

Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 Nov. 1981  
*Publi. CNEEXO (Actes Colloq.) n. 14, 1982, p. 207 à 220*

ACTIVITES AMYLASIQUE ET TRYPSIQUE DES PRINCIPALES ESPECES  
DE POISSONS DE L'ESTUAIRE INTERNE DE LA LOIRE EN RELATION  
AVEC L'ENVIRONNEMENT TROPHIQUE

par

MARCHAND J.\* et J.F. SAMAIN \*\*

\* Laboratoire de Biologie Marine 44072 NANTES CEDEX

\*\* Centre Océanologique de Bretagne BP 337 - 29273 BREST CEDEX

RESUME

—Les relations quantitatives et qualitatives entre les activités des enzymes digestives (amylase et trypsine) et la nutrition de 5 espèces de jeunes poissons (bar, tacaud, sole, flet, mullet) de l'estuaire de la Loire sont analysées. —

Les activités enzymatiques des prédateurs sont indépendantes de leur âge et du facteur saisonnier, pour un même type de proie. Le rapport Amylase/Trypsine caractérise la nature du bol alimentaire des poissons étudiés. Les activités spécifiques de chacune des enzymes sont fonction de la ration ingérée (exprimée en calories/g de poisson). Chez le bar et la sole, un niveau maximum d'activité est observé à partir de rations ingérées supérieures à 100 cal/g de prédateur. Ce phénomène n'apparaît pas chez le flet bien que les rations ingérées observées dépassent 150 cal/g de prédateur. Dans cet écosystème, ces résultats permettent de définir des taux d'ingestion saturants pour le bar et la sole et limitants pour le flet, indiquant que ces trois espèces n'ont pas les mêmes besoins. La prédation sélective qui les caractérise aussi conforte cette hypothèse.

Il en résulte que la régulation de la synthèse des enzymes digestives dépend à la fois de la qualité et de la quantité des proies ingérées, mais aussi des besoins de chaque espèce, comme nous l'avons observé chez les crustacés du zooplancton ou chez *Artemia*. La valeur de la mesure des activités de l'amylase et de la trypsine des poissons est discutée en termes d'indices de nutrition, et de critères de satisfaction de leurs besoins par l'écosystème considéré.

ABSTRACT

—Quantitative and qualitative relations between the activity of the digestive enzymes (amylase and trypsin) and the nutrition of young fishes of five species (bass, whiting pout, sole, flounder and mugil) of the Loire estuary are analyzed. —

For the same prey, the enzymatic activities of predators are independent of season and age. The ration Amylase/Trypsin characterizes the constitution of the food. For each enzyme, specific activity levels are dependent on the ingested energetic rates (in cal/g of fish). For the bass and the sole, maximal activity level is observed from quantity of food ingested up to 100 cal/g dry fish. For the flounder, such reaction does not appear even when the food ingested is up to 150 cal/g. In this ecosystem, these three species have not the same nutritional requirements, ingestion rates being saturating for the bass and the sole, and limiting for the flounder. This hypothesis is also based on the selective predation of these fishes.

— The regulation of the enzyme synthesis is dependent on the food characteristics in quality and in quantity but also on the specific requirements of each predator, as it was demonstrated for zooplanktonic Crustaceans or for Artemia sp. For these fish species, values of amylase and trypsin activities are discussed as nutritional index and as tests to estimate the satisfaction of their requirements by the ecosystem. —

MOTS-CLES : Enzymes digestives, Poissons, Estuaire de la Loire.

KEY WORDS : Digestive enzymes, Fishes, Loire estuary.

## INTRODUCTION

Depuis les travaux de VONK (1937), un certain nombre de recherches se sont intéressées aux enzymes digestives des Poissons Téléostéens marins ou dulçaquicoles ; elles concernent essentiellement leur caractérisation, leurs localisations et leurs abondances relatives dans les différentes régions du tube digestif. Des auteurs tels que NAGAYAMA et SAITO (1968), SIEBERT et BOTTKE (1963) ont montré que les sécrétions enzymatiques sont fonction de la nature du régime alimentaire des prédateurs. Ainsi, chez les herbivores, l'amylase qui est synthétisée par l'ensemble du tube digestif est abondamment sécrétée. Chez les carnivores où elle est d'origine pancréatique, elle est peu abondante. Quant à la trypsine, elle est plus abondante chez les carnivores que chez les herbivores.

Des variations saisonnières des activités enzymatiques ont été observées par ANANICHEV (1959) chez des carnivores (Lota lota et Lucioperca lucioperca) et un omnivore (Abramis brama), les productions d'enzymes étant fonction du niveau d'ingestion. D'autres auteurs tels que NAGASE (1964) ont montré qu'une espèce omnivore comme Tilapia mossambica adapte ses productions enzymatiques (amylase et trypsine) aux changements qualitatifs de régime.

Chez les Crustacés du mésoplancton, nous avons montré que la régulation de la synthèse des enzymes digestives dépendait à la fois de l'environnement trophique défini qualitativement et quantitativement, et de la capacité de la nourriture disponible à satisfaire les besoins des espèces (SAMAIN, MOAL, DANIEL, LE COZ et JEZEQUEL, 1980). Le présent travail est une première vérification de ces résultats sur les poissons de l'estuaire de la Loire dont on connaît précisément l'éthologie alimentaire et l'environnement trophique (MARCHAND, 1978). Il a pour objet de préciser les relations quantitatives entre la synthèse des enzymes digestives (amylase et trypsine) et la nutrition des prédateurs vivant dans leur milieu naturel. Les premières recherches concernent essentiellement des individus appartenant aux premiers groupes d'âge (0<sup>+</sup> et I<sup>+</sup>) qui viennent périodiquement se nourrir sur les vasières intertidales de l'estuaire, véritables zones de nourrissage pour des espèces pélagiques telles que le bar, et démersales comme la sole et le flet (MARCHAND, 1980).

