : Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 1 à 8



Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 11	15	4,168	0,278	0,012
Pot 12	15	4,132	0,275	0,008

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	Somme des carrés	ddl	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,000	1	0,000	0,004	0,947	4,196
A l'intérieur d	0,281	28	0,010			
Total	0,281	29				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 13	14	0,655	0,047	0,000
Pot 14	15	0,596	0,040	0,000

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	Somme des carrés	ddl	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,000	1	0,000	0,868	0,360	4,210
A l'intérieur d	0,011	27	0,000			
Total	0,012	28				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 17	15	7,875	0,525	0,012
Pot 18	15	6,845	0,456	0,010

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	Somme des carrés	ddl	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,035	1	0,035	3,273	0,081	4,196
A l'intérieur d	0,303	28	0,011			
Total	0,338	29				

Annexe 1.5. : Anova 1 sur les réplicats d'un même duplicat (P = 0.05)

Pots 11 à 18

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
log 19	15,000	-17,729	-1,182	0,07280241
log 20	15,000	-20,952	-1,397	0,04637898

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	Somme des carrés	ddl	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	1	0,34616977	1	5,809	0,023	4,195982228
A l'intérieur d	28	1,66853947	28	0,060		
Total	29	2,01470925	29			

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	poids moyen (mg)	Variance
Pot 23	15	7,983	0,532	0,032
Pot 24	15	7,824	0,522	0,017

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	Somme des carrés	ddl	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	1	0,001	1	0,035	0,854	4,195982228
A l'intérieur d	28	0,683	28	0,024		
Total	29	0,684	29			

Annexe 1.6. Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 19 à 24

<b>Aube</b>	<b>2%</b>	<b>20%</b>
n	26	25
n-1	25	24
Var	0,00127312	0,00109241
Varres	0,00118461	
X2	0,14317892	
c	17,3265306	
x2 corr	0,00826357	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

**RAPPORT DETAILLE**

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing moy (mg)	Variance
2%	26	2,190347	0,08424412	0,00127312
20%	25	1,684631	0,06738524	0,00109241

**ANALYSE DE VARIANCE**

	ce des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,00362243		1	0,00362243	3,05791616	0,08660717	4,03838385
A l'intérieur d	0,05804581		49	0,00118461			
Total	0,06166824		50				

<b>Matin</b>	<b>2%</b>	<b>20%</b>
n	15	30
n-1	14	29
Var	0,00027078	0,00969241
Varres	0,0066249	
X2	33,727373	
c	15,3255814	
x2 corr	2,20072388	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

**RAPPORT DETAILLE**

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing moy (mg)	Variance
Colonne 1	15	0,389308	0,02595387	0,00027078
Colonne 2	30	8,300017	0,27666723	0,00969241

**ANALYSE DE VARIANCE**

	ce des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,62857192		1	0,62857192	94,8801808	1,9048E-12	4,06704714
A l'intérieur d	0,2848708		43	0,0066249			
Total	0,91344272		44				

Annexe 1.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 2% et 20% d'une même heure : aube et matin (expérience 1)

<b>Apr.-midi</b>	<b>2%</b>	<b>20%</b>
n -	29	30
n-1	28	29
Var	0,00041245	0,01165226
Varres	0,00613095	
X2	56,9494871	
c	19,994152	
x2 corr	2,8483072	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing moy (mg)	Variance
Colonne 1	29	1,250518	0,04312131	0,00041245
Colonne 2	30	14,720049	0,4906683	0,01165226

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	2,95355132	1	2,95355132	481,74451	1,752E-29	4,00987687
A l'intérieur d	0,34946413	57	0,00613095			
Total	3,30301545	58				

<b>Crépuscule</b>	<b>2%</b>	<b>20%</b>
n	15	30
n-1	14	29
Var	0,00031223	0,02357571
Varres	0,01600156	
X2	43,8752166	
c	15,3255814	
x2 corr	2,86287453	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing moy (mg)	Variance
Colonne 1	15	0,662571	0,0441714	0,00031223
Colonne 2	30	15,807484	0,52691613	0,02357571

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	2,33042478	1	2,33042478	145,637366	2,1361E-15	4,06704714
A l'intérieur d	0,688067	43	0,01600156			
Total	3,01849178	44				

Annexe 1.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 2% et 20% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 1)

	2% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule	
n		26	15	29	15
n-1		25	14	28	14
Var	0,00127312	0,00027078	0,000412448	0,00031223	
Varres	0,00063628				
X2	16,7262427				
c	9,99862826				
x2 corr	1,67285375				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ingéré moyen (mg)	Variance
<b>Aube</b>	26	2,190347	0,084244115	0,00127312
<b>Matin</b>	15	0,389308	0,025953867	0,00027078
<b>Après-midi</b>	29	1,250518	0,04312131	0,00041245
<b>Crépuscule</b>	15	0,662571	0,0441714	0,00031223

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	omme des carr	egré de libert	oyenne des carré	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,04035093	3	0,013450309	21,1390029	3,2893E-10	2,7173428
A l'intérieur d	0,05153862	81	0,000636279			
Total	0,09188954	84				

Annexe 1.9. : Ration 2% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée.  
(expérience 1)

	20% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule	
n		25	30	30	30
n-1		24	29	29	29
Var	0,00109241	0,00969241	0,011652262	0,02357571	
Varres	0,01197215				
X2	44,7206744				
c	13,3323323				
x2 corr	3,35430241				

Analyse de variance pour un facteur

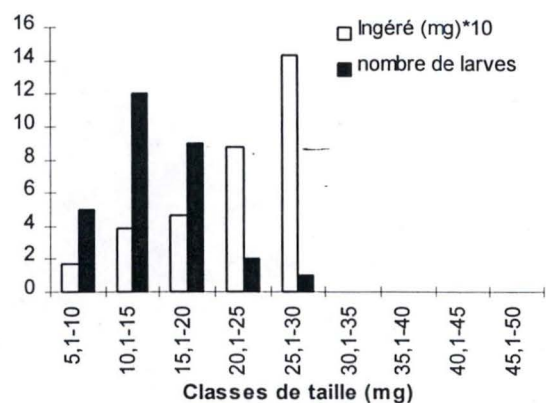
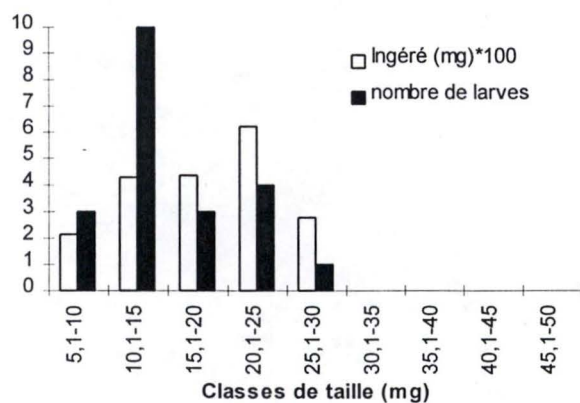
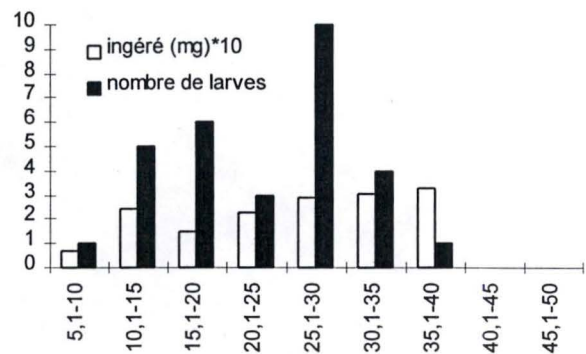
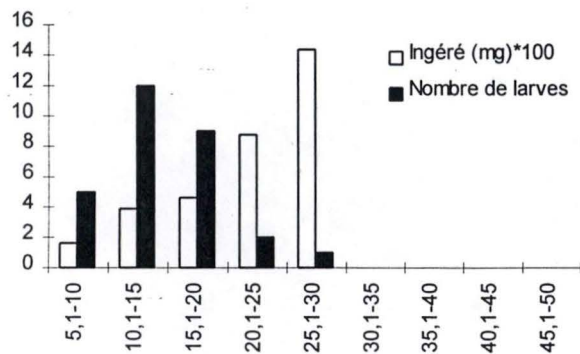
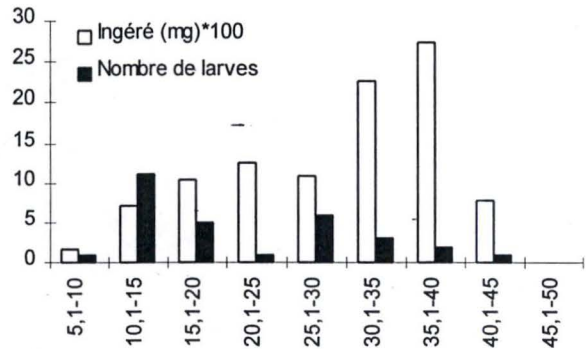
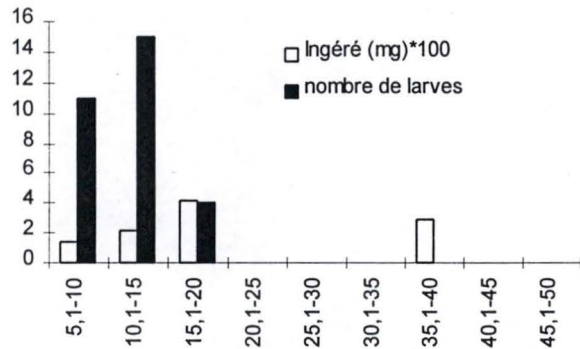
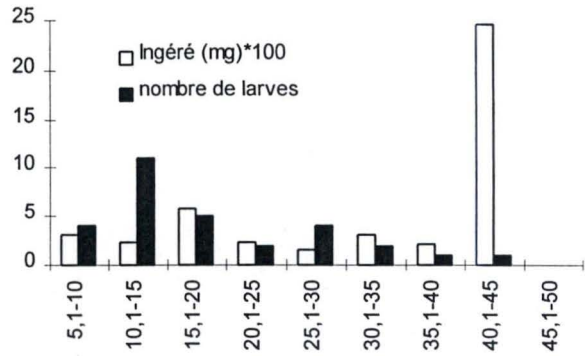
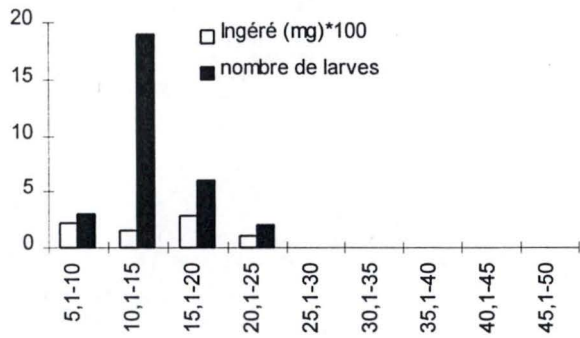
RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ngéré moyen (mg)	Variance
<b>Aube</b>	25	1,684631	0,06738524	0,00109241
<b>Matin</b>	30	8,300017	0,276667233	0,00969241
<b>Après-midi</b>	30	14,720049	0,4906683	0,01165226
<b>Crépuscule</b>	30	15,807484	0,526916133	0,02357571

