

Structure de la rétine et potentialités visuelles susceptibles d'influer sur le comportement trophique du loup (*Dicentrarchus labrax*) adulte et en cours de développement

L. Mani-Ponset¹, J.P. Diaz¹, M. Divanach-Kentouri², et R. Connes¹

¹Laboratoire de Biologie Animale, Université de Montpellier II
F-34095 Montpellier Cédex 5, France

²Institut de Biologie Marine de Crète
BP 2214, GR-71003 Heraklion, Crète, Grèce

Résumé

La rétine du loup adulte présente toutes les caractéristiques de celle des poissons rythmiques: les réponses rétinomotrices de l'épithélium pigmentaire bien développé assurent l'adaptation aux variations de luminosité; l'existence d'un *tapetum lucidum* lipidique, l'abondance de bâtonnets et la grande taille des cônes améliorent la vision en milieu faiblement éclairé. En outre, l'agencement en mosaïque carrée de cônes simples et jumeaux pourrait intervenir dans la perception des mouvements et constituer un atout important pour la chasse de proies rapides. L'étude de l'organogenèse rétinienne permet de penser que la photosensibilité peut apparaître 3j après l'éclosion, lorsque se différencient les premiers photorécepteurs. Les larves présentent alors un phototropisme positif mais fuient les fortes luminosités comme le prouve leur répartition verticale dans les bacs d'élevage. La vision s'améliore à partir du 5e jour, date d'entrée dans la vie trophique, caractérisée par l'acquisition d'une structure rétinienne proche de celle de l'adulte bien que plus simple. C'est ainsi que la discrimination des proies se fait à 1mm chez les sujets de 7 à 10j, à 3mm vers le 13e jour et à 5 ou 6mm aux environs du 20e. Jusqu'à cette date, la larve du loup ne possède que des cônes simples lui imposant une vision strictement diurne et la rendant incapable de manger la nuit. Après le 20e jour, l'apparition progressive des cônes jumeaux et l'agencement des photorécepteurs en mosaïque carrée, favorisent l'appréciation des mouvements, aussi bien des congénères que des proies, ce qui rend la chasse plus efficace et contribue aux premières manifestations grégaires.

MOTS CLEFS: Poisson, Rétine, Organogenèse, Comportement trophique.

Abstract

Retina structure and visual capacities related with trophic habits in adult sea-bass (*Dicentrarchus labrax*) and through its development. The retina in adult sea bass displays all the characteristics of arhythmic fishes. The retinal motor responses of the well-developed pigmentary epithelium ensure adaptation to brightness variations. The presence of a lipid *tapetum lucidum*, abundant rods and large cones improve vision under weakly lit conditions. In addition, the square mosaic layout of single and twin cones may contribute to the perception of movements and form a major advantage in hunting fast prey. Study of retinal organogenesis indicates that photo-sensitivity may appear 3d after hatching when the first photoreceptors differentiate. The larvae then possess positive phototropism but avoid strong light, as is shown by their vertical distribution in rearing tanks. Their sight improves from day 5, when their trophic life begins and when the retinal structure becomes similar to that of adults, although it is simpler. Prey discrimination is thus possible at from 1mm in specimens 7 to 10d-old to 3mm on about day 13 and then increases to 5 or 6mm on about day 20. Until then, sea bass larvae only possess single cones which strictly limit vision to day sight and make night feeding impossible. After day 20, the progressive growth of twin cones and the forming of the square mosaic of photoreceptors enhances assessment of movement of both congeners and prey, making hunting more efficient and contributing to the first formation of groups.

KEYWORDS: Fish, Retina, Organogenesis, Trophic behaviour.

Introduction

Si la connaissance du comportement trophique d'un poisson est indispensable à l'optimisation de son nourrissage, l'étude des structures sensorielles responsables de ce comportement paraît indissociable de l'approche éthologique. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris des recherches sur la rétine du loup et son organogenèse, établissant un lien entre le développement des capacités visuelles et le perfectionnement des activités de chasse. Les travaux sur le comportement trophique des poissons marins sont relativement peu nombreux (Blaxter, 1966; Kentouri, 1985) et seuls, à notre connaissance, ceux de Barnabé (1976) et d'Iizawa (1983) intéressent le loup, *Dicentrarchus labrax* L. En ce qui concerne la rétine et son organogenèse, dont on trouvera de nombreux détails dans les excellentes synthèses d'Ali et Klyne (1986) et de Nicol (1989), rien n'a été fait sur cette espèce.

Matériel et techniques

Les yeux adultes ont été prélevés sur des loups sauvages pêchés par chalutage en Méditerranée au large de Sète (France). L'organogenèse de la rétine et les observations comportementales ont été réalisées à partir de larves élevées "en extensif" à la Station de Biologie Marine de Sète et à l'Institut de Biologie Marine d'Heraklion (Crète).

Le matériel destiné à la microscopie photonique a été fixé à la température ambiante dans