## 1. MATERIEL ET METHODES

Une première approche des problèmes de nutrition a consisté en l'étude qualitative et quantitative des régimes alimentaires des prédateurs en liaison avec la localisation des proies dans le milieu naturel (MARCHAND, 1978). Des

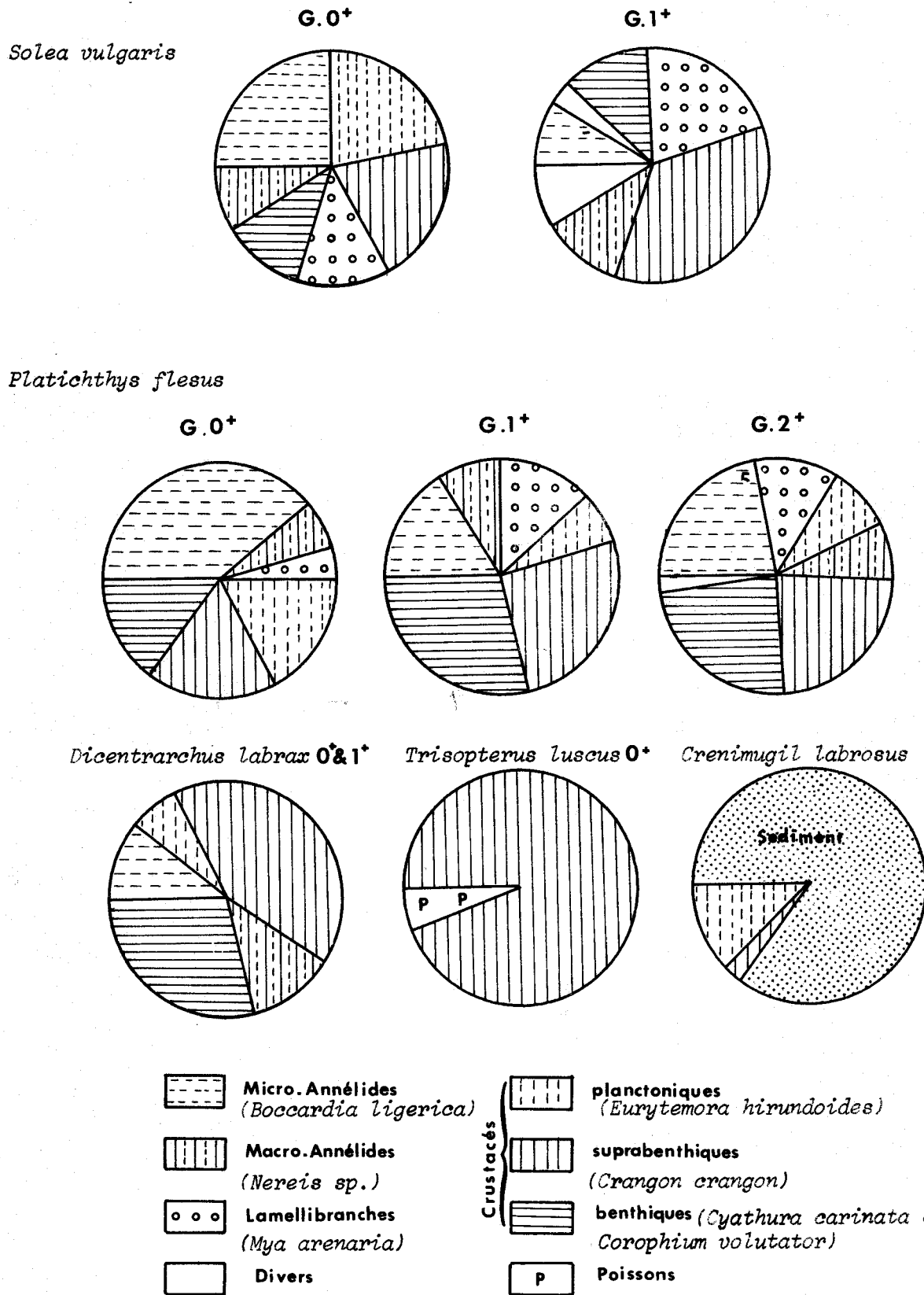


Figure 1 - Spectres trophiques des prédateurs étudiés dans le secteur polyhalin de l'estuaire interne de la Loire.

variations liées à l'âge du poisson, à la saison et au lieu de pêche ont été ainsi mises en évidence.

Afin d'entreprendre l'étude des enzymes digestives, de nouvelles captures mensuelles ont été réalisées en 1979 et 1980. Après congélation, les échantillons ont été, soit décongelés pour l'analyse des contenus stomacaux et intestinaux, soit lyophilisés puis broyés pour homogénéisation. Des échantillons de la faune épigée et endogée des secteurs de pêche ont subi le même traitement. Alors qu'une fraction était organisée pour la détermination par calcination à 600°C de la teneur en matière organique, une autre était brûlée dans une micro-bombe calorimétrique type PHILIPSON afin de déterminer la teneur énergétique des bols alimentaires. Le dosage automatique de l'amylase, de la trypsine et des protéines a été réalisé selon les méthodes mises au point par SAMAIN et BOUCHER (1974) et SAMAIN, DANIEL et LE COZ (1977). Les analyses ont porté surtout sur 3 prédateurs communs dans l'estuaire : le bar (Dicentrarchus labrax Linné), le flet (Platichthys flesus Linné) et la sole (Solea vulgaris Quenzel); quelques chiffres ont été obtenus sur le tacaud (Trisopterus luscus Linné) et le mullet (Crenimugil labrosus Risso). Les analyses ont été effectuées sur le tube digestif vide avec ses glandes annexes, les contenus stomacal et intestinal, et les proies prélevées dans le milieu naturel. Connaissant ainsi l'apport enzymatique des proies, il a été possible d'en déduire l'intensité des sécrétions amyliques et tryptiques des prédateurs.

## 2. RESULTATS

### 2.1. Régimes alimentaires des prédateurs.

Par l'analyse des contenus digestifs, il est possible de caractériser le régime alimentaire des prédateurs (figure 1). Le bar, espèce pélagique et le tacaud, espèce démersale sont prédateurs de faune essentiellement suprabenthique représentée par Crangon crangon et Neomysis integer. La teneur en matière organique de leurs contenus digestifs est toujours élevée et varie entre 80 et 95% du poids sec total pour le bar et 70 à 80% pour le tacaud. Ces carnivores nectonophages prédateurs d'un nombre restreint de proies peuvent être qualifiés de stenophages. La sole, nettement démersale, présente un régime plus diversifié dans lequel l'endofaune intervient pour une part importante avec toute fois des abondances saisonnières de Crustacés nageurs. La teneur en matière organique varie de 50 à 90%, le sédiment étant abondant dans le cas d'une nourriture franchement benthique. Le flet, dont les proies sont identiques à celles de la sole, a un régime carnivore à tendance nettement détritivore, beaucoup de sédiment et de débris végétaux étant absorbés lors des prises de nourriture. De ce fait, la teneur en matière organique des contenus varie de 30 à 70%. En ce qui concerne le mullet, le comportement alimentaire est essentiellement celui d'un brouteur de sédiment riche en diatomées ; dans ce cas, la teneur en matière organique ne dépasse pas 20%. Il peut arriver qu'il se nourrisse de copépodes planctoniques lorsque ceux-ci sont très abondants dans le milieu, c'est-à-dire au printemps ; la teneur en matière organique du bol alimentaire atteint alors 74%.