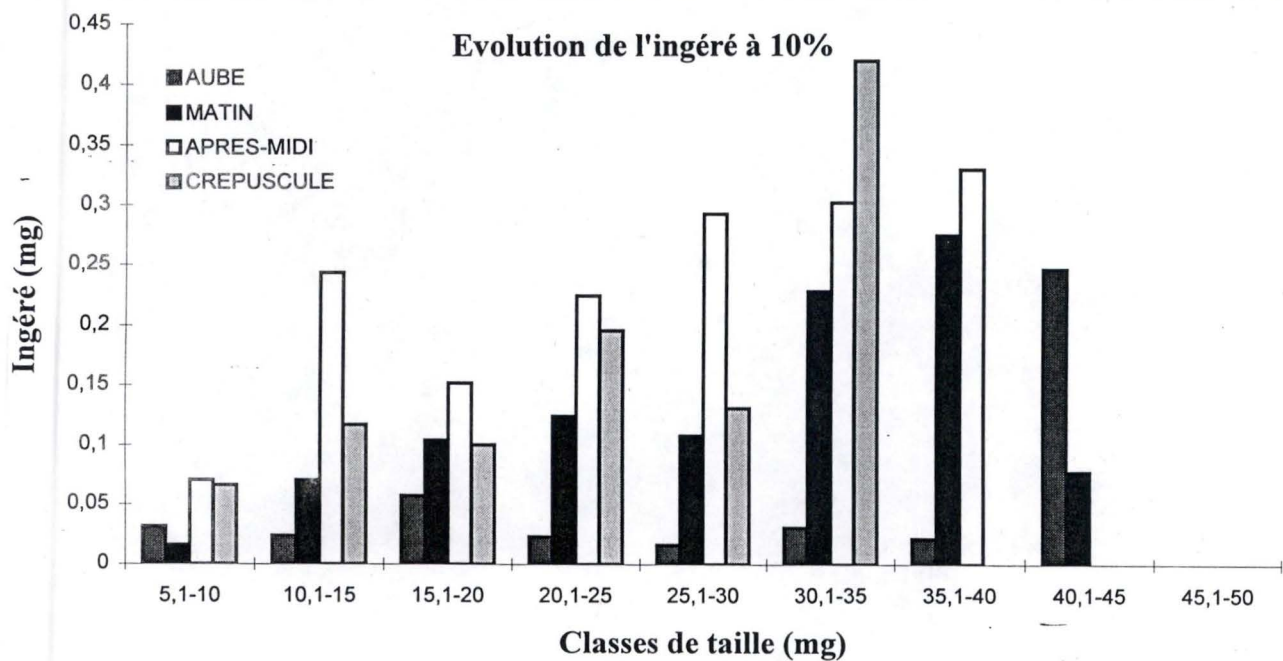
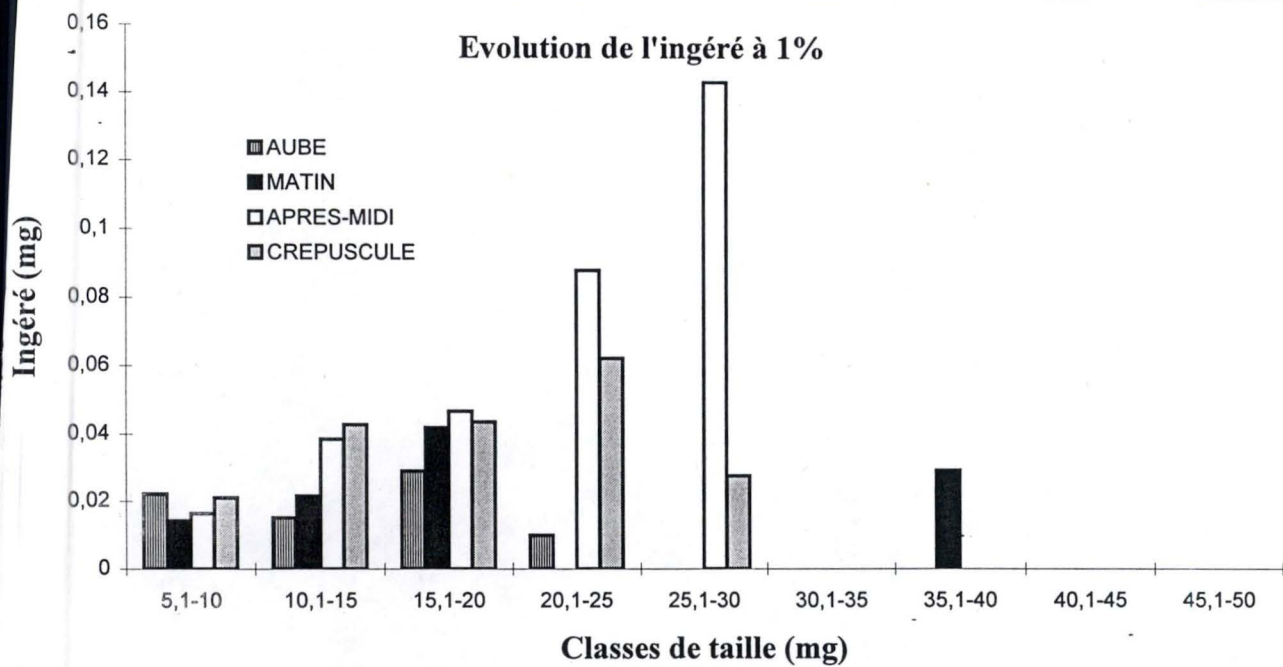
ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	oyenne des carré	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	3,69011734	3	1,230039114	102,74167	6,7876E-32	2,7173428
A l'intérieur d	1,32890912	111	0,011972154			
Total	5,01902646	114				

Annexe 1.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 1)



Annexe 2.1. : Ingeré (mg) et nombre de larve en fonction des classes de taille (mg) : gauche : ration à 1% droite : ration à 10% (expérience 2)



Annexe 2.2. : Evolution de l'ingéré (mg) au cours de la journée en fonction des classes de tailles (mg) :  
 au-dessus : ingéré à 1%  
 en dessous : ingéré à 10%  
 (expérience 2)



	pot 1	pot 2
Var	1,691E-05	4,240E-05
Somme	15	15
Varres	2,965E-05	
X2	2,859E+00	
C	1,031E+01	
X2corr	2,774E-01	

	pot 5	pot 6
Var	2,659E-04	4,054E-03
Somme	15	15
Varres	2,160E-03	
X2	2,051E+01	
C	1,031E+01	
X2corr	1,990E+00	

	pot 7	pot 8
Var	0,000	0,000
Somme	15	15
Varres	0,000	
X2	3,023	
C	10,310	
X2corr	0,293	

	pot 11	pot 12
Var	0,015	0,003
Somme	15	15
Varres	0,009	
X2	8,339	
C	10,310	
X2corr	0,809	

	pot 13	pot 14
Var	0,001	0,001
Somme	15	14
Varres	0,001	
X2	0,934	
C	9,975	
X2corr	0,094	

	pot 17	pot 18
Var	0,009	0,013
Somme	15	15
Varres	0,011	
X2	4,085	
C	10,310	
X2corr	0,396	

	pot 19	pot 20
Var	0,003	0,000
Somme	15	6
Varres	0,002	
X2	13,637	
C	7,298	
X2corr	1,869	

	pot 23	pot 24
Var	0,013	0,010
Somme	14	14
Varres	0,012	
X2	0,248	
C	9,641	
X2corr	0,026	

Annexe 2.3. : Test de Bartlett sur les échantillons d'un même duplicat. ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ )  
(expérience 2)

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 1	15	0,175	0,012	0,000
pot 2	15	0,228	0,015	0,000

ANALYSE DE VARIANCE

rce des variat	mme des carr	egré de libert	yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	9,3E-05	1	9,3E-05	3,1E+00	8,8E-02	4,2E+00
A l'intérieur d	8,4E-04	28	3,0E-05			
Total	9,3E-04	29				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 5	15	0,323	0,022	0,000
pot 6	15	0,792	0,053	0,004

ANALYSE DE VARIANCE

rce des variat	mme des carr	egré de libert	yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,007	1	0,007	3,390	0,076	4,196
A l'intérieur d	0,060	28	0,002			
Total	0,068	29				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 7	15	0,359	0,024	0,000
pot 8	15	0,299	0,020	0,000

ANALYSE DE VARIANCE

rce des variat	mme des carr	egré de libert	yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,000	1	0,000119138	0,398	0,533	4,196
A l'intérieur d	0,008	28	0,000299429			
Total	0,009	29				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 11	15	2,244	0,150	0,015
pot 12	15	1,147	0,076	0,003

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	Yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,040	1	0,040	4,328	0,057	4,196
A l'intérieur d	0,259	28	0,009			
Total	0,299	29				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 13	15	0,839	0,056	0,001
pot 14	14	0,445	0,032	0,000

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	Yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,004	1	0,004	3,971	0,056	4,210
A l'intérieur d	0,029	27	0,001			
Total	0,033	28				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
Colonne 1	15	2,972	0,198	0,009
Colonne 2	15	3,970	0,265	0,013

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	Yenne des carr	F	Probabilité	ur critique po
Entre Groupe	0,033	1	0,033	2,933	0,098	4,196
A l'intérieur d	0,317	28	0,011			
Total	0,350	29				

Annexe 2.5. : Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 11 à 18

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 19	15	0,789	0,053	0,003
pot 20	6	0,109	0,018	0,000

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	mmes des carrés	Degré de liberté	mmes des carrés	F	Probabilité	Seuil critique
Entre Groupe	0,005	1	0,005	2,686	0,118	4,381
A l'intérieur d	0,036	19	0,002			
Total	0,04121415	20				

Analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Poids moy (mg)	Variance
pot 23	14	1,886	0,135	0,013
pot 24	14	2,125	0,152	0,010

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	mmes des carrés	Degré de liberté	mmes des carrés	F	Probabilité	Seuil critique
Entre Groupe	0,002	1	0,002	0,172	0,682	4,225
A l'intérieur d	0,306	26	0,012			
Total	0,309	27				

Annexe 2.6. Anova 1 sur les réplicats d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 19 à 24

<b>Aube</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
n	29	29
n-1	28	28
Var	0,000	0,002
Varres	0,001	
X2	27,571	
c	19,661	
x2 corr	1,402	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
1%	30	0,590	0,020	0,000
10%	30	1,115	0,037	0,002

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,005	1	0,005	3,513	0,066	4,007
A l'intérieur d	0,076	58	0,001			
Total	0,080	59				

<b>Matin</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
n	29	29
n-1	28	28
Var	0,000	0,010
Varres	0,005	
X2	61,928	
c	19,661	
x2 corr	3,150	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
1%	30	0,658	0,022	0,000
10%	30	3,391	0,113	0,010

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,124	1	0,124	23,445	0,000	4,007
A l'intérieur d	0,308	58	0,005			
Total	0,432	59				

Annexe 2.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : aube et matin (expérience 2)

<b>Après-midi</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
n-	29	28
n-1	28	27
Var.	0,011	0,001
Varres	0,006	
X2	23,172	
c	19,327	
x2 corr	1,199	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
1%	30	7,322	0,244	0,011
10%	29	1,284	0,044	0,001

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,589	1	0,589	92,578	0,000	4,010
A l'intérieur d	0,362	57	0,006			
Total	0,951	58				

<b>Crépuscule</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
n	20	27
n-1	19	26
Var	0,002	0,012
Varres	0,008	
X2	13,482	
c	15,993	
x2 corr	0,843	

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
1%	21	0,898	0,043	0,002
10%	28	4,011	0,143	0,011

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupe	0,121	1	0,121	16,291	0,000	4,047
A l'intérieur d	0,350	47	0,007			
Total	0,471	48				

Annexe 2.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 2)

	1% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule	
n-		29	29	28	20
n-1		28	28	27	19
Var-	0,000272647	0,00029993	0,001196892	0,00212398	
Varres	0,000869646				
X2	36,69445618				
c	12,33224401				
x2 corr	2,975488983				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

#### RAPPORT DETAILLE

Groupes	mbre d'échantill	Somme	Ing.moy. (mg)	Variance
<b>Aube</b>	30	0,550144	0,018338133	0,00026651
<b>Matin</b>	30	0,657912	0,0219304	0,00029321
<b>Apr.-midi</b>	29	1,284292	0,044285931	0,00117213
<b>Crépuscule</b>	21	0,8975	0,042738095	0,00206071

#### ANALYSE DE VARIANCE

Source des variation	omme des carré	egré de libert	oyenne des carr	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupes	0,015286127	3	0,005095376	5,98354995	0,00083014	2,690299539
A l'intérieur des gro	0,090265782	106	0,000851564			
Total	0,105551909	109				

