

VITESSE DE DIGESTION
CHEZ LES CÉPHALOPODES *ELEDONE CIRROSA* (LAMARCK)
ET *ILLEX ILLECEBROSUS* (LESUEUR)

par

Renata Boucher-Rodoni
Station biologique de Roscoff

Résumé

Chez les deux espèces étudiées, la digestion débute rapidement puis subit un ralentissement. L'étude de l'évolution pondérale de la nourriture dans le jabot et l'estomac et des variations tinctorielles dans le caecum a permis de mettre en évidence l'existence de deux phases dans la digestion d'un repas chez *Eledone cirrosa* : une première phase rapide (digestion de 85 à 90 p. 100 de la nourriture ingérée, première coloration du caecum) et une deuxième phase lente (digestion de la nourriture restante, deuxième coloration du caecum). Chaque phase dure 50 p. 100 du temps total de digestion. La fin de la première phase coïncide avec le moment où le jabot est vidé et avec la première décoloration du caecum. La digestion est sous la dépendance de la température, qui en détermine la durée totale (30 heures à 10°C ; 20 heures à 15°C ; 15 heures à 20 °C) et, dans des conditions expérimentales, perturbe la synchronisation entre les phases de digestion et les phases de coloration du caecum. La digestion est d'autant plus efficace que la température est plus élevée (0,143 p. 100 du poids du corps digéré à l'heure à 10 °C, 0,21 p. 100 à 15 °C, 0,286 p. 100 à 20 °C).

Chez *Illex illecebrosus*, la digestion très rapide au départ subit un ralentissement progressif, sans que l'on ait pu mettre en évidence l'existence de phases digestives. Cette espèce pélagique, qui vit dans des eaux pourtant relativement froides (8 à 13 °C), présente une digestion rapide et plus efficace (0,6 p. 100 du poids du corps digéré à l'heure) que celle de l'espèce benthique.

Introduction

Dans son travail sur la digestion des Céphalopodes, Bidder (1966) indique que la durée de digestion, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre le début d'un repas et le moment où l'animal se retrouve à nouveau dans la « condition de faim », est plus longue chez *Octopus* et *Sepia*, genres benthique et nectobenthique, que chez *Loligo*, forme pélagique. L'auteur signale, en outre, que la durée de digestion dépend de la température.

Tritar et al. (1967, 1969, 1970), étudiant l'absorption intestinale chez *Sepia officinalis* et *Eledone moschata*, insistent sur la lenteur de ce phénomène en comparant les résultats à ceux obtenus par des techniques analogues chez certains Poissons.

Je me suis proposée de mettre l'accent sur l'influence du mode de vie et de la température dans les phénomènes digestifs. Pour cela, j'ai choisi de suivre l'évolution pondérale de la nourriture dans le tractus digestif d'une espèce de haute mer, *Illex illecebrosus*, et d'une espèce benthique, *Eledone cirrosa*. Cette dernière espèce a été étudiée à différentes températures afin de montrer l'incidence de ce facteur.

Matériel et méthodes

Des animaux de poids connu ont été isolés et privés de nourriture pendant quelques jours (2 à 3 pour *Illex*, 4 à 5 pour *Eledone*), afin de vider le tube digestif. Ils ont ensuite été nourris. La proie et les déchets rejetés par l'animal ont été pesés :

Poids de la proie — poids des déchets = nourriture ingérée (N.I.).

L'heure de capture de la proie a été considérée comme heure O et les animaux ont été sacrifiés à des temps croissants après cette heure. Le contenu des organes de référence a été pesé et exprimé en pourcentage de la nourriture ingérée :

100 (totalité de la N.I.) — contenu des organes en pourcentage N.I. = nourriture digérée (N.D.) en pourcentage N.I.

Connaissant ainsi la quantité de nourriture digérée à une heure donnée, on peut calculer la vitesse de digestion par la relation :

N.D. en p. 100 N.I.

————— = vitesse de digestion.
heure

Les Elédones ont été nourries avec des crabes vivants, *Carcinus maenas* (un par Elédone). Le jabot, l'estomac et le caecum ont été considérés comme organes de référence. Cependant, la quantité de nourriture contenue à une heure déterminée dans ces organes n'est mesurable pondéralement, de façon vraiment significative, que dans le jabot et l'estomac. Par contre, le caecum, dont le contenu est toujours liquide, subit des variations importantes de teinte dont nous avons suivi l'évolution au cours de la digestion. Les critères de fin d'activité de ces différents organes sont, pour le jabot et l'estomac, la disparition de toute particule solide (N.D. supérieure à 95 p. 100 de N.I.) et, pour le caecum, la réacquisition de la couleur blanche. A jeun, les différents organes contiennent une quantité négligeable de liquide incolore.