### 2.2. Equipements enzymatiques des prédateurs dans un même environnement trophique.

Les moyennes et les écarts-types du rapport amylase/trypsine (A/T) ainsi que la distribution des valeurs sont représentés dans la figure 2. Le plus faible rapport est observé chez le bar ; il augmente progressivement chez le flet et la sole. L'écart-type est toujours élevé et est de l'ordre de 30% ; chez le flet, il atteint presque 50%. En ce qui concerne le tacaud et le mullet, les données sont insuffisantes pour en estimer la moyenne ; cependant, il semble que les valeurs A/T soient semblables pour les 2 espèces et se situent entre celles de la sole et du flet.

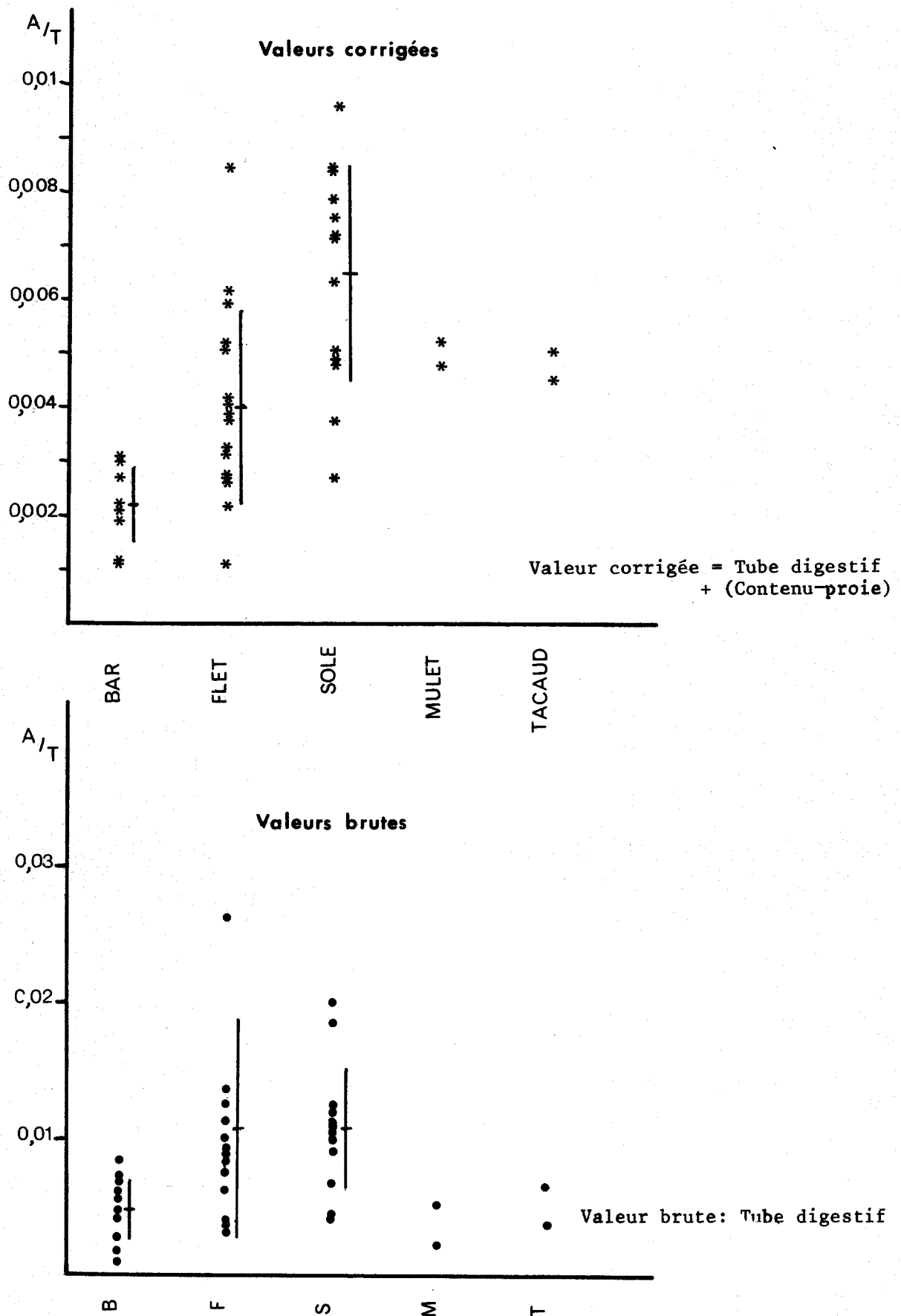


Figure 2 - Distribution des valeurs du rapport A/T chez les divers prédateurs avec leurs moyennes et leurs écarts-types