Annexe 2.9. : Ration 2% : test de Bartlett ( $X^2_{\text{théorique}} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée.  
(expérience 2)

	10% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule	
n -		29	29	29	27
n-1		28	28	28	26
Var	0,002399682	0,01034643	0,011005631	0,01182133	
Varres	0,008840031				
X2	155,5391004				
c	13,22085048				
x2 corr	11,7646819				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

#### RAPPORT DETAILLE

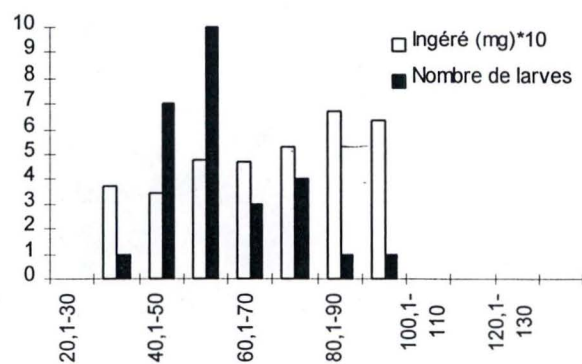
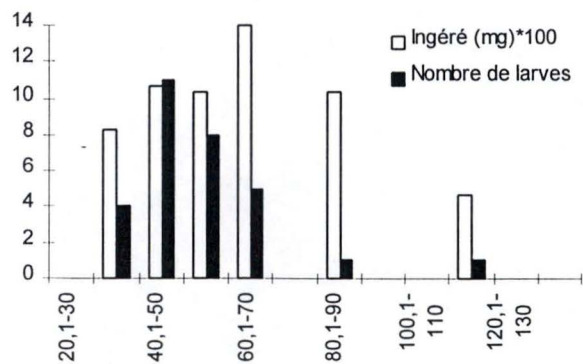
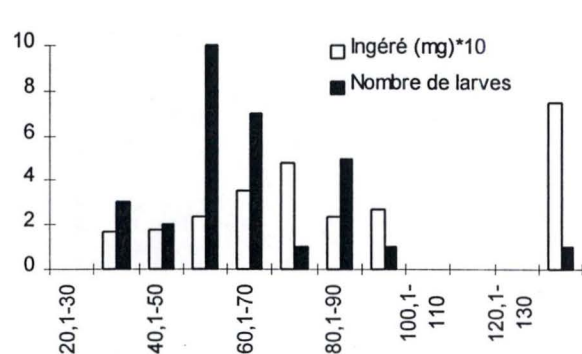
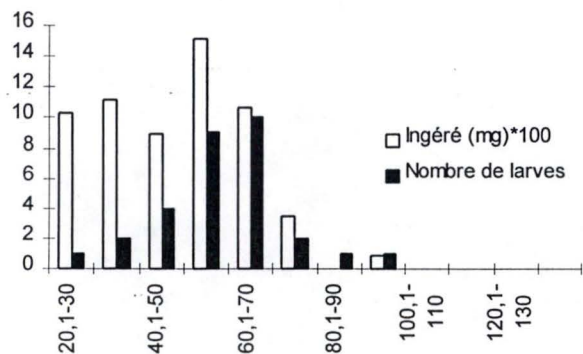
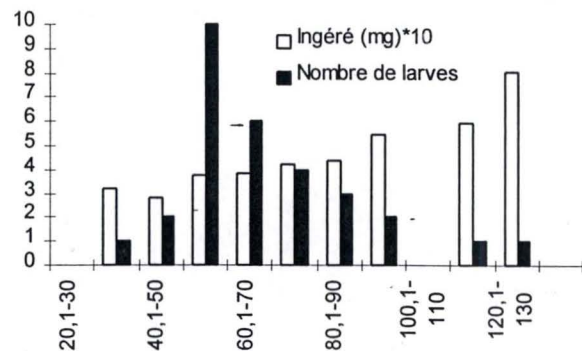
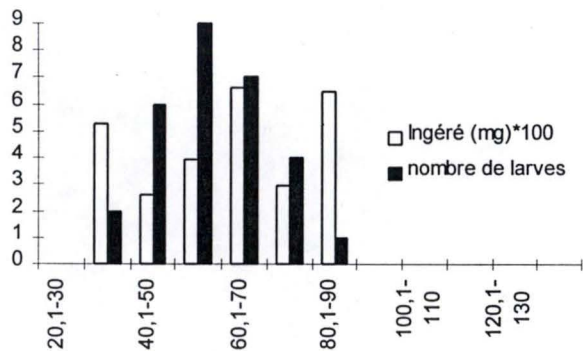
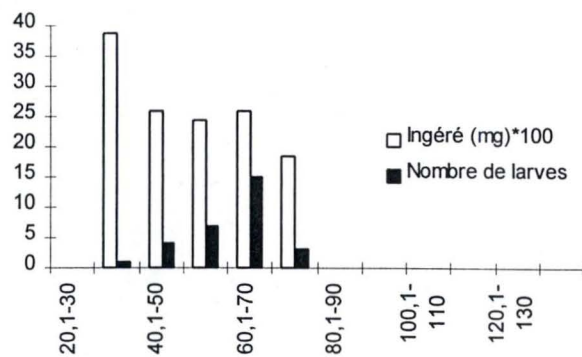
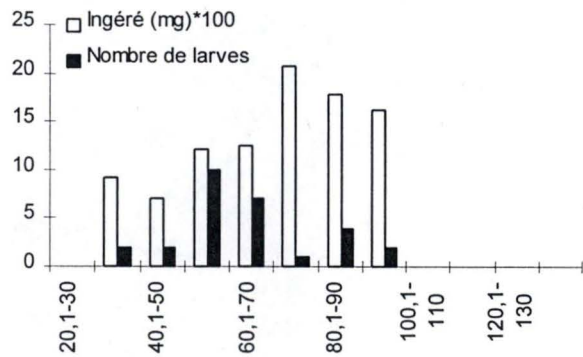
Groupes	mbre d'échantill	Somme	Ing.moy. (mg)	Variance
<b>Aube</b>	30	1,114976	0,037165867	0,00233818
<b>Matin</b>	30	3,390704	0,113023467	0,01032471
<b>Apr.-midi</b>	30	7,3221	0,24407	0,01136387
<b>Crépuscule</b>	28	4,01086	0,143245	0,01142596

#### ANALYSE DE VARIANCE

Source des variation	omme des carré	egré de libert	oyenne des carr	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupes	0,660355223	3	0,220118408	24,9617753	1,7306E-12	2,684203082
A l'intérieur des gro	1,005276997	114	0,008818219			
Total	1,66563222	117				

Annexe 2.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée.  
(expérience 2)



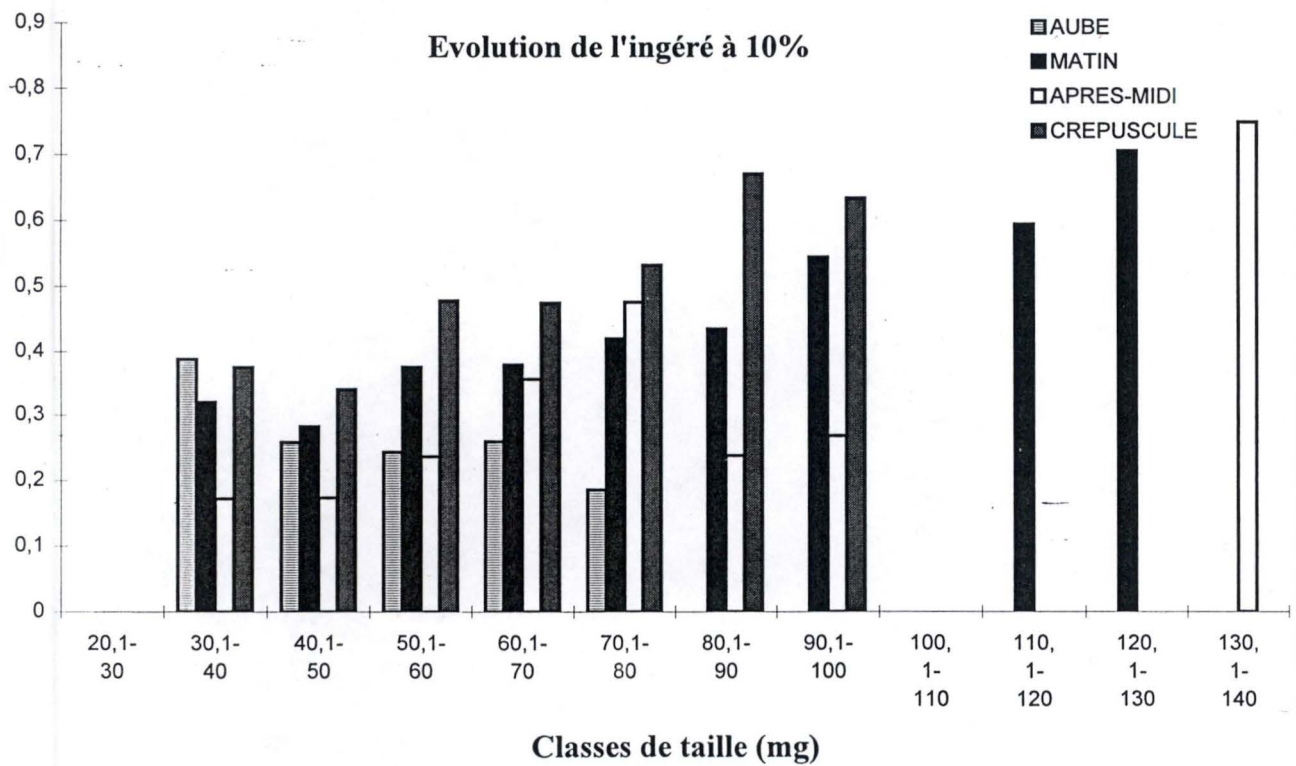
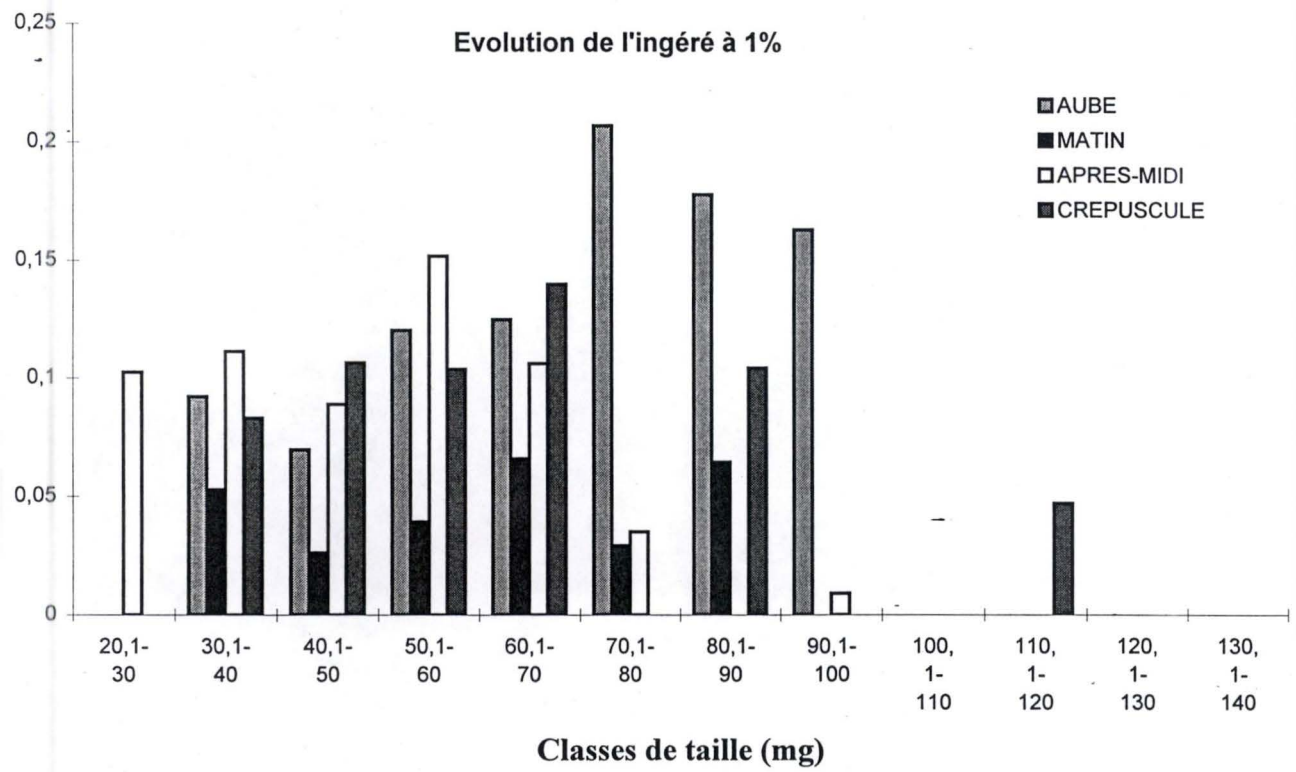