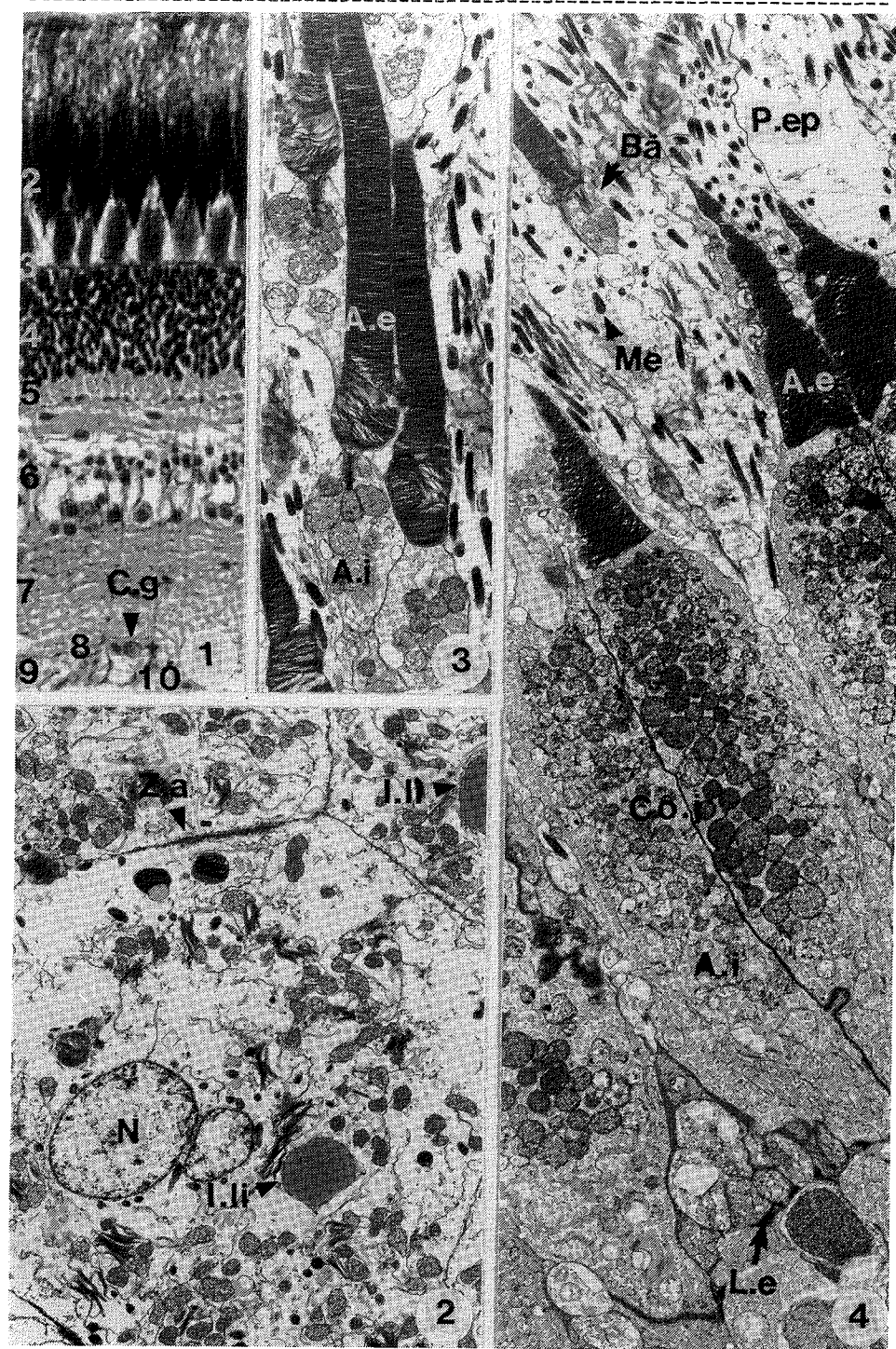
du Bouin alcoolique pendant 24h. Il a été ensuite déshydraté à l'éthanol, inclus dans la paraffine et débité en coupe de 5µm, colorées au trichrome de Masson.

Les pièces préparées pour la microscopie électronique ont subi la double fixation, glutaraldéhyde 2.5% - acide osmique 1% (450mOsm, pH 7.2) durant 1h à la température de la glace fondante. Elles ont ensuite été rincées, déshydratées et incluses dans l'Epon 812. Les coupes ultrafines effectuées avec un ultramicrotome LKB ont été contrastées à l'acétate d'uranyle / nitrate de bismuthyle et observées à l'aide d'un microscope JEOL 200 CX.

STRUCTURE DE LA RETINE DU LOUP ADULTE

La rétine du loup adulte (Fig. 1), comme celle des autres téléostéens et d'une façon générale de tous les vertébrés, comporte dix couches que nous décrivons de l'extérieur vers l'intérieur, en insistant sur les caractères spécifiques responsables de certains types de comportement.

- 1) L'épithélium pigmentaire, représentant plus du quart de l'épaisseur totale de la rétine, est formé de cellules riches en mélanosomes, qui envoient entre les bâtonnets de longs prolongements. A l'obscurité, ces mélanosomes sont concentrés dans les corps cellulaires; à la lumière, ils se répandent dans les prolongements. Les cellules pigmentaires sont également pourvues de globules lipidiques constituant un *tapetum lucidum* diffus (Fig. 2).
- 2) La couche des cônes et des bâtonnets regroupe les articles externes et internes des photorécepteurs. Les bâtonnets (Fig. 3), plus nombreux que les cônes (20/1) (Fig. 4), ont un article externe plus long mais sont moins volumineux. La disposition en mosaïque des cônes simples et jumeaux varie en fonction de l'éclairement: à la lumière, quatre cônes jumeaux entourent un cône simple (Fig. 5 et 6); à l'obscurité, les cônes simples s'étirent et passent au-dessus des cônes jumeaux, ce qui fait disparaître l'élément central du motif (Schéma 1).
- 3) La couche limitante externe, regroupant les complexes de jonction entre cellules de Müller et photorécepteurs.
- 4) La couche des grains externes occupée par les noyaux de ces derniers ne présentent aucune particularité.
- 5) La couche plexiforme externe est constituée par les extrémités synaptiques des cônes (pédicules volumineux et irréguliers, disposés en une couche unique, et présentant de nombreux sites synaptiques) et par celles des bâtonnets (sphérules beaucoup plus petites, étagées sur plusieurs niveaux et pourvues d'un seul site synaptique) (Fig. 11).
- 6) La couche des grains internes est à son tour subdivisée en trois strates. La première correspond aux cellules horizontales qui interviennent dans la transmission latérale des signaux visuels. Les plus externes, parallélépipédiques et à gros noyau, à disposition régulière, sont connectées aux pédicules des cônes. Les plus internes, étoilées et à disposition irrégulière, entrent en contact avec les cellules bipolaires. La deuxième strate est constituée par trois types de cellules bipolaires servant de relais entre les