Co

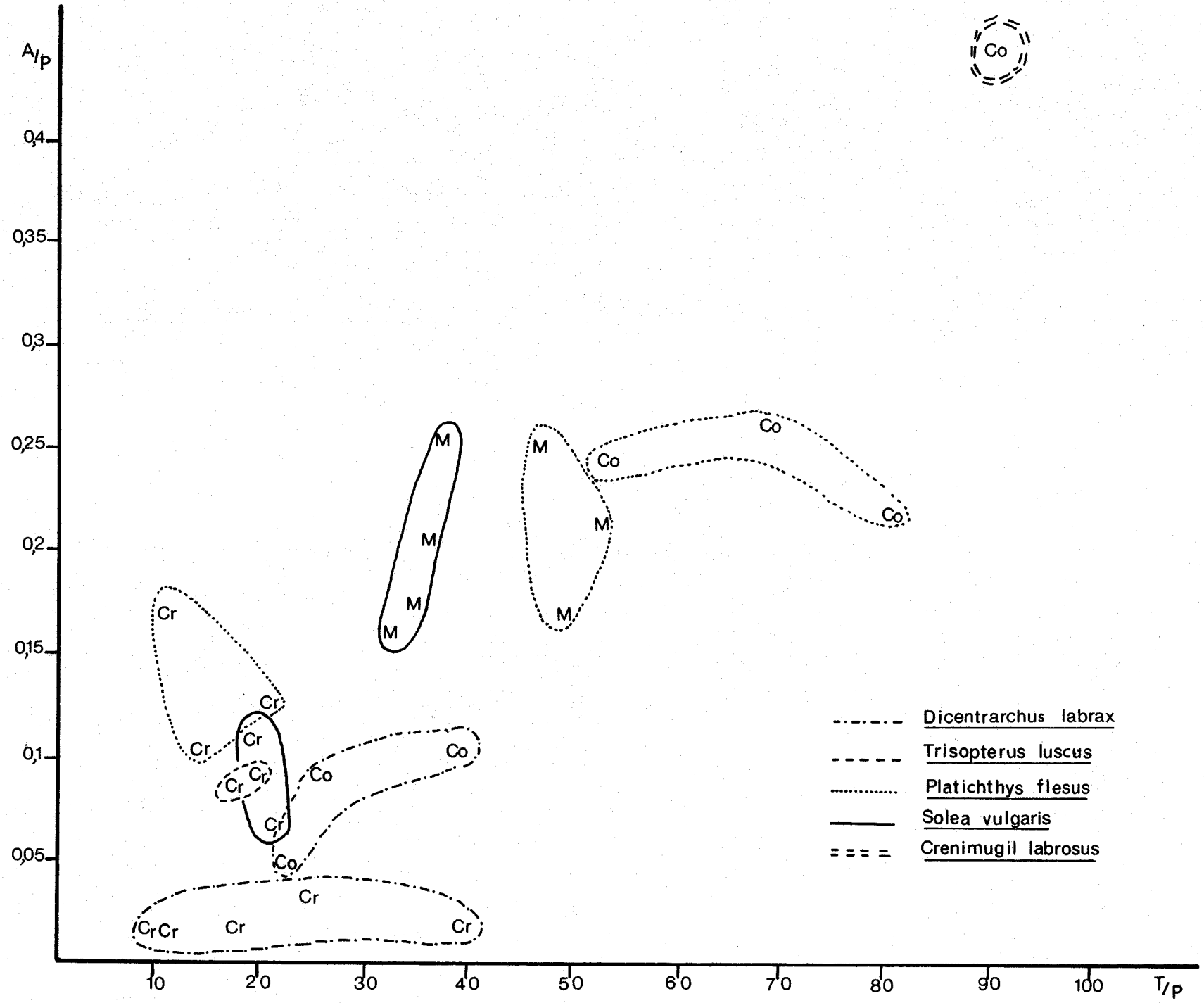
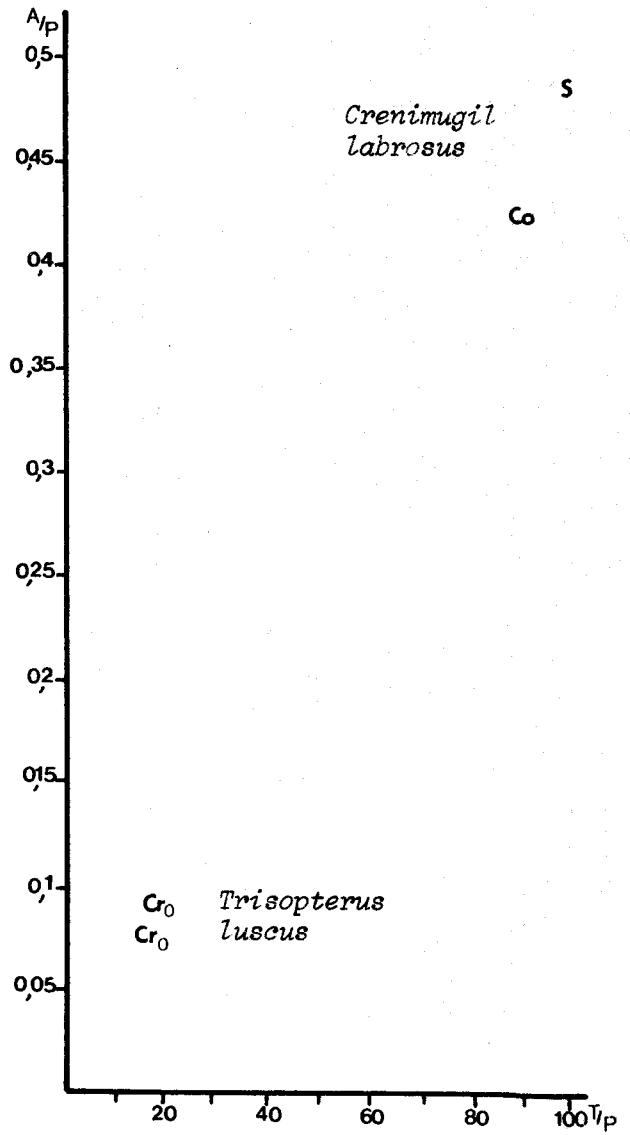
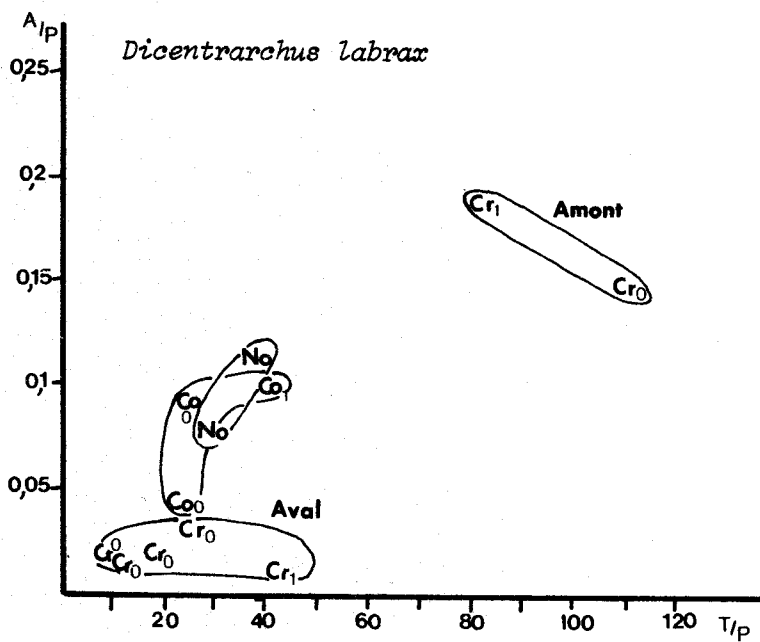
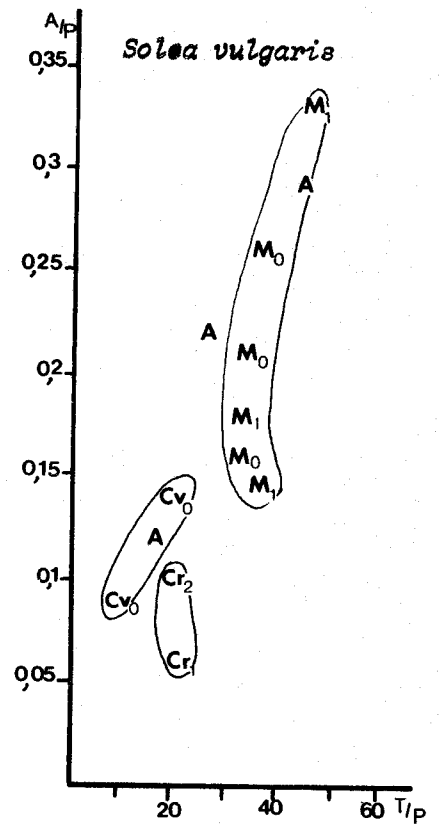
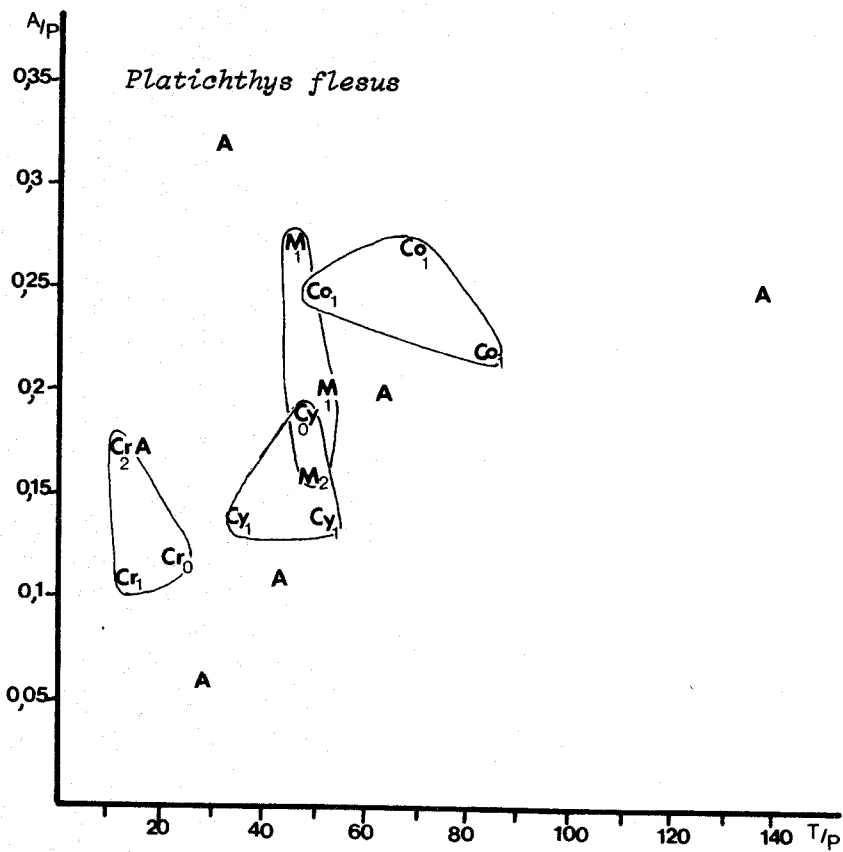