Les *Illex* ont été nourris avec des Capelans dégelés, *Mallotus villosus* (un par *Illex*), dont les parties habituellement rejetées par l'animal avaient été enlevées (tête, queue, viscères). L'estomac et le caecum ont été considérés comme organes de référence, puisque *Illex* n'a pas de jabot. L'ouverture unissant l'estomac au caecum étant très large, il est difficile de séparer ces deux organes correctement : ils ont donc été pesés ensemble. A jeun, l'estomac et le caecum contiennent une certaine quantité de liquide dont la valeur moyenne est de 1,6 g pour des animaux de poids compris entre 150 et 300 g. Cette valeur a été retranchée des contenus pesés. Le moment où il n'y a plus de substances solides dans l'estomac et où le caecum retrouve une teinte jaune pâle est considéré comme fin de la digestion.

RÉSULTATS

I. *ELEDONE CIRROSA* (1)

Des observations préliminaires, à la température ambiante, avaient montré qu'en hiver la digestion durait environ 24 heures, alors qu'en été elle était à peu près terminée à la 13^e heure. Ces observations confirmaient les résultats exposés par Bidder (1966), à savoir que la température influence la durée de digestion. Nous avons ensuite réalisé nos expériences de vitesse de digestion en chambre à température constante à 10 °C, 15 °C et 20 °C.

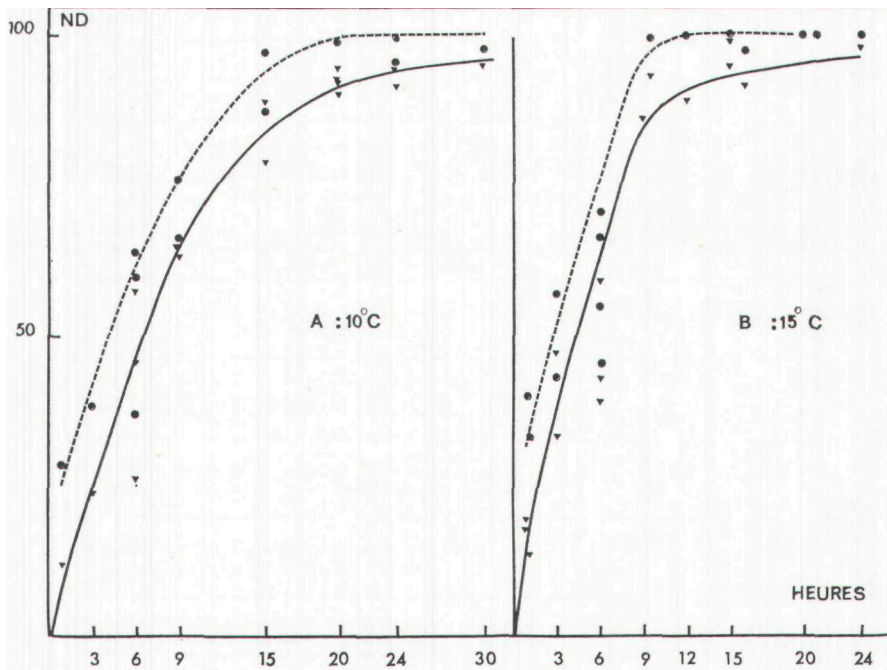


FIG. 1

Eledone cirrosa

Quantité de nourriture digérée (ND), exprimée en pourcentage de la nourriture ingérée, en fonction du temps. A : à 10 °C ; B : à 15 °C.

ND (jabout)

ND (jabout + estomac).

Les animaux utilisés pesaient entre 150 et 300 g et avaient ingéré une quantité de nourriture correspondant à 3 - 5 p. 100 de leur propre poids. Les résultats sont consignés dans les tableaux 1, 2 et 3.

Au cours de la prise de nourriture, jabot et estomac se remplissent de particules solides. Le jabot se vide complètement au bout d'un temps de digestion relativement court, alors que l'estomac conserve de la nourriture plus longtemps.

(1) Expériences réalisées au Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

TABLEAU 1
Eledone cirrosa

Evolution pondérale et tinctorielle de la nourriture dans le tractus digestif au cours de la digestion d'un repas, à 10 °C.
N.I. = Nourriture ingérée.