SCHEMA 1 Réponses rétinomotrices chez le loup adulte

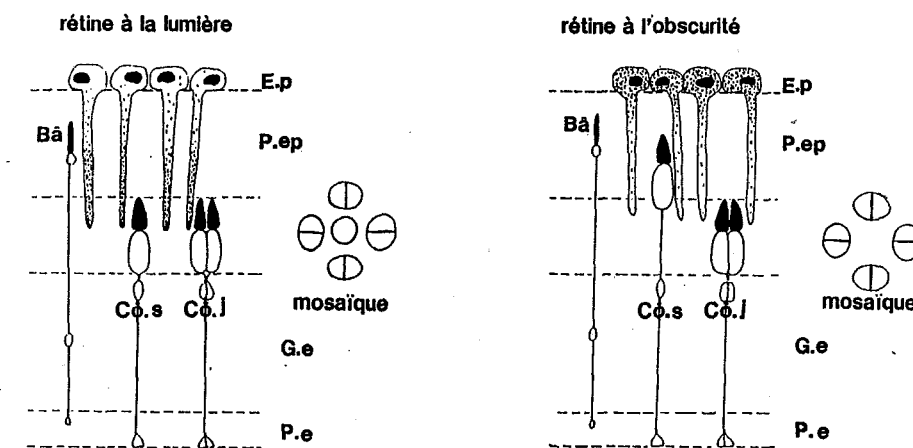


Schéma 1. Réponses rétinomotrices chez le Loup adulte. (Bâ) bâtonnet; (Cô.j) cônes jumeaux; (Cô.s) cône simple; (E.p) épithélium pigmentaire; (G.e) couche des grains externes; (P.e) plexiforme externe; (P.ep) prolongements épithéliaux.

photorécepteurs et les cellules ganglionnaires et soutenues par les cellules de Müller. Une assise de cellules amacrines, plus ou moins infiltrée de cellules ganglionnaires délocalisées, représente la troisième strate. Les cellules amacrines sont des éléments d'association.

- 7) La couche plexiforme interne, très développée, correspond aux connexions synaptiques des cellules amacrines, bipolaires et ganglionnaires.
- 8) Ces dernières, bien que situées au même niveau, sont peu nombreuses et dispersées, ce qui rend difficile la définition d'une huitième couche.

Fig. 1. (x 360). Coupe transversale de la rétine du Loup adulte montrant ses dix couches constitutives (la 3 et la 10 sont surtout repérables en MET). (1) épithélium pigmentaire; (2) couche des photorécepteurs; (3) couche limitante externe; (4) couche des grains externes; (5) couche plexiforme externe; (6) couche des grains internes; (7) couche plexiforme interne; (8) couche des cellules ganglionnaires (C.g); (9) couche des fibres nerveuses; (10) couche limitante interne.

Fig. 2. (x 4 000). Coupe tangentielle de l'épithélium rétinien montrant les inclusions lipidiques du tapetum (I.li). (N) noyau; (Z.a) zonula adhaerens.

Fig. 3. (x 8 100). Articles externes (A.e) et internes (A.i) de deux cellules à bâtonnet.

Fig. 4. (x 3 700). Portion de la couche des photorécepteurs montrant les articles externes (Ae) et internes (Ai) des cônes jumeaux (Cô.J). (Bâ) bâtonnet; (L.e) limitante externe; (Me) mélanosome; (P.ep) prolongements épithéliaux.

- 9) Leur axones ou fibres optiques sont regroupés dans la couche des fibres nerveuses qui repose sur
 10) la limitante interne, formée par les pieds des prolongements des cellules de Müller.

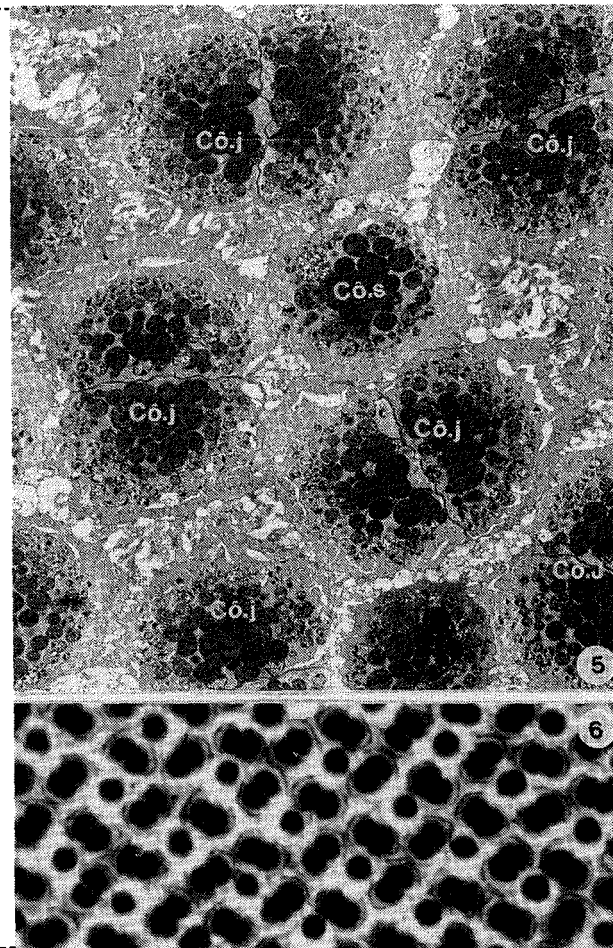


Fig. 5. (x 2 450) et Fig. 6. (x 880). Mosaïque de cônes en microscopie électronique et photonique dans la rétine du Loup adulte. (Cò.j) cônes jumeaux; (Cò.s) cône simple.