Figure 3- Comparaison des équipements enzymatiques des prédateurs face à un même environnement trophique.



A : Annélides      Cy : *Cyathura carinata*  
 M : *Mya arenaria*    Cv : *Corophium volutator*  
 Co : Copépodes      Cr : *Crangon crangon*  
 S : Sédiment      0,1,2 : Age du poisson

Figure 4- Equipements enzymatiques des prédateurs en fonction de la nature des proies.

Malgré l'importance de l'écart-type, le calcul du test t montre que le bar et l'ensemble sole-flet ont des équipements enzymatiques significativement différents (tests significatifs pour des seuils inférieurs à 5%).

### 2.3. Equipements enzymatiques des prédateurs face à une même proie.

Le régime alimentaire des prédateurs ayant rarement une composition monospécifique, ne seront prises en considération que les données se rapportant à un régime monophagique, c'est-à-dire lorsqu'une espèce-proie est particulièrement dominante (figure 3).

Selon les prédateurs, l'équipement en amylase et en trypsine varie pour un même type de proie. Pour une nourriture basée sur C. crangon, le rapport A/T est très bas pour le bar, moyen pour la sole et le tacaud, élevé pour le flet. Pour une consommation de siphons de Mya arenaria, les rapports A/T de la sole et du flet ne diffèrent que par la trypsine. Pour une prédation de copépodes (Eurytemora hirundoides), les taux enzymatiques sont d'autant plus élevés que l'espèce prédatrice est inféodée au substrat pour la majorité de ses prises de nourriture.

### 2.4. Equipements enzymatiques d'un même prédateur face aux différentes proies.

La figure 4 montre qu'une même espèce possède un équipement enzymatique variable selon les proies. Cette variation affecte à la fois le rapport A/T et les taux de chacune des enzymes. Ainsi, chez la sole et le flet, aux proies constituées de C. crangon, Corophium volutator et Cyathura carinata, sont associés des rapports A/T différents et des taux enzymatiques plus faibles que ceux enregistrés pour Mya arenaria et Eurytemora hirundoides (pour le flet). En ce qui concerne les Annélides, les valeurs étant très dispersées, aucune unité n'apparaît. Pour le bar, les taux les plus faibles sont associés à une nourriture à base de crevette grise dans le secteur aval de l'estuaire, alors que dans le secteur amont (à 15 km de distance), les taux sont très élevés pour cette même proie. Lorsque les copépodes et les Mysidacées sont consommés par ce prédateur, les rapports A/T sont élevés avec des taux enzymatiques moyens.