Heure du sacrifice	Poids de l'Eledone	Poids du Crabe		Nourriture Ingérée			Nourriture digérée (jabot)			Nourriture digérée (jabot et estomac)			Vitesse de digestion (jabot et estomac)			Caecum	Taux
		g	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 poids Crabe	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone		
1	150,5	15,0	9,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	blanc	0
1	183	16,5	9,0	3,5	21,2	1,9	1,0	28,6	0,55	0,4	12,0	0,25	0,4	12,0	0,25	blanc	0,063
3	222	20,7	9,3	11,1	53,7	5,0	4,3	38,5	1,9	2,65	24,0	1,2	0,9	8,0	0,4	rose/ rose-beige	0,17
6	216	19,5	9,0	8,7	45,1	4,0	5,6	64,2	2,6	5,0	57,7	2,3	0,85	9,6	0,4	rose	0,13
6	258	21,5	8,3	12,1	56,3	4,7	4,5	37,2	1,7	3,2	26,3	1,2	0,55	4,4	0,2	orange	0,16
6	315	16,0	5,1	10,7	67,0	3,4	6,4	59,9	2,0	4,9	45,8	1,55	0,8	7,6	0,25	orange	0,11
9	241	28,0	11,6	12,0	43,9	5,0	7,95	66,3	3,3	7,6	63,5	3,1	0,35	7,0	0,35	orange	0,17
9	298,5	19,5	6,5	12,7	65,1	4,2	9,6	75,7	3,2	8,3	65,1	2,8	0,9	7,2	0,3	orange	0,14
15	178	16,5	9,2	9,1	55,1	5,1	8,8	97,1	4,9	8,1	89,1	4,5	0,55	5,9	0,3	beige-rose	0,17
15	268	18,9	7,0	12,1	64,0	4,5	10,5	87,3	3,9	9,5	79,0	3,5	0,65	5,2	0,25	rose	0,15
20	150	15,0	10,0	7,05	47,0	4,7	7,05	100	4,7	6,5	92,4	4,3	0,3	4,6	0,2	orange	0,16
20	241	19,0	7,8	12,1	63,7	5,0	12,1	100	5,0	11,5	94,7	4,7	0,55	4,7	0,25	orange	0,17
20	243,5	15,0	6,1	9,9	65,9	4,4	9,9	100	4,0	9,1	92,2	3,7	0,45	4,6	0,2	orange	0,147
20	235	18,8	8,0	11,2	59,6	4,8	11,1	99,1	4,7	10,1	90,3	4,3	0,5	4,5	0,2	orange	0,16
24	267	23,0	8,5	13,5	59,0	5,0	13,5	100	5,0	12,7	94,3	4,7	0,5	3,9	0,2	orange	0,17
24	296	16,2	5,5	9,1	56,0	3,05	8,7	95,5	2,9	8,3	91,7	2,8	0,35	3,8	0,1	rose	0,102
30	288	28,0	9,7	14,9	53,2	5,1	14,5	97,8	5,0	14,25	95,7	4,9	0,45	3,2	0,15	blanc	0,17

TABLEAU 2
Eledone cirrosa

Evolution pondérale et tinctorielle de la nourriture dans le tractus digestif au cours de la digestion d'un repas, à 15 °C.
N.I. = nourriture ingérée.

Heure du sacrifice	Poids de l'Eledone	Poids du Crabe		Nourriture Ingérée			Nourriture digérée (jabot)			Nourriture digérée (jabot et estomac)			Vitesse de digestion (jabot et estomac)			Caecum	Taux
		g	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 poids Crabe	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone		
1	234	14,8	6,3	5,85	39,5	2,5	2,35	40,0	1,0	1,05	18,0	0,45	1,05	18,0	0,45	blanc	0,125
1	196	16,0	8,1	8,6	53,8	4,4	2,9	33,5	1,5	1,7	19,5	0,85	1,7	19,5	0,85	rose	0,22
1	254	14,0	5,5	6,5	46,4	2,6	2,15	33,2	0,85	0,9	13,8	0,35	0,9	13,8	0,35	rose	0,125
3	173	14,0	8,0	8,65	61,8	5,0	3,75	43,4	2,15	2,9	33,4	1,6	0,95	11,1	0,55	orange	0,25
3	192	11,0	5,7	6,8	61,6	3,5	3,9	57,0	2,05	3,2	47,4	1,6	1,1	15,8	0,55	rose-beige	0,175
6	144	12,5	8,9	6,25	50,0	4,3	4,4	70,5	3,0	3,95	63,4	2,7	0,65	10,5	0,45	orange	0,215
6	164	15,0	9,1	5,95	39,6	3,6	2,7	45,4	1,65	2,4	39,1	1,45	0,4	6,5	0,25	orange	0,18
6	261,5	15,0	5,7	8,5	56,6	3,2	4,7	55,0	1,8	3,65	43,0	1,4	0,6	7,1	0,25	rose-orange	0,16
6	245	20,0	8,2	9,35	46,6	3,8	6,2	66,5	2,55	5,45	59,4	2,2	0,9	9,9	0,35	rose-orange	0,19
9	305	15,0	4,9	9,15	61,0	3,0	8,85	96,7	2,9	7,95	86,8	2,6	0,9	9,6	0,3	rose	0,15
9 h 30	197	14,0	7,1	9,7	69,3	4,9	9,65	99,4	4,9	9,05	93,4	4,6	0,95	9,8	0,5	orange	0,24
12	250	12,0	4,8	7,25	60,4	2,9	7,25	100	2,9	6,5	89,4	2,6	0,55	7,45	0,2	rose-orange	0,145
15	162	10,5	6,4	5,9	56,1	3,6	5,9	100	3,65	5,6	95,0	3,45	0,35	6,3	0,25	beige	0,18
15	256	21,0	8,2	13,0	61,9	5,0	13,0	100	5,0	12,9	99,2	5,0	0,85	6,6	0,35	rose	0,25
16	196	11,4	5,8	5,7	50,0	2,9	5,55	97,4	2,8	5,2	91,7	2,6	0,3	5,7	0,15	rose	0,145
20	240	19,5	8,1	10,3	52,6	3,9	10,3	100	4,3	10,3	100	4,3	0,5	5,0	0,2	blanc	0,195
21	206	18,0	8,7	9,5	52,7	4,6	9,5	100	4,6	9,45	99,5	4,6	0,45	4,7	0,2	blanc	0,23
24	213	21,0	9,8	9,1	43,3	4,2	9,1	99,8	4,25	9,1	98,0	4,25	0,4	4,15	0,15	blanc	0,21