Classes de taille (mg)

Classes de taille (mg)

Annexe 3.1. : Ingeré (mg) et nombre de larve en fonction des classes de taille (mg) :

gauche : ration à 1%  
droite : ration à 10%  
(expérience 3)



Annexe 3.2. : Evolution de l'ingéré (mg) au cours de la journée en fonction des classes de tailles (mg) :  
 au-dessus : ingéré à 1%  
 en dessous : ingéré à 10%  
 (expérience 3)

	<b>pot 1</b>	<b>pot 2</b>		<b>pot 5</b>	<b>pot 6</b>
me	0,007	0,006	Var	0,015	0,005
	15	13	Somme	15	15
es	0,007		Varres	0,010	
	0,085		X2	4,292	
	9,641		C	10,310	
orr	0,009		X2corr	0,416	
	<b>pot 7</b>	<b>pot 8</b>		<b>pot 11</b>	<b>pot 12</b>
me	0,004	0,001	Var	0,020	0,022
	14	15	Somme	15	15
res	0,002		Varres	0,021	
	4,791		X2	0,021	
	9,975		C	10,310	
orr	0,480		X2corr	0,002	
	<b>pot 13</b>	<b>pot 14</b>		<b>pot 17</b>	<b>pot 18</b>
me	0,006	0,006	Var	0,026	0,024
	15	15	Somme	15	15
res	0,006		Varres	0,025	
	0,010		X2	0,014	
	10,310		C	10,310	
corr	0,001		X2corr	0,001	
	<b>pot 19</b>	<b>pot 20</b>		<b>pot 23</b>	<b>pot 24</b>
r mme	0,005	0,003	Var	0,007	0,021
	15	15	Somme	14	15
rres	0,004		Varres	0,015	
	0,894		X2	3,763	
	10,310		C	9,975	
corr	0,087		X2corr	0,377	

Annexe 3.3. : Test de Bartlett sur les échantillons d'un même duplicat. ( $X^2_{\text{théorique}} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ )  
(expérience 3)

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
pot 1	15	2,599	0,173	0,007
pot 2	13	1,438	0,111	0,006

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	SS	MS	F	Probabilité	F critique
Entre Groupe	1	0,027	0,027	4,095	0,053	4,225
A l'intérieur d	26	0,173	0,007			
Total	27	0,201				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
pot 5	15	4,398	0,293	0,015
pot 6	15	3,321	0,221	0,005

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	SS	MS	F	Probabilité	F critique
Entre Groupe	1	0,039	0,0387	4,0162	0,0548	4,1960
A l'intérieur d	28	0,270	0,0096			
Total	29	0,309				

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
pot 7	14	0,627	0,045	0,004
pot 8	15	0,631	0,042	0,001

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	SS	MS	F	Probabilité	F critique
Entre Groupe	1	5,43E-05	5,4E-05	2,2E-02	8,8E-01	4,2E+00
A l'intérieur d	27	6,68E-02	2,5E-03			
Total	28	6,68E-02				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
11	15	5,726	0,382	0,020
12	15	6,648	0,443	0,022

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
entre Groupe	0,028	1	0,028	1,351	0,255	4,196
l'intérieur d	0,587	28	0,021			
Total	0,615	29				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
13	15	1,058	0,071	0,006
14	15	1,904	0,127	0,006

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
entre Groupe	0,024	1	0,024	4,118	0,052	4,196
l'intérieur d	0,162	28	0,006			
Total	0,186	29				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
17	15	4,301	0,287	0,026
18	15	5,369	0,358	0,024

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
entre Groupe	0,03803917	1	0,03803917	1,53559519	0,22556176	4,19598223
l'intérieur d	0,6936052	28	0,02477161			
Total	0,73164437	29				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

REPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
19	15	1,918	0,128	0,005
20	15	1,264	0,084	0,003

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,014	1	0,014	3,726	0,064	4,196
ntérieur d	0,107	28	0,004			
al	0,121	29				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

REPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	ing.moy(mg)	Variance
23	14	6,084	0,435	0,007
24	15	7,240	0,483	0,021

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,017	1	0,017	1,155	0,292	4,210
ntérieur d	0,392	27	0,015			
al	0,408	28				

Annexe 3.6. Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 19 à 24

e	1%	10%
	28	30
	27	29
	0,007	0,010
es	0,009	
	1,406	
	19,661	
orr	0,071	

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
1%	28	3,642	0,130	0,007
10%	30	7,575	0,252	0,010

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	égré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,217	1	0,217	25,282	0,000	4,013
ntérieur d	0,481	56	0,009			
al	0,698	57				

tin	1%	10%
	30	30
	29	29
r	0,002	0,021
rres	0,012	
	29,520	
	20,328	
corr	1,452	

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
1%	30	1,258	0,042	0,002
10%	30	12,373	0,412	0,021

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	égré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
ntre Groupe	2,059	1	2,059	174,700	0,000	4,007
l'intérieur d	0,684	58	0,012			
total	2,743	59				

Annexe 3.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : aube et matin (expérience 3)

-midi	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	30	30
	29	29
	0,006	0,019
es	0,013	
	8,907	
	20,328	
orr	0,438	

alyse de variance pour un facteur : l'ingéré

PPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	30	3,188	0,106	0,006
<b>10%</b>	30	8,409	0,280	0,019

ALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,454	1	0,454	36,139	0,000	4,007
l'intérieur d	0,729	58	0,01257122			
al	1,183	59				

épuscule	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	30	29
	29	28
r	0,004	0,015
rres	0,009	
	10,525	
	19,994	
corr	0,526	

alyse de variance pour un facteur : l'ingéré

PPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	30	3,183	0,106	0,004
<b>10%</b>	29	13,324	0,459	0,015

NALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
ntre Groupe	1,841	1	1,841	198,197	0,000	4,010
l'intérieur d	0,530	57	0,009			
otal	2,371	58				

Annexe 3.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 3)



	1% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule
n	28	30	30	30
n-1	27	29	29	29
Var	0,007	0,002	0,006	0,004
Varres	0,005			
X2	8,543			
c	13,666			
x2 corr	0,625			

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

#### RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>Aube</b>	28	3,642	0,130	0,007
<b>Matin</b>	30	1,258	0,042	0,002
<b>Apr.-midi</b>	30	3,188	0,106	0,006
<b>Crépuscule</b>	30	3,183	0,106	0,004

#### ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,126	3	0,042	8,796	0,000	2,684
A l'intérieur d	0,546	114	0,005			
Total	0,672	117				

Annexe 3.9. : Ration 2% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 3)

	10% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule
-	30	30	30	29
-1	29	29	29	28
ar	0,010	0,021	0,019	0,015
arres	0,016			
2	4,162			
	13,777			
2 corr	0,302			

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

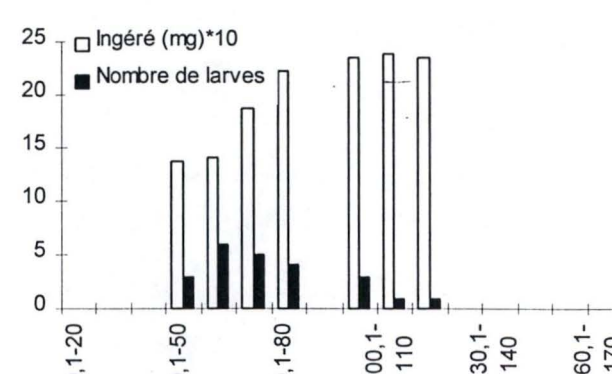
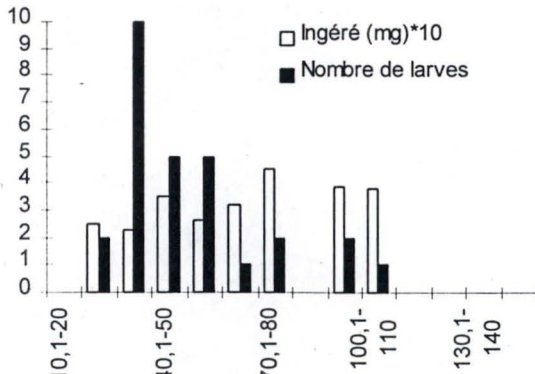
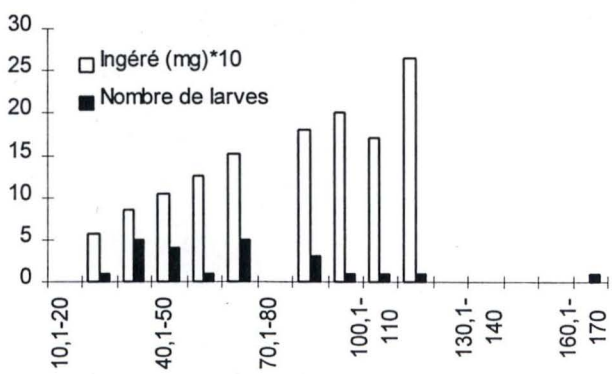
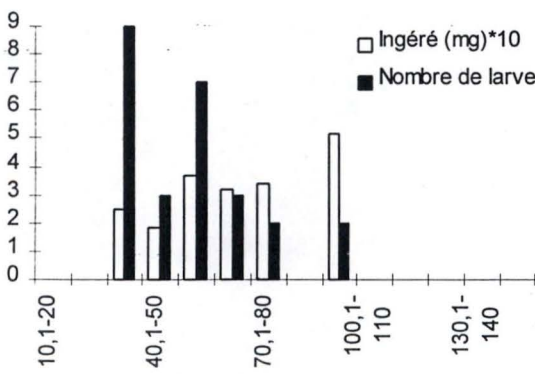
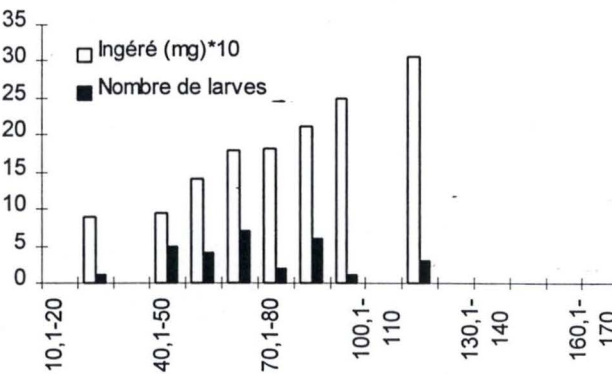
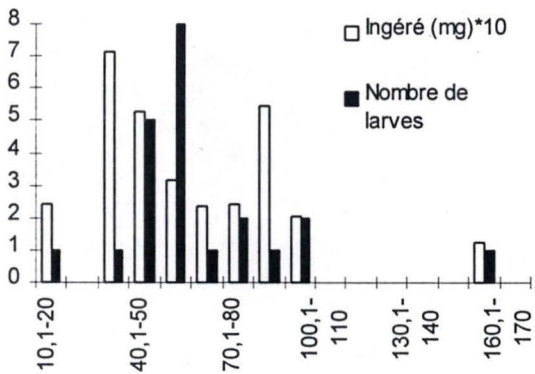
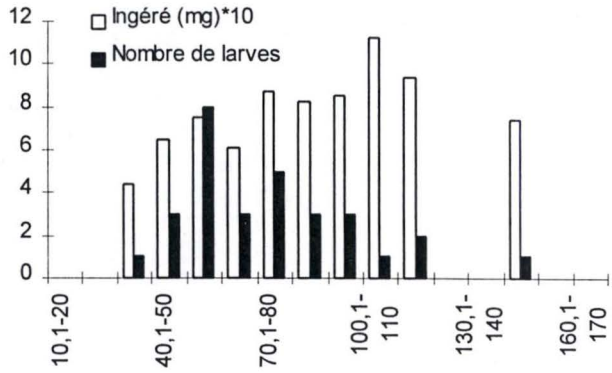
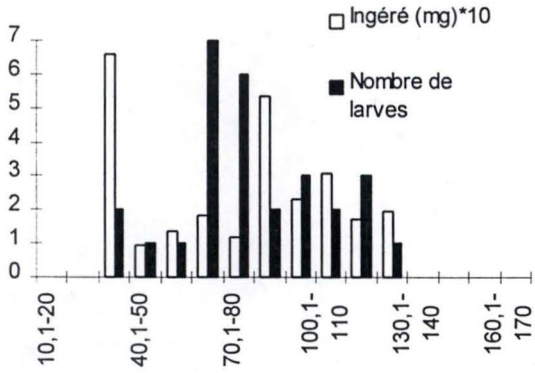
RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
Aube	30	7,575	0,252	0,010
Matin	30	12,373	0,412	0,021
Apr.-midi	30	8,409	0,280	0,019
Crépuscule	29	13,324	0,459	0,015