### 2.5. Equipement enzymatique : effet de l'âge et de la saison.

Si, pour un même prédateur (figure 4), on tient compte du groupe d'âge auquel il appartient et de la saison à laquelle il est pêché, il n'apparaît pas de variations significatives des équipements enzymatiques qui restent sensiblement les mêmes pour une même proie. Dans le cas du bar, pour la crevette grise Crangon crangon qui est consommée de mai à novembre par des individus des groupes 0<sup>+</sup> et I<sup>+</sup>, les points correspondant à ces activités amylasique et tryptique sont tous regroupés. De même pour la sole, C. crangon et Mya arenaria sont consommés à des périodes variables par des individus de 3 groupes d'âge différents (0<sup>t</sup>, I<sup>+</sup> et II<sup>+</sup>). Pour le flet, le phénomène est semblable lorsque ces proies, auxquelles il faut ajouter Cyathura carinata, sont prélevées par des consommateurs d'âges variables à des saisons différentes.

### 2.6. Equipements enzymatiques en fonction de la teneur énergétique des bols alimentaires.

La figure 5 regroupe les taux enzymatiques rapportés à l'énergie absorbée par gramme de poisson au cours d'un repas. Chez le bar et la sole, la courbe présente 2 périodes ; au cours de la première phase, l'intensité des synthèses enzymatiques est proportionnelle à la ration ingérée ; au delà d'un seuil correspondant à un niveau de saturation, elle devient indépendante de la quantité d'énergie absorbée et présente même une légère décroissance. Chez le flet, il n'apparaît pas de seuil de saturation, la courbe ayant une allure exponentielle.



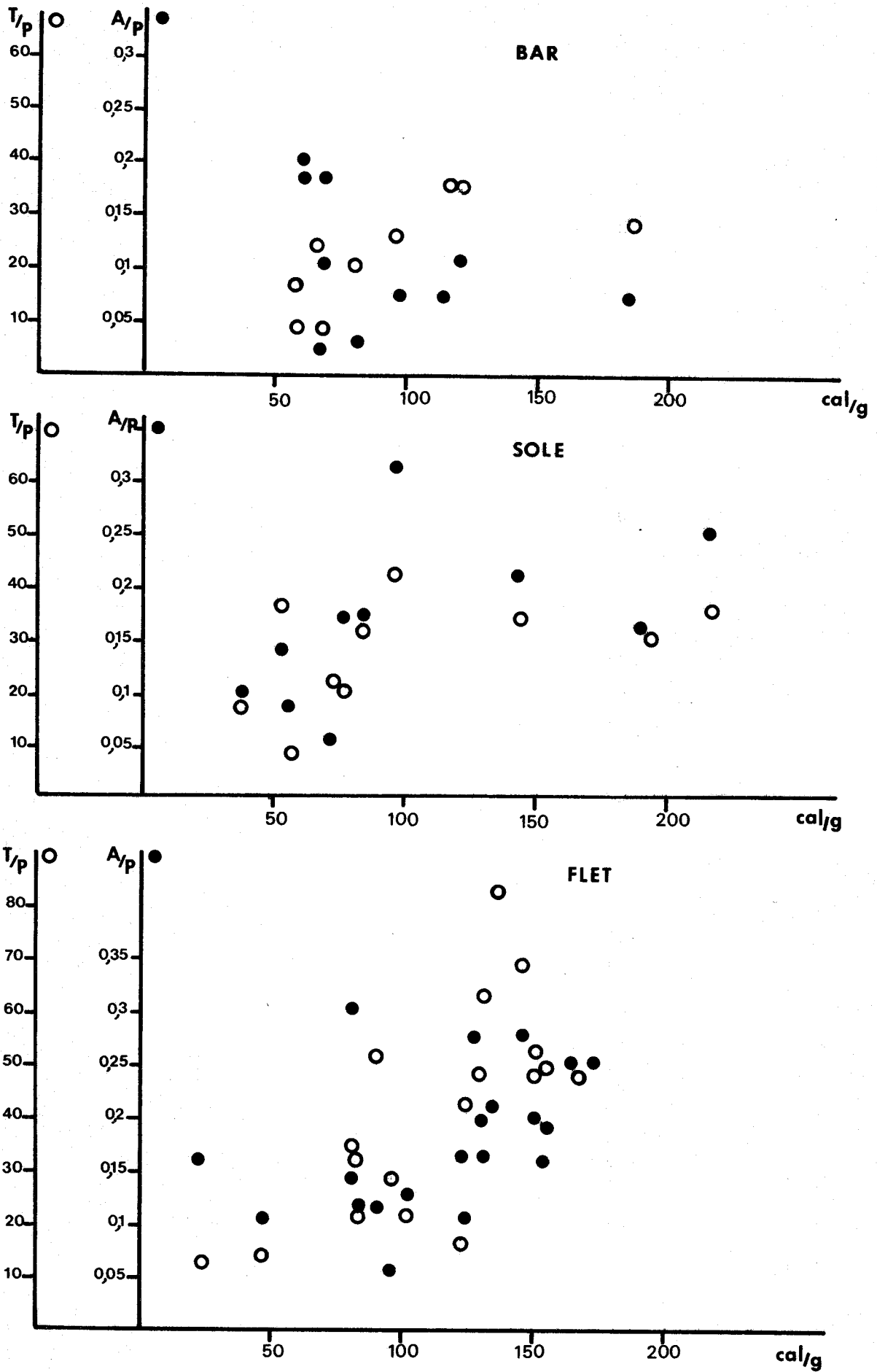


Figure 5- Evolution des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine en fonction de la valeur énergétique du bol alimentaire (cal/g poisson).

## 2.7. Apport enzymatique des proies

L'analyse distincte des bols alimentaires et des proies seules a permis d'évaluer la part d'enzymes apportées par ces dernières dans le contenu digestif. En ce qui concerne la sole et le flet, l'apport amylasique représenté par C. crangon varie entre 60 et 90% du contenu ; celui des copépodes, 15 à 23%, des Myes, 15 à 30%, de Cyathura carinata, 30% et de Corophium volutator 70 à 84%. De ce fait, la participation des proies à la teneur en amylase du contenu ne peut être négligée. En revanche, pour la trypsine, leur apport est insignifiant (inférieur à 5%) sauf pour l'Amphipode Corophium volutator dont la trypsine représente 74 à 82 % de la teneur globale du contenu.