TABLEAU 3
Eledone cirrosa

Evolution pondérale et tinctorielle de la nourriture dans le tractus digestif au cours de la digestion d'un repas, à 20 °C.
N.I. = nourriture ingérée.

Heure du sacrifice	Poids de l'Eledone g	Poids du Crabe		Nourriture Ingérée			Nourriture digérée (jabot)			Nourriture digérée (jabot et estomac)			Vitesse de digestion (jabot et estomac)			Caecum	Taux
		g	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 poids Crabe	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone	g	p. 100 N.I.	p. 100 poids Eledone		
1	209	20,0	9,5	6,9	34,5	3,3	4,5	64,5	2,15	3,65	53,0	1,75	3,65	53,0	1,75	rose	0,22
1	154	14,0	9,9	7,1	50,7	4,6	4,0	56,0	2,6	3,15	44,2	2,05	3,15	44,2	2,05	orange pâle	0,3
3	219	18,0	8,2	8,6	47,6	3,9	4,8	56,0	2,2	4,2	49,0	1,9	1,4	16,3	0,65	beige	0,26
6	160	12,0	7,5	8,2	68,3	5,1	7,95	97,0	4,9	7,4	90,0	4,6	1,25	15,0	0,75	orange	0,34
6	144	12,5	8,9	6,25	50,0	4,3	4,4	70,5	3,05	3,95	63,4	2,75	0,65	10,55	0,45	orange	0,28
6	164	15,0	9,1	5,95	39,6	3,6	2,7	45,4	1,65	2,3	39,15	1,4	0,4	6,55	0,25	orange	0,24
15	207	20,0	9,6	13,35	66,8	6,4	13,35	100	6,45	3,35	100	6,45	0,9	6,6	0,45	blanc	0,42
20	197	16,5	8,4	6,25	37,8	3,2	6,25	100	3,15	6,25	100	3,15	0,3	5,0	0,15	blanc	0,21
24	146	13,5	9,2	6,1	45,1	4,15	6,1	100	4,2	6,1	100	4,2	0,25	4,1	0,15	blanc	0,276

Ainsi qu'on peut le voir sur la figure 1, quelle que soit la température, la digestion est toujours rapide au départ, puis se ralentit considérablement. On peut donc diviser le temps de digestion en deux phases : une première phase rapide et une deuxième phase lente. Ces

TABLEAU 4
Eledone cirrosa

Division de la digestion d'un repas en deux phases : rapide et lente. Les quantités de nourriture digérée (N.D.) et la vitesse de digestion (N.D./h) sont exprimées en pourcentage de la nourriture ingérée.

J = jabot ; est = estomac ; h = heure.

T°	Phase rapide					Phase lente					Digestion complète	
	Durée (h)	N.D. (l)	N.D./h (l)	N.D. (J + est)	N.D./h (J + est)	Durée (h)	N.D. (l)	N.D./h (l)	N.D. (J + est)	N.D./h (J + est)	Durée (h)	N.D./h (J + est)
10	15	100	6,6	85	5,66	15	100	—	15	1	30	3,3
15	9-10	100	10,5	89	9,4	10-11	100	—	11	1,04	20	5
20	7-8	100	13,3	86,5	11,5	7-8	100	—	13,5	1,8	15	6,6

deux phases sont de longueur sensiblement égale (tableau 4). La durée de la phase rapide correspond au temps qu'il faut au jabot pour se vider. Au niveau de l'estomac, elle correspond à la digestion de 85 - 90 p. 100 de la nourriture ingérée.