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,895	3	0,298	18,287	0,000	2,683
A l'intérieur d	1,877	115	0,016			
Total	2,772	118				

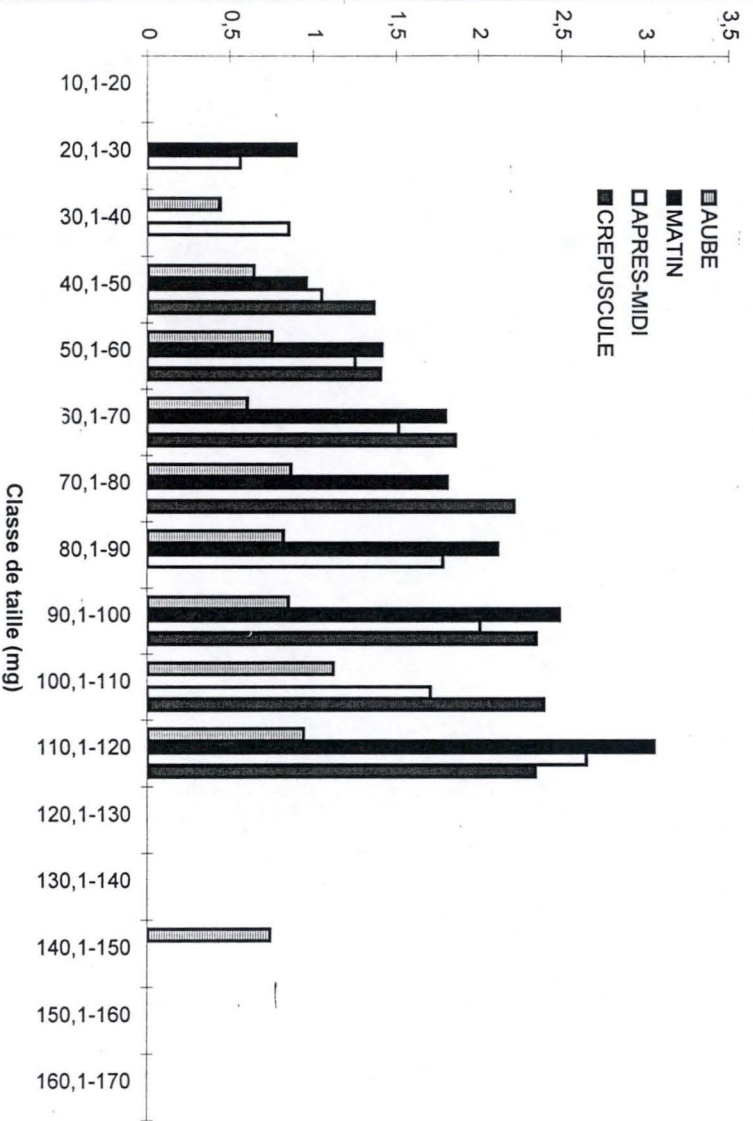
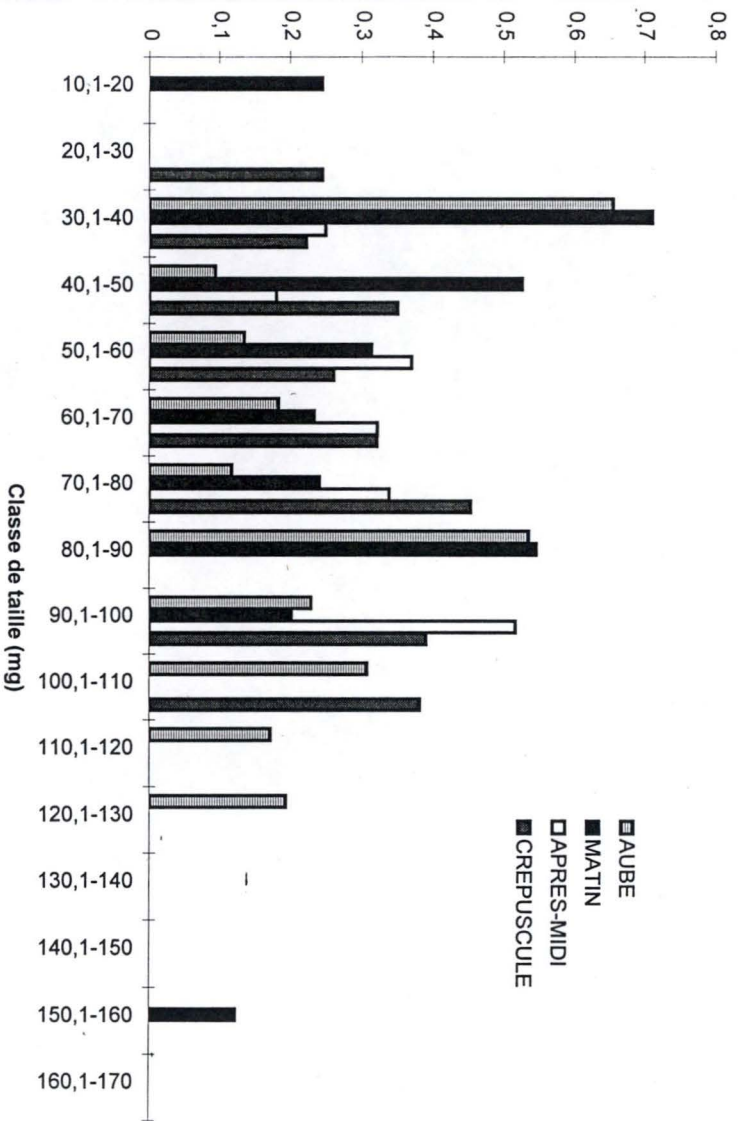
Annexe 3.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 3)



Classes de taille (mg)

Classe de taille (mg)

Annexe 4.1. : Ingéré (mg) et nombre de larve en fonction des classes de taille (mg) : gauche : ration à 1% droite : ration à 10% (expérience 4)



Annexe 4.2 : Evolution de l'ingéré (mg) au cours de la journée en fonction des classes de tailles (mg) :  
 au-dessus : ingéré à 1%  
 en dessous : ingéré à 10%  
 (expérience 4)

	Pot 1	Pot 2		Pot 5	Pot 6
Var	0,0688978	0,02958492	Var	0,06115656	0,0655689
Somme	15	13	Somme	15	14
Varres	0,05075339		Varres	0,06328102	
X2	2,19752416		X2	0,01636761	
C	9,64102564		C	9,97530864	
X2 corr	0,22793469		X2 corr	0,00164081	

	Pot 7	Pot 8		Pot 11	Pot 12
Var	0,11035808	0,00576941	Var	0,25296168	0,61388879
Somme	13	9	Somme	14	15
Varres	0,06852261		Varres	0,44010907	
X2	14,0779545		X2	2,54012253	
C	7,63333333		C	9,97530864	
X2 corr	1,84427351		X2 corr	0,254641	

	Pot 13	pot 14		Pot 17	Pot 18
Var	0,02652052	0,01879532	Var	0,33330515	0,37500919
Somme	15	11	Somme	13	10
Varres	0,02330168		Varres	0,35117831	
X2	0,33767584		X2	0,03592007	
C	8,97222222		C	7,96825397	
X2 corr	0,0376357		X2 corr	0,0045079	

	pot 19	Pot 20		Pot 23	Pot 24
Var	0,00634353	0,01936184	Var	0,26877668	0,3022625
Somme	14	14	Somme	14	9
Varres	0,01285268		Varres	0	
X2	3,85275303		X2	#NOMBRE!	
C	9,64102564		C	7,96825397	
X2 corr	0,39962066		X2 corr	#NOMBRE!	

Annexe 4.3. : Test de Bartlett sur les échantillons d'un même duplicat. ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ )  
(expérience 4)

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
Pot 1	15	3,558944	0,23726293	0,0688978
Pot 2	13	3,066304	0,23586954	0,02958492

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	1,3522E-05	1	1,3522E-05	0,00026642	0,98710192	4,22519975
A l'intérieur d	1,31958819	26	0,05075339			
Total	1,31960171	27				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
Pot 5	15	12,233568	0,8155712	0,06115656
Pot 6	14	10,662512	0,761608	0,0655689

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,02108709	1	0,02108709	0,33322933	0,56854642	4,21000834
A l'intérieur d	1,70858753	27	0,06328102			
Total	1,72967462	28				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
Pot 7	13	5,52448	0,42496	0,11035808
Pot 8	9	2,36136	0,26237333	0,00576941

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,14058307	1	0,14058307	2,05163039	0,16748851	4,35125003
A l'intérieur d	1,37045225	20	0,06852261			
Total	1,51103532	21				

analyse de variance pour un facteur

APPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
11	14	21,635376	1,545384	0,25296168
12	15	30,334896	2,0223264	0,61388879

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	1,6472259	1	1,6472259	3,74276745	0,06357842	4,21000834
l'intérieur d	11,8829449	27	0,44010907			
Total	13,5301708	28				

analyse de variance pour un facteur

APPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
13	15	4,614992	0,30766613	0,02652052
14	11	3,438864	0,312624	0,01879532

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,00015599	1	0,00015599	0,00669442	0,93546884	4,25967528
l'intérieur d	0,55924043	24	0,02330168			
Total	0,55939642	25				

analyse de variance pour un facteur

APPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
17	13	19,593472	1,50719015	0,33330515
18	10	10,76416	1,076416	0,37500919

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	1,0488534	1	1,0488534	2,9866691	0,09863054	4,32478942
l'intérieur d	7,3747445	21	0,35117831			
Total	8,42359791	22				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
Pot 19	14	3,826928	0,273352	0,00634353
Pot 20	14	4,33776	0,30984	0,01936184

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,00931962	1	0,00931962	0,72511072	0,40224783	4,22519975
A l'intérieur d	0,33416979	26	0,01285268			
Total	0,34348941	27				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
Pot 23	14	26,218752	1,872768	0,26877668
Pot 24	9	16,259328	1,806592	0,3022625

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,02399074	1	0,02399074	0,08521463	0,77321558	4,32478942
A l'intérieur d	5,91219676	21	0,28153318			
Total	5,9361875	22				

Annexe 4.6. Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 19 à 24



ube	1%	10%
	29	30 n
1	28	29 n-1
ar	0,049	0,075 Var
arres	0,062	Varres
2	6,877	X2
	19,994	c
corr	0,344	x2 corr