## 2.8. Equipement enzymatique du tube digestif seul.

Les teneurs en amylase et trypsine de la seule paroi digestive et de ses glandes annexes montrent que la progression du rapport  $A/T$  est la même que celle observée dans le cas où le contenu est pris en compte (figure 2). Malgré une plus grande dispersion des valeurs et des écarts-type supérieurs à 50%, les différences sont toujours significatives entre le bar et l'ensemble sole-flet. Par prédateur (figure 6), la représentation graphique des valeurs des rapports  $A/p$  et  $T/p$  met en évidence le regroupement des points par espèce-proie, la disposition relative de ces groupes apparaissant semblable à celle observée précédemment (figure 4). Toutefois, dans le cas du flet, les chevauchements des aires sont plus importants.

## 3. DISCUSSION

L'analyse du contenu digestif des prédateurs vivant dans un même environnement trophique montre, que si chacun d'eux a à sa disposition un ensemble de proies constituant une nourriture abondante et facilement accessible, ils ont un comportement alimentaire sélectif qui leur est propre. Ils ont alors une nourriture préférentielle et négligent les autres éléments de la faune. Ces caractéristiques sont habituellement traduites en terme de régime alimentaire. L'équipement relatif moyen en amylase et trypsine reflète cette distinction. Le bar qui possède le rapport  $A/T$  le plus faible est une espèce pélagique carnivore sténophage se nourrissant d'espèces suprabenthiques ou planctoniques appartenant essentiellement aux Crustacés. Inversement, la sole et le flet qui possèdent les rapports  $A/T$  les plus élevés sont des carnivores benthophages à régime euryphage dont la tendance est souvent détritivore. Entre ces espèces, se situerait le tacaud qui est une espèce démersale monophage à nourriture exclusivement suprabenthique.

En considérant l'équipement digestif des prédateurs face à une même proie, un rapport  $A/T$  élevé paraît caractériser également un régime benthophage. Ainsi, pour une nourriture basée sur C. crangon, ce rapport est élevé pour la sole et le flet à comportement benthique, alors qu'il est faible pour le bar au comportement pélagique. Cette différence peut être associée à la présence constante de sédiment dans le bol alimentaire des poissons plats contrairement au bar. L'abondance de débris végétaux et de microphytobenthos dans le substrat absorbé pourrait avoir comme effet d'activer les synthèses amylasiques. Cela pourrait expliquer la position intermédiaire du tacaud entre le bar et l'ensemble sole-flet, son bol alimentaire contenant toujours de 20 à 30% de sédiment. Bien qu'ayant un régime alimentaire très différent de celui du tacaud, le mullet qui est un microphage semble présenter un équipement enzymatique semblable. Pour cette espèce on peut supposer que l'apport protéique qui, chez le tacaud, est constitué par la crevette grise, a pour origine les importantes populations bactériennes et de microannélides du sédiment qu'elle broute.

Ces résultats tendent également à montrer que l'équipement digestif varie avec la nature des proies ingérées. Ceci se confirme lorsqu'on étudie un prédateur

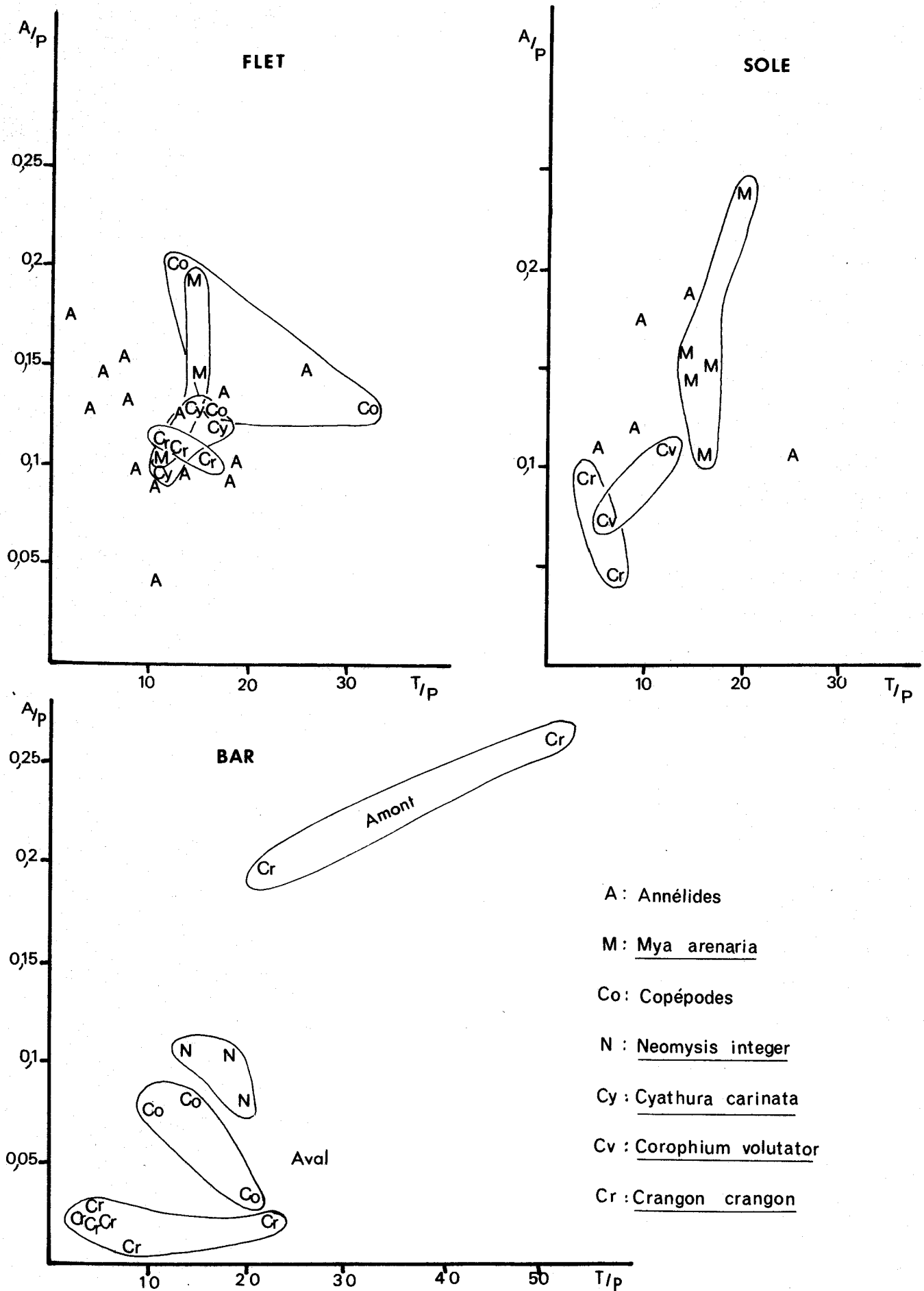


Figure 6- Activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine des tubes digestifs des prédateurs face aux différentes proies.