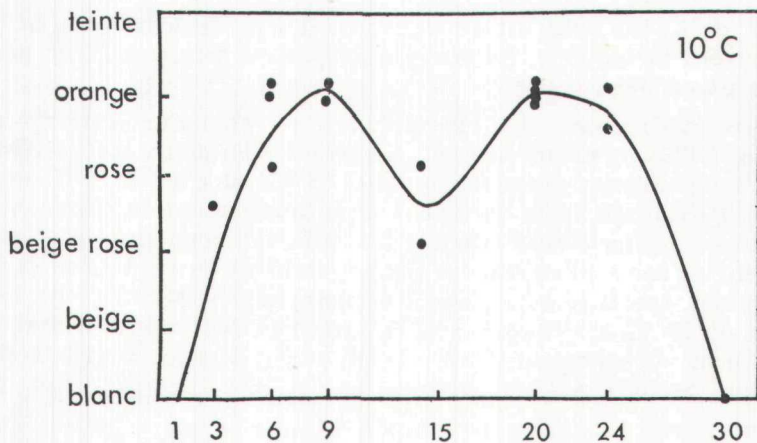


FIG. 2
Eledone cirrosa

Variations tinctorielles du caecum en fonction du temps de digestion, à 10 °C.

Le contenu liquide du caecum subit, au cours de la digestion, des variations de couleur visibles par transparence. Blanc au repos (avant le début de la digestion), il se teinte en beige, beige-rose, rose et orange suivant le temps de digestion considéré. Les canaux hépatopancréatiques se remplissent du même liquide et se colorent également. L'origine de cette coloration est sans doute alimentaire car des ani-

maux se nourrissant de leurs congénères ont un contenu caecal grisâtre. Il semble exister une activité en deux temps dans le caecum : une première phase précoce pendant laquelle le caecum passe par la teinte orange puis se décolore et acquiert une teinte beige rose, suivie d'une deuxième phase de coloration orange et décoloration subséquente (Fig. 2).

Influence de la température sur l'évolution de la digestion dans les différents organes.

L'influence de la température se manifeste dès la prise de nourriture. La digestion (évaluée en tenant compte des modifications intervenant dans les différents organes) varie en fonction de la température aussi bien pour la durée totale que pour les modifications propres que subit chaque organe.

a) Influence de la température sur la prise de nourriture.

A 10 °C, la prise de nourriture est immédiate. L'Elédone conserve sa proie pendant un temps assez long. En général, la durée du repas dépasse une heure.

A 15 °C, la prise de nourriture est assez rarement immédiate. La durée du repas est comprise entre une demi-heure et une heure.

A 20 °C, les animaux se nourrissent très difficilement. La prise est souvent incomplète. La durée du repas est très courte, en général moins d'une demi-heure.

Les expériences ont été réalisées en chambre à température constante l'hiver, saison pendant laquelle les animaux sont acclimatés à des températures assez basses (10-12 °C) et c'est à 10 °C que les animaux de toute taille survivent et se nourrissent le mieux. A une température plus élevée (15 °C), les animaux, pendant cette saison, mangent moins facilement, les petits semblent se nourrir mieux que les grands. Les Elédones paraissent assez mal supporter une température de 20 °C, quelle que soit la saison ; elles survivent mal et se nourrissent difficilement. D'une façon générale, elles sont adaptées à des eaux de 10 °C à 17 °C environ.

b) Influence de la température sur la durée et la vitesse de digestion.

La digestion complète d'un repas dure 30 heures à 10 °C, 20 heures à 15 °C et 15 heures à 20 °C. En élevant la température de 10 à 20 °C, le temps total de digestion est donc diminué de moitié (tableau 4).

Les deux phases de digestion, rapide et lente, sont raccourcies de façon identique à température plus élevée ; chacune d'elles dure toujours 50 p. 100 du temps total de digestion. Aux trois températures, le temps mis par le jabot pour se vider correspond à la durée de la phase rapide de digestion. La durée de chaque phase étant

diminuée de moitié en passant de 10 à 20 °C, la vitesse de transfert de la nourriture du jabot vers l'estomac et de l'estomac vers le caecum est donc doublée.

c) Influence de la température sur l'évolution du caecum au cours de la digestion.