ORGANOGENESE DE LA RETINE

La structuration de la rétine en dix couches se réalise durant la fin de la période embryonnaire et la totalité de la période prélarvaire (Schéma 2). 24h avant l'éclosion, la future rétine n'est divisée qu'en deux couches d'épaisseur très inégale (Fig. 7). La première, externe, mince et discontinue, est formée par les futures cellules pigmentaires encore dépourvues de pigment, aplaties et perpendiculaires aux cellules neuro-épithéliales

sous-jacentes. La deuxième, beaucoup plus épaisse, est constituée par quatre ou cinq assises de cellules neuro-épithéliales, fusiformes, toutes semblables, et se multipliant par mitoses. Dans les heures qui suivent, cette dernière zone est partagée en deux par l'apparition de la couche plexiforme interne, doublée d'une assise de cellules grossièrement cubiques. Les cellules pigmentaires commencent à accumuler des mélanosomes, des fibres nerveuses apparaissent en profondeur et le nerf optique devient bien visible. Au moment de l'éclosion, la rétine comporte ainsi cinq couches distinctes (Fig. 8) dont trois ont un degré d'organisation assez avancé: l'épithélium pigmentaire, une couche externe de cellules indifférenciées, la couche plexiforme interne, la couche des futures cellules ganglionnaires et la couche des fibres nerveuses. L'évènement le plus marquant des trois premiers jours de vie libre est le début de la différenciation des photorécepteurs qui commence au niveau du fundus et s'étend peu à peu vers la périphérie. Au-dessous de l'épithélium pigmentaire qui poursuit sa mélanisation tout en émettant sur sa face interne de petites expansions cytoplasmiques, apparaît une assise de futures cellules photoréceptrices, allongées et à gros noyau, perpendiculaires à cet épithélium (Fig. 14). Leur différenciation se poursuit par l'allongement de leur partie apicale sous forme d'une protubérance qui donnera l'article interne et par la modification de leur partie basale, pourvue de digitations, qui constitue l'ébauche du pédicule. La couche plexiforme externe est bientôt décelable ainsi que celle des grains internes. La plexiforme interne s'épaissit. Les cellules ganglionnaires s'individualisent; la couche des fibres nerveuses devient plus importante. Trois jours après l'éclosion, la rétine est ainsi divisée en sept couches bien visibles (Fig. 9). Dans les deux jours qui suivent, la différenciation des photorécepteurs se poursuit, conduisant à l'édification d'une assise sous-épithéliale unique de cellules à cône simple (Fig. 12). Les deux couches plexiformes poursuivent leur développement et, au 5e jour, la structure des pédicules dans le fundus est déjà très proche de celle de l'adulte: les rubans synaptiques sont formés et les dendrites des neurones sous-jacents pénètrent dans les sites synaptiques (Fig. 13). Dans la couche des grains internes se différencie successivement: des cellules horizontales vers l'extérieur, des cellules bipolaires au milieu et des cellules amacrines vers l'intérieur. A l'entrée dans la vie trophique, la rétine présente donc l'étagement caractéristique de l'adulte (Fig. 10) mais avec seulement des photorécepteurs à cône, plus nombreux dans la région dorso-temporale. Leurs articles externes sont entourés par les expansions cytoplasmiques remplies de pigment des cellules épithéliales.

Au delà du 5e jour, l'épaisseur relative des différentes couches se modifie: l'épithélium pigmentaire et les couches plexiformes prennent de l'importance; la couche des cellules ganglionnaires diminue. Le passage du stade préjuvénile (13mm) au stade juvénile (20mm) est marqué par de profonds remaniements des photorécepteurs. Chez les préjuvéniles, en effet, on observe des cônes simples, doubles, triples et quadruples, disposés de façon anarchique. Chez les juvéniles, au contraire, il n'existe plus que des cônes simples et doubles disposés en mosaïque de type adulte. Les bâtonnets se différencient tardivement.