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	28	6,625	0,237	0,049
10%	29	22,896	0,790	0,062

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	4,355	1	4,355	78,550	0,000	4,016
A l'intérieur d	3,049	55	0,055			
Total	7,404	56				

latin	1%	10%
	23	30
-1	22	29
ar	0,074	0,572
arres	0,357	
2	23,038	
	17,993	
2 corr	1,280	

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	22	7,886	0,358	0,072
10%	29	51,960	1,792	0,493

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	25,699	1	25,699	82,163	0,000	4,038
A l'intérieur d	15,326	49	0,313			
Total	41,0255169	50				

Annexe 4.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : aube et matin (expérience 4)

après-midi	1%	10%
	27	23
-1	26	22
var	0,025	0,367
varres	0,182	
X2	39,668	
	16,993	
X2 corr	2,334	

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	26	8,054	0,310	0,022
10%	22	29,589	1,345	0,314

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	12,770	1	12,770	82,151	0,000	4,052
A l'intérieur d	7,150	46	0,155			
Total	19,920	47				

Crépuscule	1%	10%
n	29	24
n-1	28	23
Var	0,015	0,385
Varres	0,182	
X2	56,037	
c	17,993	
x2 corr	3,114	

Analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	28	8,165	0,292	0,013
10%	23	42,478	1,847	0,270

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	30,544	1	30,544	238,336	0,000	4,038
A l'intérieur d	6,280	49	0,128			
Total	36,824	50				

Annexe 4.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 4)

	1% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule
	28	22	26	28
-1	27	21	25	27
ar	0,049	0,072	0,022	0,013
arres	0,037			
2	20,818			
	12,110			
2 corr	1,719			

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
Aube	28	6,625	0,237	0,049
Matin	22	7,886	0,358	0,072
Apr.-midi	26	8,054	0,310	0,022
Crépuscule	28	8,165	0,292	0,013

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,190	3	0,063	1,696	0,173	2,696
A l'intérieur d	3,734	100	0,037			
Total	3,923	103				

Annexe 4.9. : Ration 1% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 4)

	10% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule	
		29	29	22	23
		28	28	21	22
r	0,062	0,493	0,314	0,270	
rres	0,284				
	13,517				
	11,999				
corr	1,127				

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

APPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
colonne 1	29	22,896	0,790	0,062
colonne 2	29	51,960	1,792	0,493
colonne 3	22	29,589	1,345	0,314
colonne 4	23	42,478	1,847	0,270

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	19,846	3	6,615	23,330	0,000	2,696
l'intérieur d	28,072	99	0,284			
total	47,918	102				

Annexe 4.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 4)

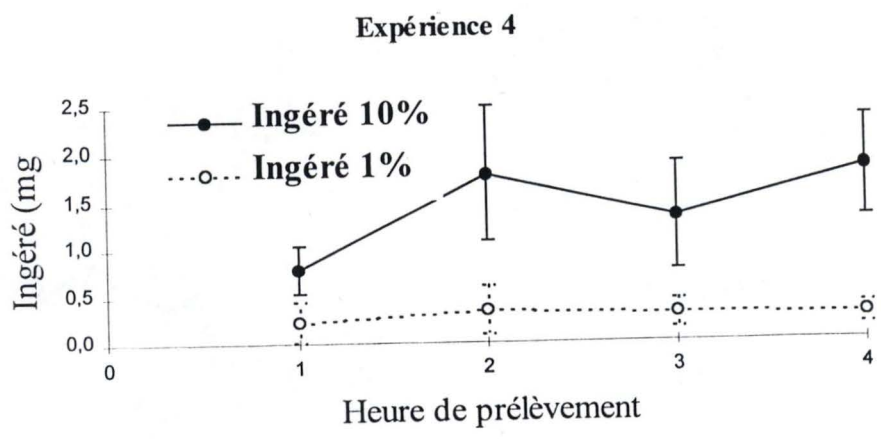
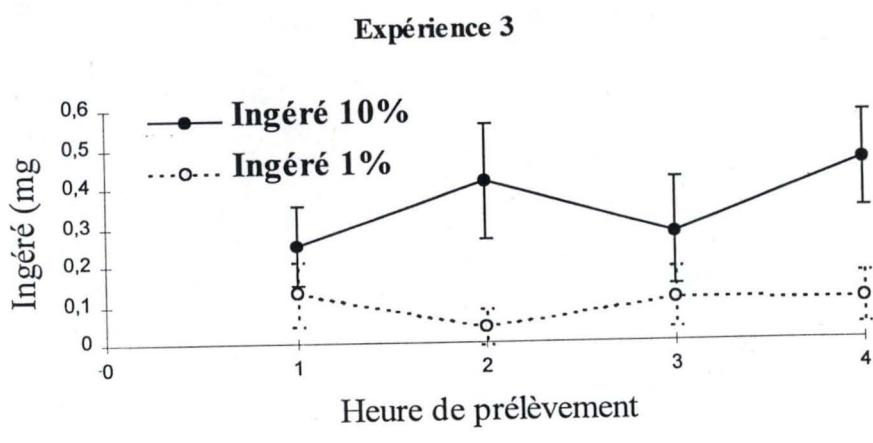
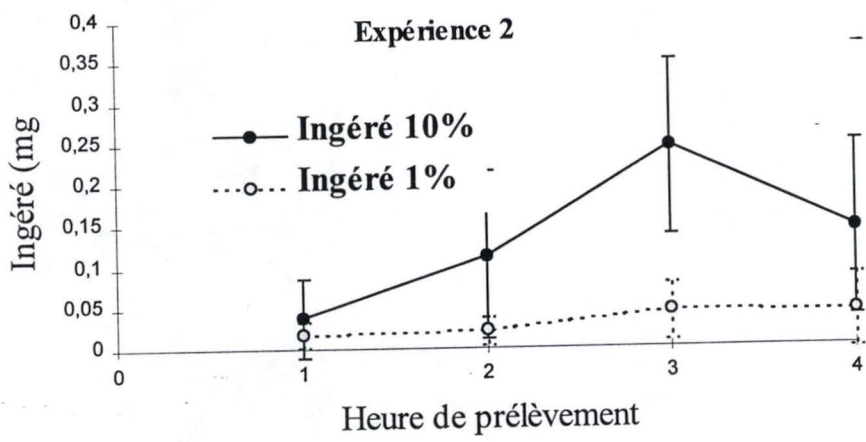
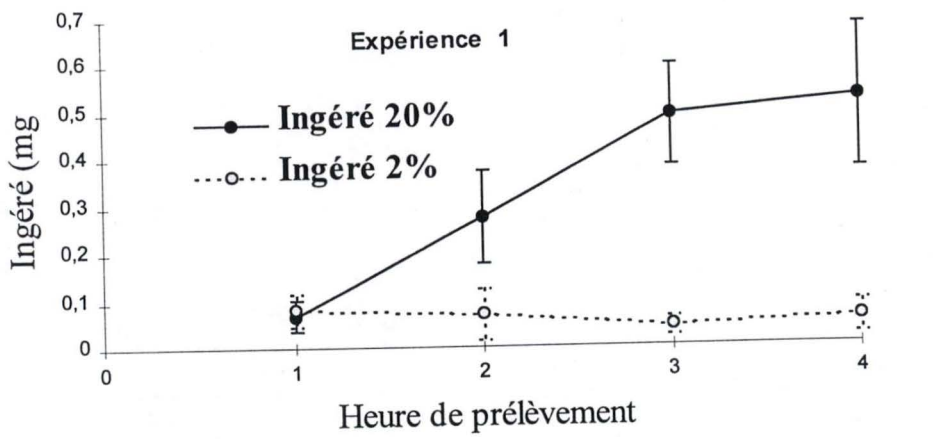


Figure 5. : Evolution comparée de l'ingéré moyen (mg) des rations en excès et des rations limitantes en fonction des heures de prélèvements

	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	28	30
	27	29
	0,007	0,010
es	0,009	
	1,406	
	19,661	
orr	0,071	

alyse de variance pour un facteur : l'ingéré

PPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	28	3,642	0,130	0,007
<b>10%</b>	30	7,575	0,252	0,010

ALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,217	1	0,217	25,282	0,000	4,013
ntérieur d	0,481	56	0,009			
al	0,698	57				

<b>tin</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	30	30
	29	29
r	0,002	0,021
rres	0,012	
	29,520	
	20,328	
corr	1,452	

alyse de variance pour un facteur : l'ingéré

PPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	30	1,258	0,042	0,002
<b>10%</b>	30	12,373	0,412	0,021

NALYSE DE VARIANCE

de des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
ntre Groupe	2,059	1	2,059	174,700	0,000	4,007
l'intérieur d	0,684	58	0,012			
otal	2,743	59				

Annexe 3.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : aube et matin (expérience 3)

-midi	1%	10%
	30	30
	29	29
	0,006	0,019
es	0,013	
	8,907	
	20,328	
corr	0,438	

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

APPORTE DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
1%	30	3,188	0,106	0,006
10%	30	8,409	0,280	0,019

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mm des carr	égré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
re Groupe	0,454	1	0,454	36,139	0,000	4,007
l'intérieur d	0,729	58	0,01257122			
total	1,183	59				

épuscule	1%	10%
	30	29
	29	28
r	0,004	0,015
rres	0,009	
	10,525	
	19,994	
corr	0,526	

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

APPORTE DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
1%	30	3,183	0,106	0,004
10%	29	13,324	0,459	0,015

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mm des carr	égré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique po
entre Groupe	1,841	1	1,841	198,197	0,000	4,010
l'intérieur d	0,530	57	0,009			
total	2,371	58				

Annexe 3.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 3)

	1% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule
n	28	30	30	30
n-1	27	29	29	29
Var	0,007	0,002	0,006	0,004
Varres	0,005			
X2	8,543			
c	13,666			
x2 corr	0,625			

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
<b>Aube</b>	28	3,642	0,130	0,007
<b>Matin</b>	30	1,258	0,042	0,002
<b>Apr.-midi</b>	30	3,188	0,106	0,006
<b>Crépuscule</b>	30	3,183	0,106	0,004

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	SS	MS	F	Probabilité	F critique pour F
Entre Groupe	3	0,126	0,042	8,796	0,000	2,684
A l'intérieur d	114	0,546	0,005			
Total	117	0,672				

Annexe 3.9. : Ration 2% : test de Bartlett ( $X^2_{\text{théorique}} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée.  
(expérience 3)



	10% Aube	Matin	Après-midi	Crépuscule
-1	30	30	30	29
ar	29	29	29	28
arres	0,010	0,021	0,019	0,015
2	0,016			
	4,162			
	13,777			
2 corr	0,302			

Analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

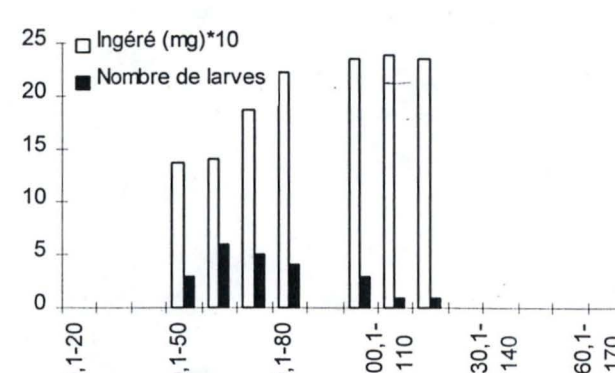
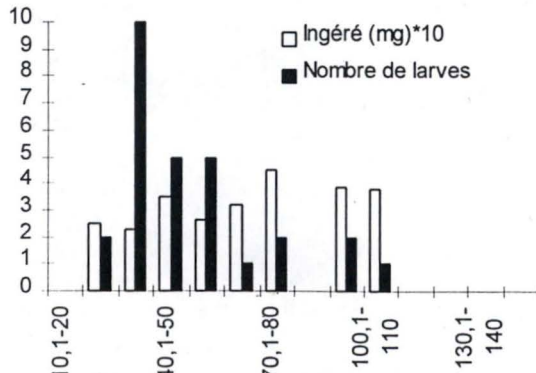
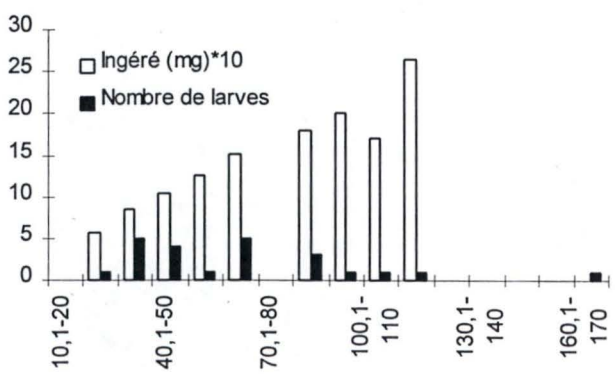
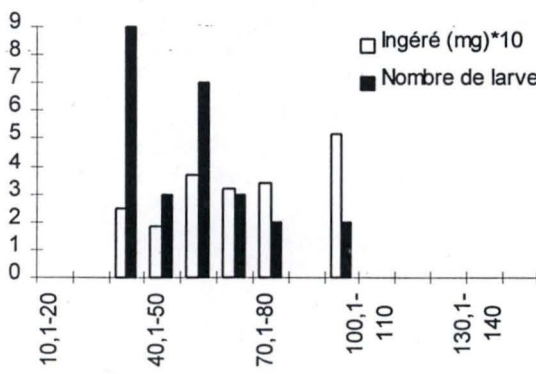
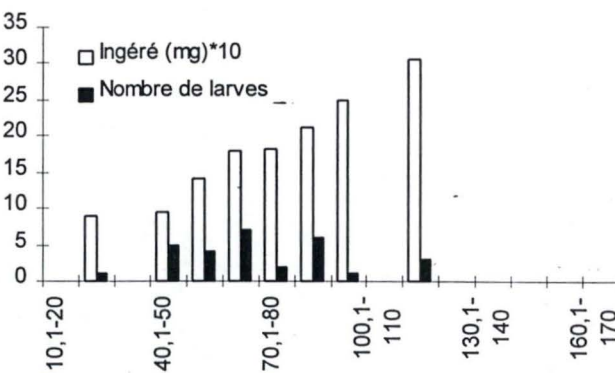
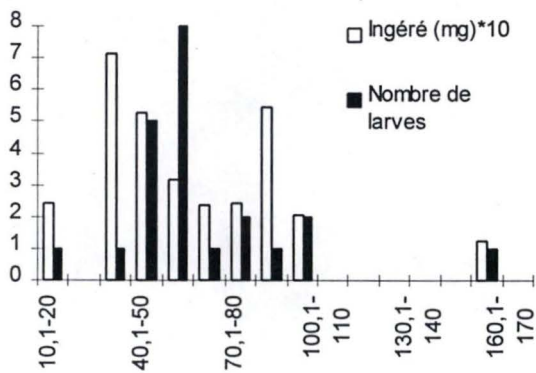
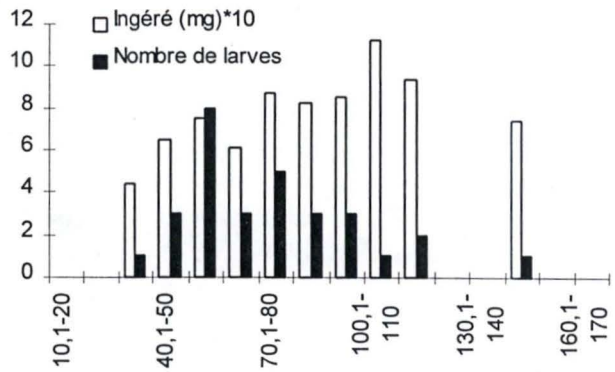
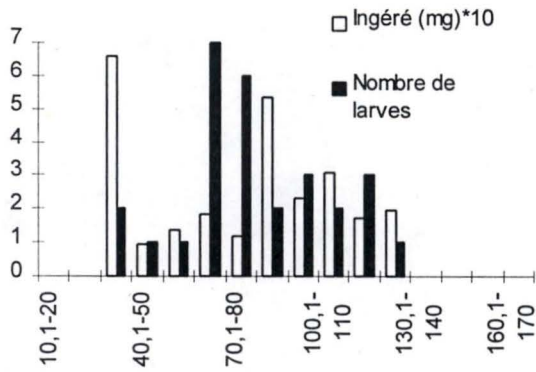
RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. Moy.(mg)	Variance
Aube	30	7,575	0,252	0,010
Matin	30	12,373	0,412	0,021
Apr.-midi	30	8,409	0,280	0,019
Crépuscule	29	13,324	0,459	0,015

ANALYSE DE VARIANCE

Force des variat	mm	des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	0,895	3	0,298	18,287	0,000	2,683	
A l'intérieur d	1,877	115	0,016				
Total	2,772	118					

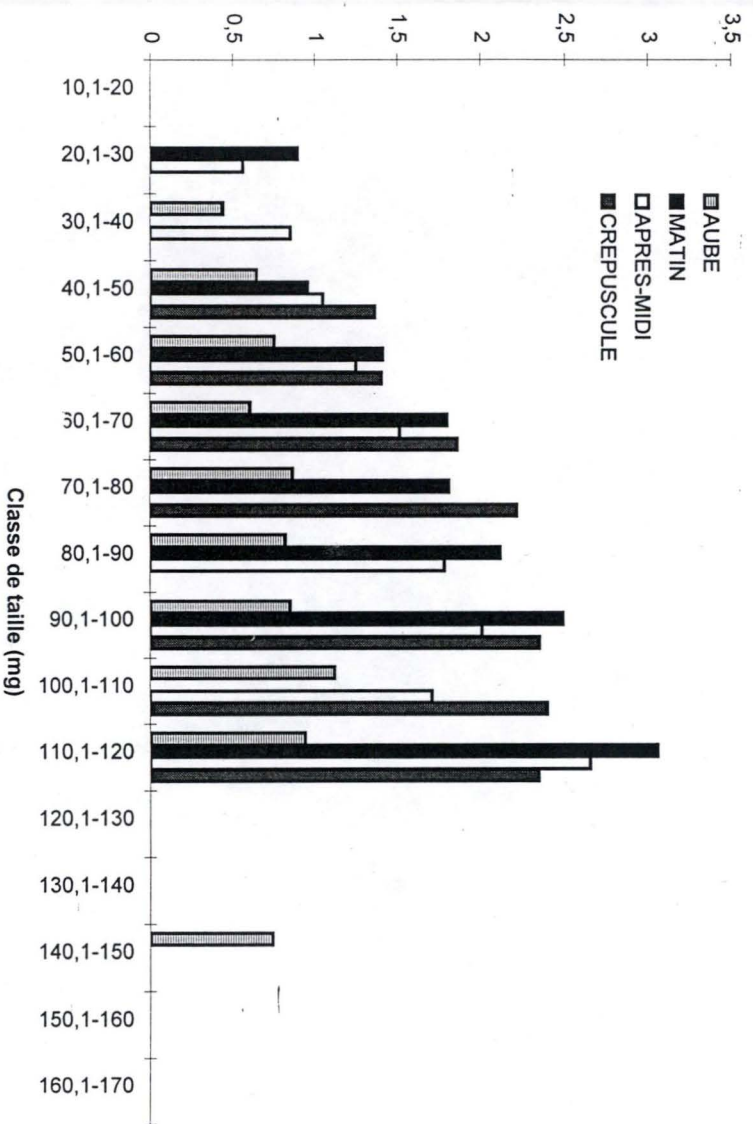
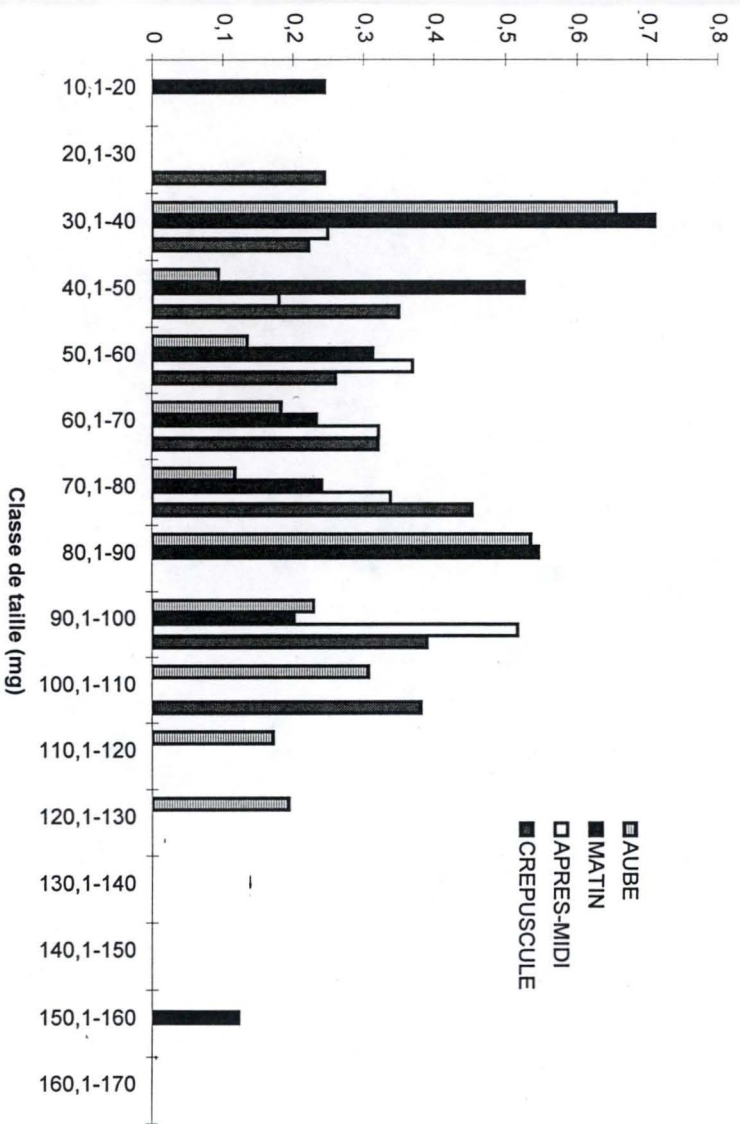
Annexe 3.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 3)



Classes de taille (mg)

Classe de taille (mg)

Annexe 4.1 : Ingeré (mg) et nombre de larve en fonction des classes de taille (mg) : gauche : ration à 1% droite : ration à 10% (expérience 4)



Annexe 4.2. : Evolution de l'ingéré (mg) au cours de la journée en fonction des classes de tailles (mg) :  
 au-dessus : ingéré à 1%  
 en dessous : ingéré à 10%  
 (expérience 4)

	Pot 1	Pot 2
Var	0,0688978	0,02958492
Somme	15	13
Varres	0,05075339	
X2	2,19752416	
C	9,64102564	
X2 corr	0,22793469	

	Pot 5	Pot 6
Var	0,06115656	0,0655689
Somme	15	14
Varres	0,06328102	
X2	0,01636761	
C	9,97530864	
X2 corr	0,00164081	

	Pot 7	Pot 8
Var	0,11035808	0,00576941
Somme	13	9
Varres	0,06852261	
X2	14,0779545	
C	7,63333333	
X2 corr	1,84427351	

	Pot 11	Pot 12
Var	0,25296168	0,61388879
Somme	14	15
Varres	0,44010907	
X2	2,54012253	
C	9,97530864	
X2 corr	0,254641	

	Pot 13	pot 14
Var	0,02652052	0,01879532
Somme	15	11
Varres	0,02330168	
X2	0,33767584	
C	8,97222222	
X2 corr	0,0376357	

	Pot 17	Pot 18
Var	0,33330515	0,37500919
Somme	13	10
Varres	0,35117831	
X2	0,03592007	
C	7,96825397	
X2 corr	0,0045079	

	pot 19	Pot 20
Var	0,00634353	0,01936184
Somme	14	14
Varres	0,01285268	
X2	3,85275303	
C	9,64102564	
X2 corr	0,39962066	

	Pot 23	Pot 24
Var	0,26877668	0,3022625
Somme	14	9
Varres	0	
X2	#NOMBRE!	
C	7,96825397	
X2 corr	#NOMBRE!	