Les deux phases d'activité du caecum (variations tinctorielles) ont été mises en relation avec la quantité de nourriture digérée aux heures correspondantes (tableau 5). A 10 °C, les deux phases de coloration correspondent aux phases de digestion, chacune durant la moitié du temps total et la fin de la première phase coïncidant avec le moment où le jabot est vide. A des températures supérieures, cette correspondance n'existe plus. La température agit essentiellement sur

TABLEAU 5
Eledone cirrosa

Division de l'activité caecale en deux phases. Les quantités de nourriture digérée (N.D.) et la vitesse de digestion (N.D./h) sont exprimées en pourcentage de la nourriture ingérée.

J = jabot ; est = estomac ; h = heure.

T°	Temps total digestion	Première phase du caecum						Deuxième phase du caecum					
		Durée (h)	P. 100 temps total	N.D. (j)	N.D./h (j)	N.D. (j + est)	N.D./h (j + est)	Durée (h)	P. 100 temps total	N.D. (j)	N.D./h (j)	N.D. (j + est)	N.D./h (j + est)
10	30	15	50	100	6,66	85	5,66	15	50	100	—	100	1,00
15	20	7-8	35-40	87,5	11,66	75	10,00	12-13	60-65	100	0,96	100	1,92
20	15	3	20	70	23,33	56	18,66	12	80	100	2,50	100	3,66

la première phase en l'accéléralant. La durée de la deuxième phase devient relativement plus longue, bien que sa durée absolue reste comparable aux différentes températures (tableau 5). En passant de 10 à 20 °C, l'accéléralation est environ cinq fois plus importante dans la première phase que dans la deuxième.

d) Taux de digestion.

Le taux de digestion représente la quantité de nourriture digérée en une heure, exprimée en pourcentage du poids du corps de l'animal (Pandian, 1967). Cette donnée permet d'estimer l'efficacité de la digestion. Le poids moyen des Elédones des trois séries d'expériences (10 °C, 15 °C et 20 °C) et le poids moyen de la nourriture ingérée ont été calculés. La quantité moyenne de nourriture ingérée a été exprimée en pourcentage du poids moyen des animaux. En divisant la valeur ainsi trouvée par le temps total de digestion à la température considérée, on obtient le taux moyen aux trois températures. Les taux individuels sont indiqués sur les tableaux 1, 2 et 3.

Le tableau 6 résume la moyenne des résultats obtenus, les organes de référence pour déterminer la fin de la digestion étant le jabot, l'estomac et le caecum. Le taux de digestion est une fonction

TABLEAU 6
Eledone cirrosa
Taux de digestion.

Température (°C)	Nourriture ingérée en pourcentage poids <i>Eledone</i>	Temps total de digestion (h)	Taux de digestion
10	4,3	30	0,143
15	4,2	20	0,210
20	4,3	15	0,286

linéaire de la température (Fig. 3). Pour une augmentation de température de 1 °C, l'augmentation du taux de digestion est de 0,015 p. 100 du poids du corps par heure pour des températures comprises entre 10 et 20 °C. La digestion est donc d'autant plus efficace que la température est plus élevée.

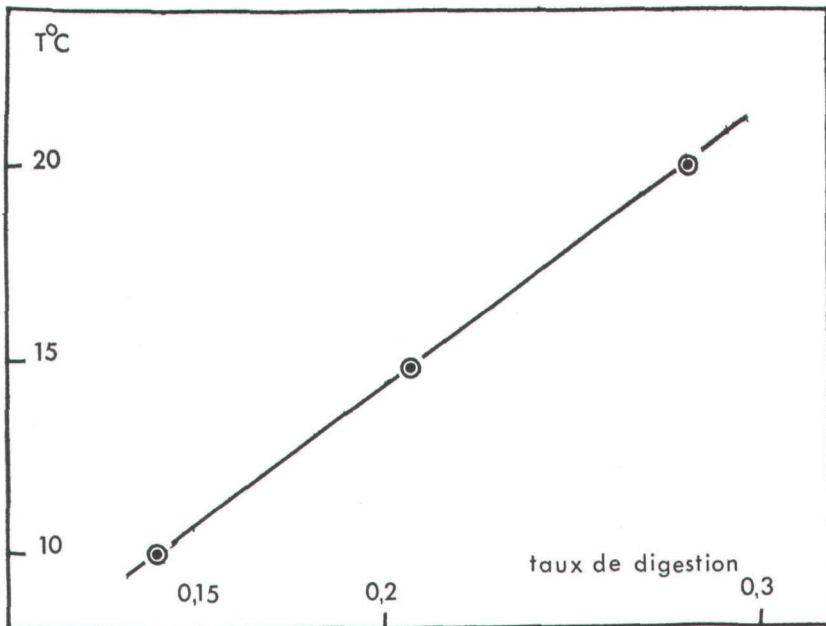


FIG. 3
Eledone cirrosa

Taux de digestion en fonction de la température.