SCHEMA 2 Evolution de la rétine chez la larve

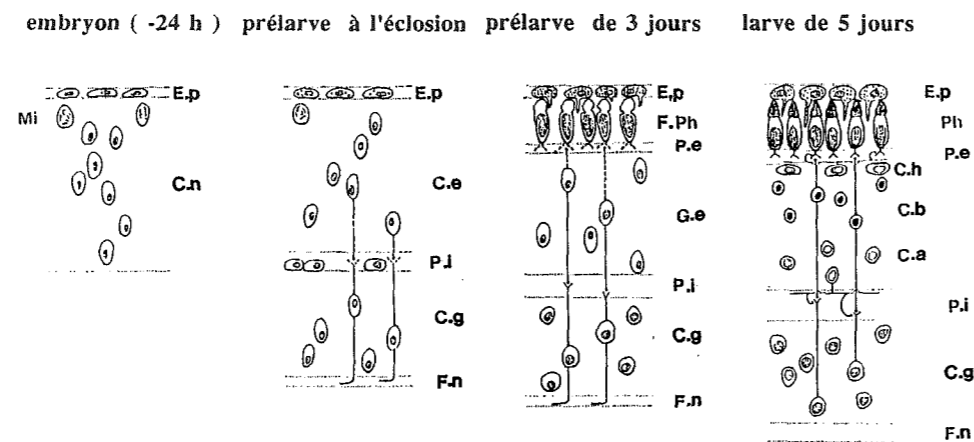
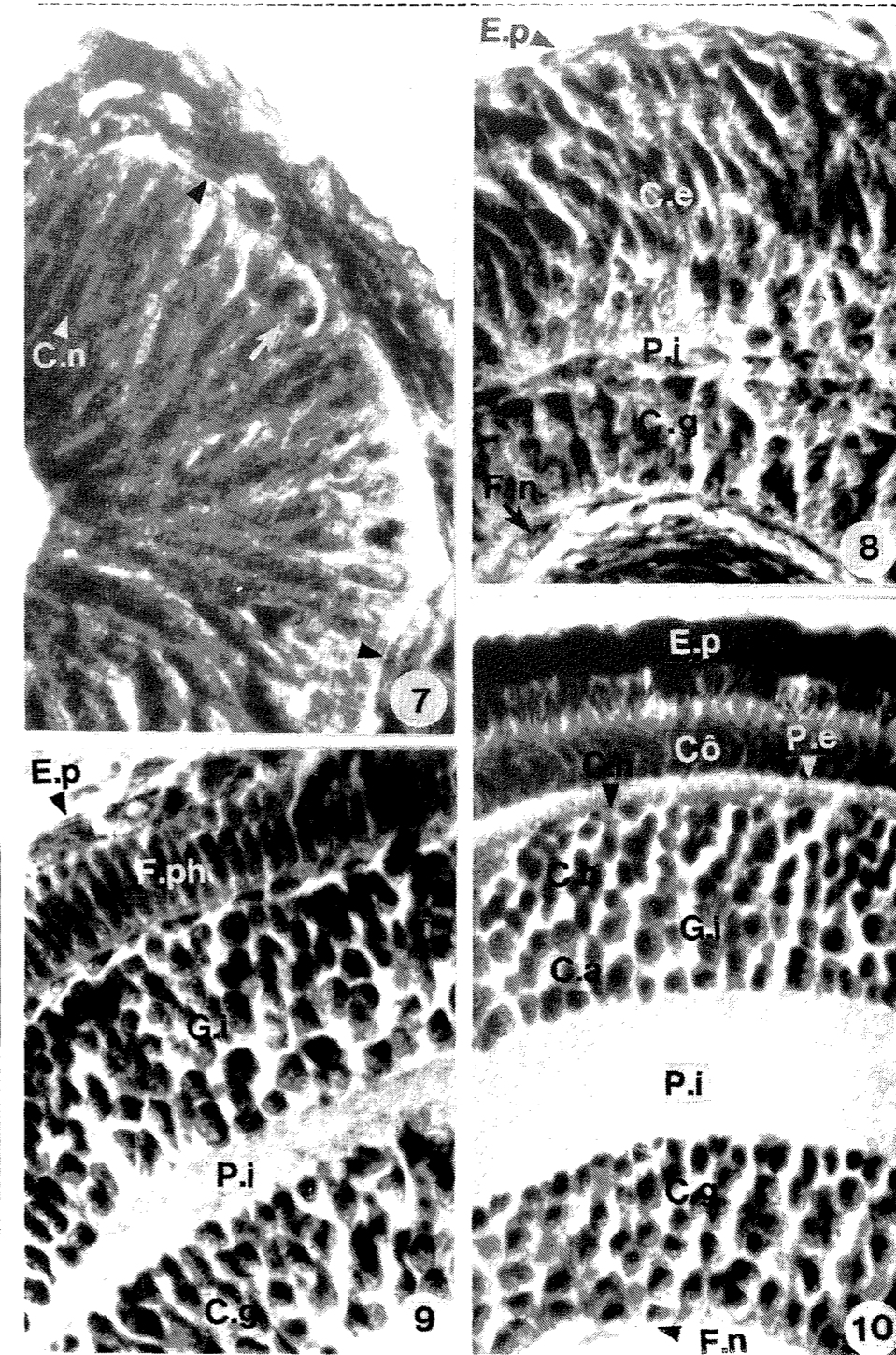


Schéma 2. Evolution de la rétine chez la larve. (C.a) cellule amacrine; (C.b) cellule bipolaire; (C.e) couche cellulaire externe; (C.g) couche des cellules ganglionnaires; (C.h) cellules horizontales; (C.n) couche des cellules neuroépithéliales; (E.p) épithélium pigmentaire; (F.n) couche des fibres nerveuses; (F.Ph) couche des futurs photorécepteurs; (Mi) mitose; (P.e) plexiforme externe; (Ph) photorécepteur; (P.i) plexiforme interne.

RELATIONS STRUCTURE RÉTINIENNE COMPORTEMENT TROPHIQUE

La rétine du loup présente les caractéristiques de celle des poissons arhythmiques, chassant aussi bien le jour que la nuit. L'épithélium pigmentaire, en effet, est bien développé, riche en mélanine et il manifeste des réponses rétinomotrices qui permettent de régler la

- Fig. 7 (x 1 150). Coupe transversale de la rétine de l'embryon montrant les cellules neuroépithéliales (C.n) fusiformes dont certaines sont en division (*). Les futures cellules pigmentaires (◄) sont très peu visibles.
- Fig. 8. (x 1 450). Coupe transversale de la rétine de la prélarve à l'éclosion montrant cinq couches: l'épithélium pigmentaire (E.p), une couche externe de cellules indifférenciées (C.e), la couche plexiforme interne (P.i), la couche des cellules ganglionnaires (C.g), la couche des fibres nerveuses (F.n).
- Fig. 9. (x 1 550). Coupe transversale de la rétine de la prélarve de trois jours: sous l'épithélium pigmentaire (E.p), s'est formée la couche des futurs photorécepteurs (F.ph); la couche plexiforme interne (P.i) s'est beaucoup épaissie.
- Fig. 10. (x 1 450). Coupe transversale de la rétine de la larve de cinq jours, dans laquelle on distingue nettement sept couches: l'épithélium pigmentaire (E.p), la couche des cônes (C.o), la couche plexiforme externe (P.e), la couche des grains internes (G.i) dans laquelle on discerne les cellules horizontales (C.h), les cellules bipolaires (C.b), les cellules amacrines (C.a), la couche plexiforme interne (P.i), la couche des cellules ganglionnaires (C.g), la couche des fibres nerveuses (F.n).