face à diverses proies (figure 2). Les rapports  $A/T$  et les taux enzymatiques dépendent de la nature des proies ingérées, leurs variations se faisant de façon similaire chez les divers prédateurs. Ces résultats tendent à prouver le rôle régulateur de la composition du bol alimentaire sur l'équipement digestif et permettent de retrouver les résultats de NAGAYAMA et SAITO (1968) et de SIEBERT et BOTTKE (1963). Si les taux enzymatiques varient avec la nature des proies, leurs variations sont sans doute en liaison avec la valeur énergétique de la ration alimentaire. En effet, chez le bar et la sole, les taux enzymatiques varient proportionnellement à la ration jusqu'à un seuil de saturation se situant entre 50 et 100 cal/g de poisson au delà duquel il semble y avoir répression. Ce n'est pas le cas chez le flet où il n'apparaît pas de seuil de saturation. Les variations montrent que les différentes espèces n'ont pas les mêmes besoins et rappellent les travaux de SAMAIN, BOUCHER et BUESTEL (1975) chez *Artemia* sp. Dans la phase de sous-saturation, le milieu nutritif peut être qualifié de limitant (c'est le cas pour *Crangon crangon*). Dans la phase de saturation, quelle que soit la ration ingérée, la nourriture est saturante, les taux enzymatiques restant identiques au delà du seuil. Etant données les différences observées entre prédateurs, il serait intéressant d'estimer leur taux d'assimilation de la nourriture dans les phases de sous-saturation et de saturation, afin de savoir s'il y a utilisation maximale des proies ou au contraire gaspillage important par rejet d'excréments riches en énergie. Comme chez les Crustacés, l'équipement digestif et les taux enzymatiques de ces poissons varient en fonction de la qualité des proies, de la ration alimentaire et des besoins du prédateur.

Contrairement à ce que nous observons pour le zooplancton ou *Artemia* sp. (SAMAIN, MOAL, DANIEL, LE COZ et JEZEQUEL, 1980), il ne semble pas que l'influence de l'âge ou de la saison se traduise au niveau de l'équipement digestif des poissons de l'estuaire de la Loire. Pour la lote, le sandre et la brème, ANANICHEV (1959) signalait des variations saisonnières des productions enzymatiques qu'il reliait à l'importance de la prise de nourriture sans la définir. Qualitativement, afin d'étudier les mécanismes de régulation de la digestion chez les poissons, il apparaît nécessaire de connaître l'apport d'enzymes par les proies dans le contenu afin de le déduire des teneurs globales. Cet apport est souvent non négligeable et on peut se demander dans quelle proportion ces enzymes contribuent à la digestion des prédateurs. Les mesures effectuées sur le tube digestif seul donnent des résultats comparables aux mesures corrigées de l'apport des proies. Ceci permet de confirmer que la régulation de l'équipement digestif se fait au niveau même de la synthèse de chaque enzyme et non à celui de la sécrétion dans la lumière digestive. D'un point de vue pratique, l'étude du tube digestif seul est beaucoup plus simple et permet de mesurer le rapport  $A/T$  et le taux des enzymes, valeurs indicatrices de la nature du bol alimentaire.

L'intérêt d'une telle étude est de montrer que comme chez les Crustacés, l'équipement enzymatique de ces poissons est un indice de nutrition qui permet de classer les prédateurs en fonction de leur comportement alimentaire (nectonophage ou benthophage). De plus son évaluation quantitative permet d'estimer le niveau des besoins des prédateurs par détermination ou non d'un niveau de saturation.

## BIBLIOGRAPHIE

- AL-HUSSAINI A.H. et KHOLY A.A. - 1953 - On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous Teleost fish. Proc. Egypt. Acad. Sci., 9, p. 17-39.
- ANANICHEV A.V. - 1959 - Digestive enzymes of fish and seasonal changes in their activity. Biochemistry, 24 (2), p. 952-958.
- MARCHAND J. - 1978 - Etude écologique de la Basse-Loire : Invertébrés - Vertébrés. Rapport OREAM n° 959-76002-04, 347 p.
- MARCHAND J. - 1980 - Distribution saisonnière, abondance et diversité de l'ichtyofaune de l'estuaire interne de la Loire, (1977-1978). Ann. Inst. Océanogr., 56, (2), p. 127-137.
- NAGAYAMA F. et SAITO Y. - 1968 - Distribution of amylase, Alpha-and beta-glucosidase and beta-galactosidase in fish. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 34 (10), p. 944-949.
- SAMAIN J.F. et BOUCHER J. - 1974 - Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. Ann. Inst. Océanogr., 50 (2), p. 199-205.
- SAMAIN J.F., BOUCHER J. et BUESTEL D. - 1975 - Signification biologique des teneurs protéiques et des activités de l'amylase et des protéases chez Artemia salina L. Aspects d'application à l'étude de la nutrition. 10<sup>th</sup> European Symposium on Marine Biology, Ostend, 1, p. 391-417.
- SAMAIN J.F., DANIEL J.Y. et LE COZ J.R. - 1977 - Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosage automatique et manuel. J. exp. mar. Biol. Ecol., 29, p. 279-289.
- SAMAIN J.F., MOAL J., DANIEL J.Y., LE COZ J.R. et JEZEQUEL M. - 1980 - The digestive enzymes amylase and trypsin during the development of Artemia : effect of food conditions. The Brine shrimp Artemia. Proc. Intern. Symp., 2, p. 239-255.
- SIEBERG G. et BOTTKE I. - 1963 - Enzyme in der Leibeshöhle von fischen. Arch. Fisch., 14, p. 57-68.
- VEGAS-VELEZ M. - 1972 - Contribution à l'étude de l'appareil digestif des Téléostéens. Rapports avec l'éthologie alimentaire. Thèse Doct. es-Sciences, Univ. Aix-Marseille, 206 p.
- VONK H.J. - 1937 - The specificity and collaboration of digestive enzymes in Metazoa. Biol. Rev., 12, p. 245-284.