II. ILLEX ILLECEBROSUS (1)

Chez ces animaux pélagiques, extrêmement difficiles à conserver en aquarium, je me suis limitée à l'étude de la durée totale de la digestion et des modifications pondérales intervenant dans les organes considérés à la température ambiante. Les résultats sont basés uni-

(1) Expériences réalisées au Marine Sciences Research Laboratory, Memorial University, St John's Newfoundland, Canada.

TABLEAU 7
Illex illecebrosus

Evolution pondérale et tinctorielle de la nourriture dans le tractus digestif au cours de la digestion d'un repas.
N.I. = nourriture ingérée.

Heure du sacrifice	Poids de l'Illex (g)		Nourriture Ingérée		Nourriture digérée			Couleur de l'estomac	Couleur du caecum	Température (°C)	Taux
	g	p. 100 poids Illex	g	p. 100 N.I.	g	p. 100 poids Illex					
1	230,9	5,4	12,5		3,12	25	1,26	gris	beige-jaune	11	0,45
1	163	5,35	8,7		1,91	22	1,17	gris	cognac-rose	10,5	0,45
1	223,3	6,7	15		4	27	1,79	gris	jaunâtre	13	0,55
2	276,9	7,2	20,7		3,5	17	1,44	gris	jaunâtre	8	0,6
2	249	10,4	26		9,5	36,5	3,8	gris	brunâtre	13	0,86
2	234,15	4,9	11,5		4,22	36,7	1,8	gris	cognac-beige	11	0,4
3	196,2	7,2	21,5		13,26	61,7	6,75	gris	cognac-verdâtre	11,5	0,6
3	171,4	8,3	14,2		10,4	73,2	6,1	gris	jaune-beige verdâtre	11	0,69
3	180,8	8,8	15,9		9,3	58,5	5,15	gris	cognac-beige verdâtre	11	0,73
3	170	8,35	14,2		7,74	54,5	4,55	gris	rosé	11	0,69
4	244,2	5,4	13,2		8,8	66,7	3,6	vert-jaune gris	vert-jaune	11	0,45
4	309,7	8	24,8		15,1	61	4,87	gris	rosé	11	0,66
4	218,2	5,8	12,6		10,15	80,6	4,65	rose-doré	rose-doré	11	0,48
5	220,6	7,3	16,1		10,4	64,7	4,6	gris	vert-doré	11	0,6
6	208,3	8,7	18		13,6	75,5	6,5	gris-cognac clair	cognac-pâle	11	0,72
6	211,5	4,96	10,5		8,3	79	3,92	jaune-gris	cognac-verdâtre	11	0,34
6	247,3	7,2	17,55		12,37	70,5	5	gris-cognac	cognac	11	0,6
7	238,9	10,5	25,1		18,7	74,5	8,6	gris-cognac	cognac clair	11	0,87
7	218,8	6,4	14		11,6	82,8	5,3	blanc-jaune	blanc-jaune	11	0,53

quement sur les expériences réalisées avec des animaux d'un poids compris entre 150 et 300 g et qui ont ingéré une quantité de nourriture comprise entre 5 et 10 p. 100 de leur poids (tableau 7).

Au cours du repas, l'estomac se remplit de nourriture et prend une teinte grisâtre d'origine alimentaire. Les particules de nourriture sont assez grossières au début et s'affinent tout au long de la digestion. Chez ces animaux dépourvus de jabot, l'estomac joue un rôle important de stockage (il est beaucoup plus expansible que celui d'*Eledone*) et de digestion. Le caecum ne contient jamais de particules solides. Il reçoit de l'estomac une suspension de particules qui