quantité de lumière parvenant aux photorécepteurs. Il est également pourvu, comme c'est le cas chez beaucoup de Téléostéens habitant des milieux sombres, d'un *tapetum lucidum* qui réfléchit la lumière sur les cellules photoréceptrices. Le loup possède, en outre, de nombreux et longs bâtonnets et des cônes de grande dimension. Selon Munz et McFarland (1977), les cônes à section transversale importante, fréquents chez les poissons prédateurs crépusculaires, représenteraient une bonne adaptation aux faibles luminosités. Ils seraient, en effet, plus aptes à piéger les photons, et par conséquent plus sensibles que des cônes plus petits (Ali et Klyne, 1986). Le loup adulte paraît donc capable de voir correctement dans une grande gamme de luminosités et de s'adapter rapidement à des variations de son environnement photique. Mais si l'important volume des cônes permet un gain de sensibilité, il diminue la densité des photorécepteurs, ce qui entraîne une perte d'acuité. Le loup pourrait avoir compensé ce défaut par l'agencement de cônes doubles en mosaïque carrée, structure apparemment favorable à l'augmentation d'acuité comme le pensent Engström (1963) et Anctil (1969). Ce type d'organisation ne se rencontre d'ailleurs chez d'autres Vertébrés que dans des zones d'acuité élevée comme la *fovea* humaine (Schultze, 1866). Le loup est capable de reconnaître certaines couleurs (Kentouri et al., soumis pour publication), mais est-il capable de distinguer des motifs colorés? On pourrait le penser si la mosaïque de cônes intervient dans cette fonction, comme le suggère Fernald (1991). Cette hypothèse repose sur le fait que chez *Haplochromis burtoni*, chaque unité d'un cône double possède un photopigment différent et que le positionnement des cônes dans la mosaïque assure une disposition régulière des différents photopigments. Signalons enfin que Lyall (1957) et Bathelt (1970) considèrent la mosaïque comme une adaptation à la perception des mouvements et que Boelherth (1978) note le développement de mosaïques de cônes simples et doubles chez les espèces actives, se nourrissant de proies rapides. C'est bien le cas du loup dont la structure rétinienne s'avère donc parfaitement adaptée à son comportement.

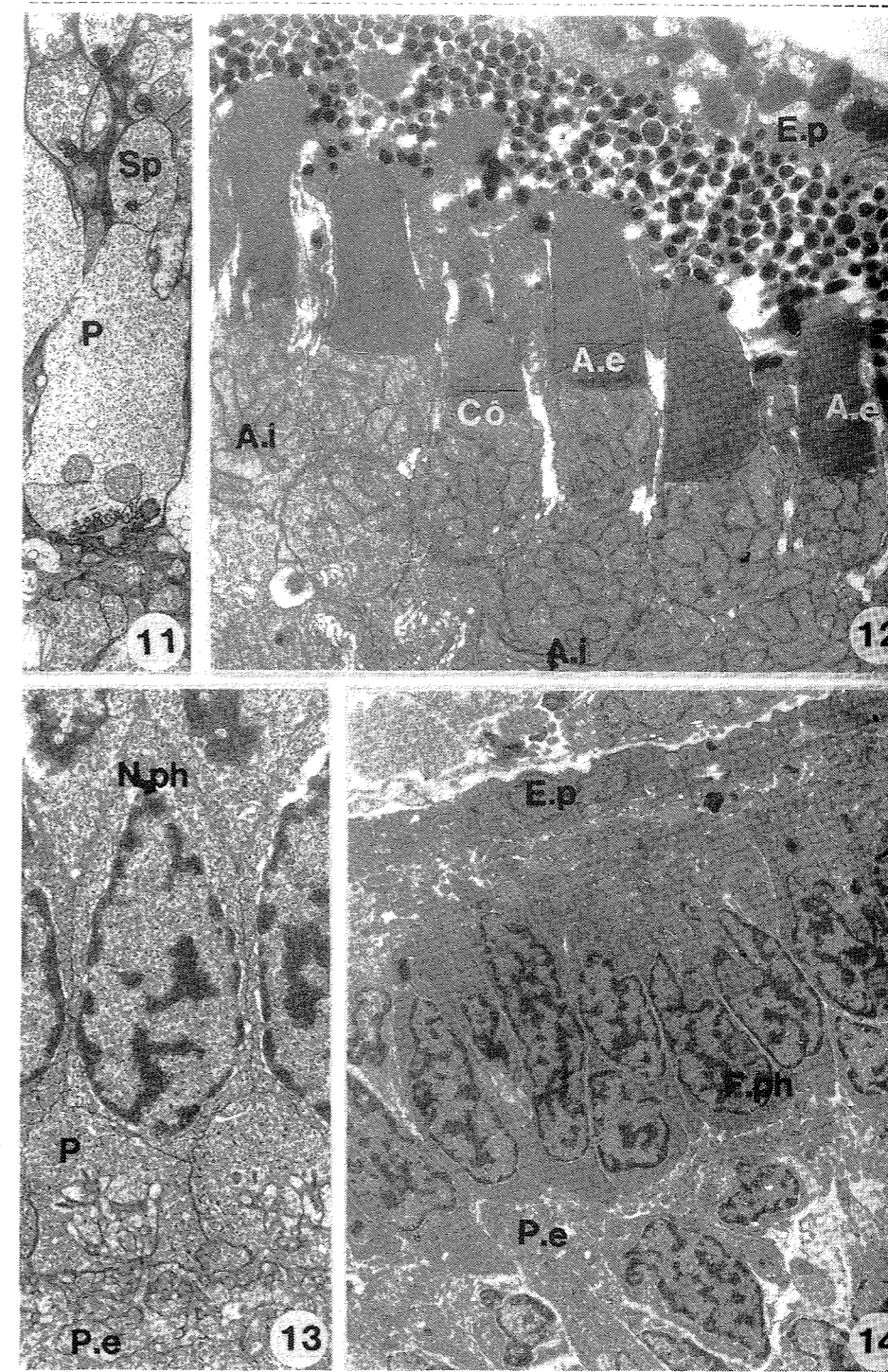
Les premières manifestations photosensibles apparaissent chez la prélarve de 3j, au moment où se différencient les premiers photorécepteurs, mais l'activité visuelle n'est possible qu'à partir du 5e jour, lorsque la rétine encore très imparfaite, possède les dix couches caractéristiques de l'adulte, avec une assise complète de cônes différenciés. Au 7e jour, les larves n'ont pas encore une vision précise comme le prouve leur comportement de chasse. Elles sont en effet obligées, jusqu'au 10e jour, de s'approcher à 1mm d'une proie repérée par les mécanorécepteurs, pour la reconnaître. Vers le 13e jour, la discrimination des proies peut se faire à 3mm et vers le 20e jour, à 5 ou 6mm. Les larves peuvent alors apprécier les mouvements de leurs congénères et de leurs proies