Annexe 4.3. : Test de Bartlett sur les échantillons d'un même duplicat. ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ )  
(expérience 4)

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
1	15	3,558944	0,23726293	0,0688978
2	13	3,066304	0,23586954	0,02958492

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	1,3522E-05	1	1,3522E-05	0,00026642	0,98710192	4,22519975
l'intérieur d	1,31958819	26	0,05075339			
Total	1,31960171	27				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
5	15	12,233568	0,8155712	0,06115656
6	14	10,662512	0,761608	0,0655689

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,02108709	1	0,02108709	0,33322933	0,56854642	4,21000834
l'intérieur d	1,70858753	27	0,06328102			
Total	1,72967462	28				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
7	13	5,52448	0,42496	0,11035808
8	9	2,36136	0,26237333	0,00576941

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,14058307	1	0,14058307	2,05163039	0,16748851	4,35125003
l'intérieur d	1,37045225	20	0,06852261			
Total	1,51103532	21				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	nombre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
1	14	21,635376	1,545384	0,25296168
2	15	30,334896	2,0223264	0,61388879

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	omme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	1,6472259	1	1,6472259	3,74276745	0,06357842	4,21000834
intérieur d	11,8829449	27	0,44010907			
Total	13,5301708	28				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	nombre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
13	15	4,614992	0,30766613	0,02652052
14	11	3,438864	0,312624	0,01879532

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	omme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,00015599	1	0,00015599	0,00669442	0,93546884	4,25967528
intérieur d	0,55924043	24	0,02330168			
Total	0,55939642	25				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	nombre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
17	13	19,593472	1,50719015	0,33330515
18	10	10,76416	1,076416	0,37500919

ANALYSE DE VARIANCE

des variat	omme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	1,0488534	1	1,0488534	2,9866691	0,09863054	4,32478942
intérieur d	7,3747445	21	0,35117831			
Total	8,42359791	22				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
ot 19	14	3,826928	0,273352	0,00634353
ot 20	14	4,33776	0,30984	0,01936184

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,00931962	1	0,00931962	0,72511072	0,40224783	4,22519975
l'intérieur d	0,33416979	26	0,01285268			
total	0,34348941	27				

analyse de variance pour un facteur

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Moyenne	Variance
ot 23	14	26,218752	1,872768	0,26877668
ot 24	9	16,259328	1,806592	0,3022625

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mme des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	0,02399074	1	0,02399074	0,08521463	0,77321558	4,32478942
l'intérieur d	5,91219676	21	0,28153318			
total	5,9361875	22				

Annexe 4.6. Anova 1 sur les répliqués d'un même duplicat (P = 0.05)  
Pots 19 à 24

<b>aube</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	29	30 n
	28	29 n-1
Var	0,049	0,075 Var
Varres	0,062	Varres
X2	6,877	X2
	19,994	c
corr	0,344	x2 corr

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	28	6,625	0,237	0,049
<b>10%</b>	29	22,896	0,790	0,062

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	4,355	1	4,355	78,550	0,000	4,016
A l'intérieur d	3,049	55	0,055			
Total	7,404	56				

<b>matin</b>	<b>1%</b>	<b>10%</b>
	23	30
	22	29
Var	0,074	0,572
Varres	0,357	
X2	23,038	
	17,993	
X2 corr	1,280	

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
<b>1%</b>	22	7,886	0,358	0,072
<b>10%</b>	29	51,960	1,792	0,493

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	25,699	1	25,699	82,163	0,000	4,038
A l'intérieur d	15,326	49	0,313			
Total	41,0255169	50				

Annexe 4.7. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : aube et matin (expérience 4)



après-midi	1%	10%
	27	23
	26	22
r	0,025	0,367
rres	0,182	
	39,668	
	16,993	
corr	2,334	

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	26	8,054	0,310	0,022
10%	22	29,589	1,345	0,314

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	12,770	1	12,770	82,151	0,000	4,052
A l'intérieur d	7,150	46	0,155			
Total	19,920	47				

crépuscule	1%	10%
	29	24
-1	28	23
ar	0,015	0,385
rres	0,182	
2	56,037	
	17,993	
2 corr	3,114	

analyse de variance pour un facteur : L'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
1%	28	8,165	0,292	0,013
10%	23	42,478	1,847	0,270

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mm des carr	egré de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
Entre Groupe	30,544	1	30,544	238,336	0,000	4,038
A l'intérieur d	6,280	49	0,128			
Total	36,824	50				

Annexe 4.8. : Test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 5.99 ; \alpha = 0.05 ; k = 2$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur les ingérés 1% et 10% d'une même heure : après-midi et crépuscule (expérience 4)

	1% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule
	28	22	26	28
	27	21	25	27
r	0,049	0,072	0,022	0,013
rres	0,037			
	20,818			
	12,110			
corr	1,719			

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

APPORT DETAILLE

Groupes	nombre d'échantil	Somme	Ing. moy.(mg)	Variance
Aube	28	6,625	0,237	0,049
Matin	22	7,886	0,358	0,072
Apr.-midi	26	8,054	0,310	0,022
Crépuscule	28	8,165	0,292	0,013

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variations	ddl	SS	MS	F	Probabilité	F critique pour F
Entre Groupe	3	0,190	0,063	1,696	0,173	2,696
l'intérieur d	100	3,734	0,037			
Total	103	3,923				

Annexe 4.9. : Ration 1% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 4)

	10% Aube	Matin	Apr.-midi	Crépuscule
	29	29	22	23
	28	28	21	22
	0,062	0,493	0,314	0,270
res	0,284			
	13,517			
	11,999			
corr	1,127			

analyse de variance pour un facteur : l'ingéré

RAPPORT DETAILLE

Groupes	bre d'échantil	Somme	Ing. moy (mg)	Variance
colonne 1	29	22,896	0,790	0,062
colonne 2	29	51,960	1,792	0,493
colonne 3	22	29,589	1,345	0,314
colonne 4	23	42,478	1,847	0,270

ANALYSE DE VARIANCE

Source des variat	mmes des carr	egrés de libert	enne des car	F	Probabilité	ur critique pour F
entre Groupe	19,846	3	6,615	23,330	0,000	2,696
l'intérieur d	28,072	99	0,284			
total	47,918	102				

Annexe 4.10. : Ration 10% : test de Bartlett ( $X^2_{théorique} = 9.49$  ;  $\alpha = 0.05$  ;  $k = 4$ ) et Anova 1 ( $P = 0.05$ ) sur l'évolution de l'ingéré au cours de la journée. (expérience 4)

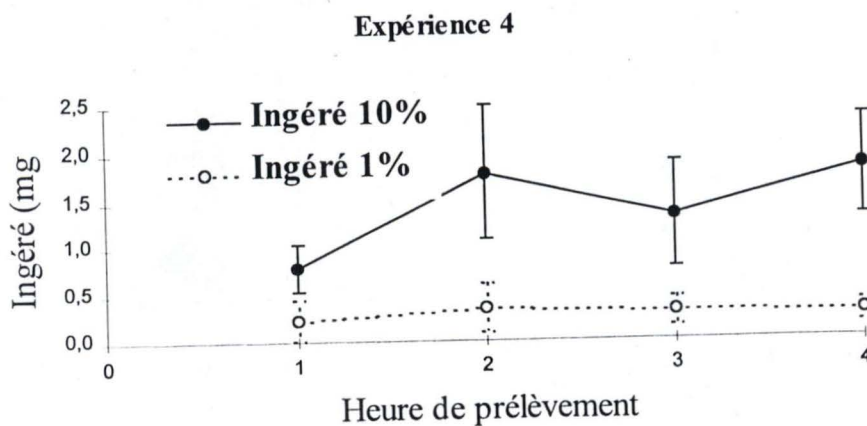
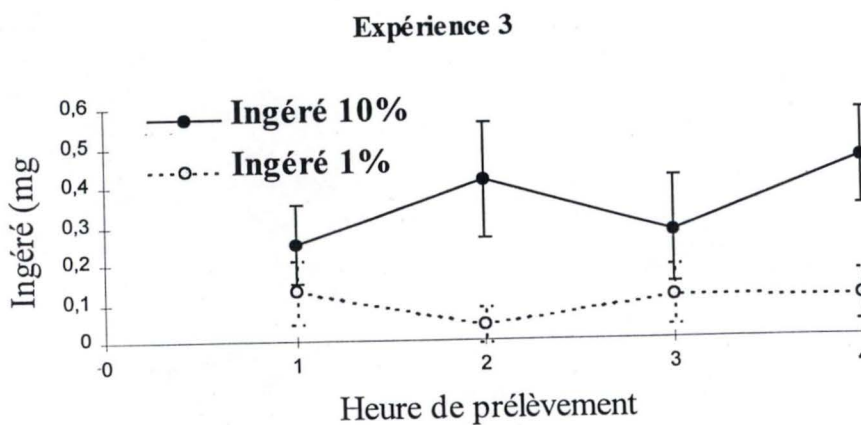
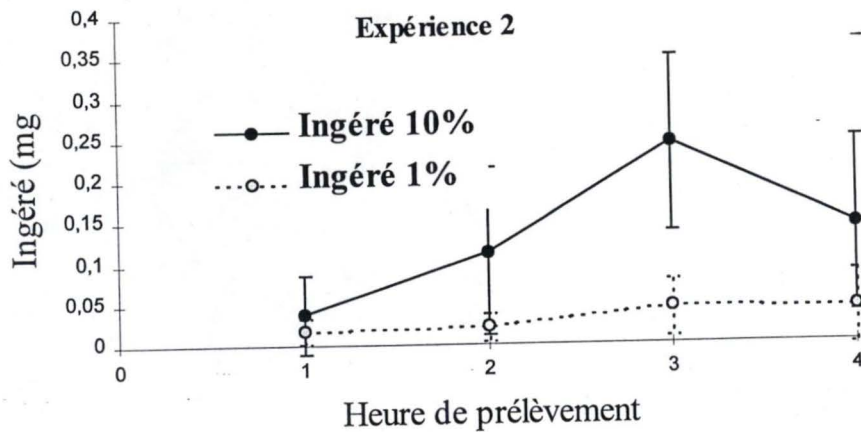
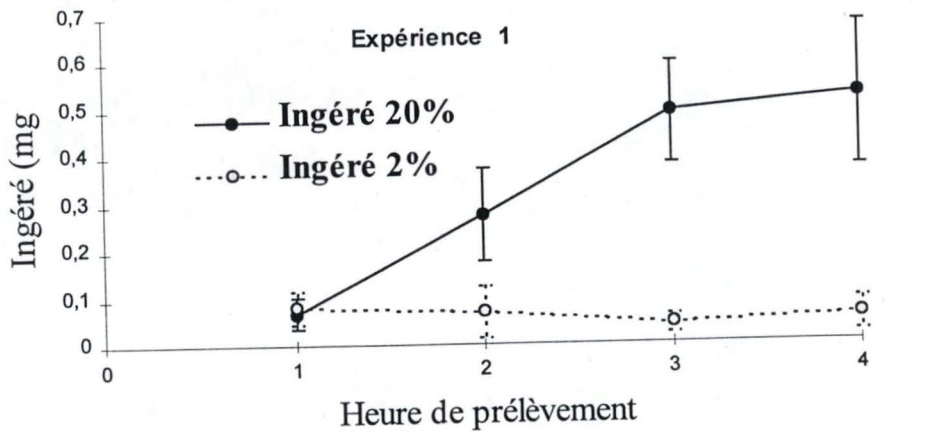


Figure 5. : Evolution comparée de l'ingéré moyen (mg) des rations en excès et des rations limitantes en fonction des heures de prélèvements