Fig. 11. (x 3 350). Extrémité synaptique d'une cellule à cône (pédicule: P) et d'une cellule à bâtonnet (sphérule: Sp) dans la rétine du Loup adulte.

Fig. 12. (x 6 850). Epithélium pigmentaire (E.p) et couche des cellules à cône (Cô) dans la rétine d'une larve de cinq jours. (A.e) article externe; (A.i) article interne.

Fig. 13. (x 9 050). Synapses des cellules à cône chez une larve de 5 jours. (N.ph) noyau de photorécepteur; (P) pédicule; (P.e) couche plexiforme externe.

Fig. 14. (x 4 750). Coupe transversale de la rétine d'une prélarve d'un jour montrant la couche des futurs photorécepteurs (F.ph) sous l'épithélium pigmentaire (E.p).



et chasser à l'affût. Ce perfectionnement du comportement trophique va de pair avec la multiplication des photorécepteurs et l'établissement de nouvelles connexions synaptiques. Mais les larves de 5 à 20j ne possèdent que des cellules à cône simple ne permettant que la vision diurne, ce qui interdit toute prise de nourriture durant la nuit. D'autre part, bien que la rétine soit pigmentée durant cette période, rien ne prouve que des mélanosomes présentent des réponses photomécaniques. Pour beaucoup d'auteurs, en effet, ces réponses ne se manifestent, chez les larves de Téléostéens, qu'au moment de la formation des bâtonnets (Blaxter, 1968; Blaxter et Staines, 1970; Ali, 1971; Guma'a, 1982). L'oeil est par conséquent incapable de s'adapter aux variations de luminosité. En outre, le *tapetum lucidum* n'est pas encore développé à ce stade. On comprend donc, dans ces conditions, que les larves aient tendance à rechercher l'environnement photique qui leur convient le mieux, comme le prouve leur répartition verticale dans les bacs. Elles présentent un phototactisme positif mais fuient les fortes luminosités.

La formation des cônes jumeaux, qui semble débiter chez les larves de 16mm, pourrait résulter d'une fusion de cônes simples comme le suggère Boelhart (1978) au sujet de l'espèce *Sebastes diploproa*. Les larves de ce poisson, aussi bien que celles du loup, montrent à un stade de leur développement un mélange anarchique de cônes simples, doubles, triples et quadruples. Il pourrait dans un premier temps y avoir fusion de cônes simples pour former des cônes multiples et dans un second temps scission de ces cônes multiples pour former des cônes doubles. Mais Fernald (1991) a caractérisé deux photopigments dans des cônes jumeaux d'*Haplochromis burtoni* et un troisième dans des cônes simples. S'il en est de même chez le loup, il faut imaginer que la synthèse différentielle des pigments est postérieure à la structuration des cônes ou que des cônes simples ayant des activités synthétiques différentes ne fusionnent qu'après s'être spécifiquement reconnus.

L'apparition des cônes jumeaux à la fin de la vie larvaire, entraînant l'organisation d'une mosaïque de type adulte chez les préjuvéniles va de pair avec le développement du grégarisme qui peut s'ébaucher précocement (20j-10mm) mais ne se manifeste vraiment que chez les larves âgées (Barnabé, 1976). Une situation analogue se rencontre chez le hareng dont les jeunes commencent à former des bancs lorsqu'apparaissent les cônes doubles (Ahlbert, 1973).

Conclusion

Indépendamment de leur apport dans le domaine de la connaissance pure, les résultats de cette étude peuvent être à l'origine d'applications intéressantes et de réajustements de techniques d'élevage et de pêche.

En élevage, en effet, la tendance actuelle est de placer les larves en lumière constante ou d'alterner sans transition des phases claires et des phases obscures. Or nous avons montré que la sensibilité à la lumière était précoce mais qu'il fallait dépasser le 20e jour pour que les larves acquièrent la vision nocturne. Bien que le loup adulte soit capable de

chasser le jour ou la nuit, il est possible que sa larve soit génétiquement programmée pour une alternance de phases lumineuses permettant la vigilance et la chasse et de phases obscures destinées au repos. Ce besoin de repos est d'autant plus probable que les larves conservent un rythme alimentaire en éclairage continu, la période correspondant à la nuit étant marquée par une baisse de l'activité prédatrice (D. Covès, commun. pers.). Dans ces conditions, l'éclairage continu ou le passage brusque de la lumière à l'obscurité pourrait engendrer, comme le pense Blaxter (1970), un véritable stress sensoriel. Il semble donc opportun d'imiter dans la mesure du possible les variations naturelles et par conséquent progressives de la photopériode. En outre, en phase lumineuse, un éclairage uniforme et d'intensité optimale devrait favoriser la dispersion régulière des larves dans les bacs, augmentant les chances individuelles de rencontre larve-proie.

Dans le domaine de l'halieutique, la connaissance des modalités de vision de différentes espèces est d'une importance capitale pour la mise au point d'appâts et d'engins de pêche ainsi que pour la définition de stratégies de capture appropriées.

Remerciements

Les auteurs remercient J.P. Selzner et A. Rossi du Centre de Microscopie Electronique, ainsi que C. Blasco et T. Noël pour leur excellente collaboration.

Références

- Ahlbert I.B. 1973. Ontogeny of double cones in the retina of perch fry (*Perca fluviatilis*, Teleostei). *Acta Zoologica* 54:241-254.
- Ali M.A. 1971. Les réponses rétinomotrices caractères et mécanisme. *Vision Research* 1:1225-1288.
- Ali M.A. et M.A. Klyne. 1986. La vision chez les vertébrés. Decarie Masson, Québec Mont Royal. 266p.
- Anctil M.A. 1969. Structure de la rétine chez quelques Poissons marins du plateau continental. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26:597-628.
- Barnabé G. 1976. Contribution à la connaissance de la biologie du Loup *Dicentrarchus labrax* (L.) (Poisson Serranidæ) de la région de Sète. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Montpellier II. 426p.
- Bathelt D. 1970. Experimentelle und vergleichende morphologische Untersuchungen am visuellen System von Teleostiern. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 87:402-470.
- Blaxter J.H.S. 1966. The effect of light intensity on the feeding ecology of herring in light as an ecological factor. p. 393-409. In: *British Ecological Society Symposium*. Bainbridge R., G.S. Evans, and O. Rackman (Eds).
- Blaxter J.H.S. 1968. Light intensity, vision and feeding in young plaice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2:293-307.

- Blaxter J.H.S. 1970. Sensory deprivation and sensory input in rearing experiments. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 20:642-654.
- Blaxter J.H.S. et M. Staines. 1970. Pure cone retinae and retinomotor responses in larval teleost. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50:449-460.
- Boelhart G.W. 1978. Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. *Science* 202:309-311.
- Engström K. 1963. Structure organisation and ultrastructure of the visual cells in the teleost family (Labridae). *Acta Zoologica* 44:1-39.
- Fernald R.D. 1991. Teleost vision: seeing while growing. *The Journal of Experimental Zoology, Supplément* 5:167-180.
- Guma'a S.A. 1982. Retinal development and retinomotor responses in Perch, *Perca fluviatilis*. *The Journal of Fish Biology* 20:611-618.
- Iizawa M. 1983. Ecologie trophique des larves du Loup *Dicentrarchus labrax* (L.) en élevage. Thèse de 3ème Cycle, Université de Montpellier II. 140p.
- Kentouri M. 1985. Comportement larvaire de 4 Sparidés méditerranéens en élevage. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II. 492p.
- Kentouri M., M. Anthouard, and P. Divanach. (soumis pour publication à *Marine Ecology*). Etude expérimentale de la réponse aux couleurs de *Dicentrarchus labrax* (Serranidae), placé en situation de self-feeding et soumis à un choix multiple.
- Lyall A.H. 1957. The growth of the trout retina. *The Quarterly Journal of Microscopical Science* 98:101-110.
- Munz F.W. and W.N. McFarland, 1977. Evolutionary adaptations of fishes to the photic environment. In: *Handbook of sensory physiology, VII/5* Crescitelli (Ed.) Springer-Verlag, Berlin. 193p.
- Nicol J.A.C. 1989. *The eyes of fishes*. Clarendon Press Oxford. 308p.
- Schultze M. 1866. Zur Anatomie und Physiologie der Retinae. *Archiv für Mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik* 2:165-174.

PRODUCTION, ENVIRONMENT AND QUALITY. Bordeaux Aquaculture '92.
G. Barnabé and P. Kestemont (Eds). European Aquaculture Society.
Special Publication No. 18, Ghent, Belgium. 1993.

Etude de l'accélération de l'hydrolyse de l'ensilage de poisson par addition de végétaux

L. Lamas, S. Rodriguez, G. Ayensa, F.J. Velasco, R. Quintana, et C. Pascual

Laboratorio de Tecnología de Productos Pesqueros, Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela, La Coruña, Espagne

Abstract

In order to find a fish meal alternative for animal alimentation, vegetable sources are researched to produce stable fish silage in a short time. In this paper, organoleptic, physico-chemical and microbiological parameters are evaluated in two fish silages obtained in the same way, adding in one 35% of apple to study a possible acceleration in the hydrolysis process.

KEYWORDS: Fish silage, Fish protein, Apple waste.

Résumé

Dans la recherche d'alternatives à la farine de poisson pour l'alimentation animale, des ressources végétales sont recherchées pour produire en peu de temps des ensilages de poisson stables. Dans ce travail, on effectue un suivi des paramètres organoleptiques, physico-chimiques et microbiologiques dans les deux ensilages de poisson élaborés à partir des mêmes matières premières, avec la différence que dans l'un d'eux, on incorpore 35% de pommes comme possible accélérateur du processus d'hydrolyse.

MOTS CLEFS: Ensilage de poisson, Protéine de poisson, Restes de pommes.

Introduction

Les résidus de l'industrie des conserves de pêche sont normalement destinés à la fabrication de farines pour l'élaboration d'aliments de poissons, cependant, grâce à l'utilisation d'autres processus technologiques moins sophistiqués, il est possible d'élaborer des suppléments protéiques destinés à l'alimentation animale, tels que des ensilages de poissons.