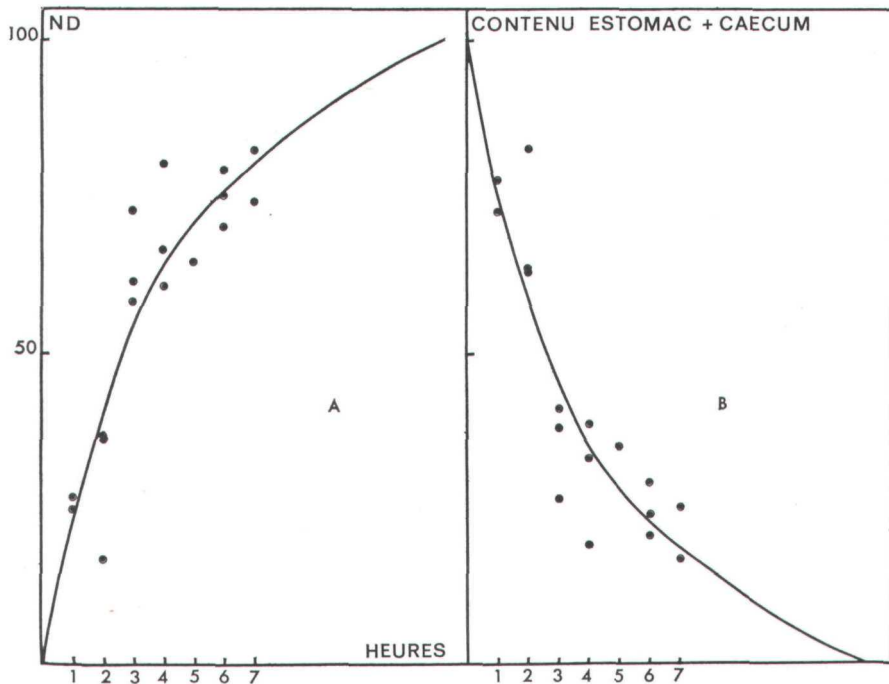


FIG. 4
Illex illecebrosus

- A : quantité de nourriture digérée (ND), exprimée en pourcentage de la nourriture ingérée, en fonction du temps.
B : diminution du contenu stomacal et caecal (en pourcentage de la nourriture ingérée), en fonction du temps.

lui confèrent des teintes variables. Blanchâtre à jeun, il prend des teintes rosées et cognac au cours des premières heures de digestion. Il se décolore ensuite progressivement pour retrouver sa teinte blanc-jaunâtre à la fin de la digestion.

Les résultats ne sont pas très homogènes. Pendant la durée des expériences, la température variait entre 8 et 13 °C mais la majorité d'entre elles ont été réalisées à des températures comprises entre 10 et 12 °C. J'ai vérifié statistiquement que, dans ces limites étroites, la température ne joue pas un rôle important. Par contre, le poids de *Illex* semble intervenir dans une certaine mesure. Pandian (1967)

signale également une influence du poids de l'animal sur la vitesse de digestion chez le Poisson *Megalops cyprinoides*. La différence de taille des animaux utilisés serait donc responsable du manque d'homogénéité des résultats.

La digestion débute extrêmement vite, puis ralentit progressivement. Il est cependant difficile de distinguer deux phases comme chez *Eledone* (Fig. 4). Après sept heures de digestion, l'estomac est généralement vide de toute particule solide. On y retrouve un contenu liquide jaune pâle, de même couleur que dans le caecum. Ce moment a donc été considéré comme la fin de la digestion. Cependant, il s'avère qu'en fait, malgré le contenu liquide et la couleur pâle de l'estomac et du caecum, la digestion n'est pas complètement terminée. En effet, la valeur maximale de nourriture digérée à sept heures n'est que de 82,8 p. 100 de la nourriture ingérée. La dernière phase est probable-

TABLEAU 8
Illex illecebrosus

Vitesse de digestion, c'est-à-dire quantité de nourriture digérée à l'heure. Les quantités de nourriture digérée et la vitesse de digestion sont exprimées en pourcentage de la nourriture ingérée.

Heure du sacrifice	Nourriture digérée		Vitesse de digestion		Vitesse moyenne	
	Valeurs théoriques	Valeurs réelles	Valeurs théoriques	Valeurs réelles	Valeurs théoriques	Valeurs réelles
0	0	0				
1	23	24,7	23	24,7	} 16	18,6
2	40	30,1	17	5,4		
3	55	62	15	31,9		
4	63	69,4	8	7,4	} 6,25	5,3
5	70	64,7	7	—		
6	76	75	6	10,3		
7	80	78,6	4	3,6	} 4	(4,3)
(12)	100	(100)	4	(4,3)		

ment vouée à l'absorption. En extrapolant la courbe obtenue avec des valeurs concernant les sept premières heures, on peut fixer la durée théorique de la digestion, en tenant compte de cette dernière phase, à 12 ou 13 heures.

Pendant la première heure de digestion, 23 p. 100 de la nourriture prise environ est digéré. Puis la vitesse de digestion décroît progressivement, elle est en moyenne de 16 p. 100 entre la 1^{re} et la 3^e heure et de 6,3 p. 100 entre la 3^e et la 7^e heure. De la 7^e heure à la fin de la digestion, elle est estimée à 4 p. 100 (tableau 8).

Taux de digestion

Le taux de digestion a été calculé de la même façon que chez *Eledone*. Pour une durée théorique de 12 à 13 heures et une quantité moyenne de nourriture ingérée correspondant à 7,47 p. 100 du poids du corps, le taux est de 0,57 à 0,62 p. 100/h, soit d'environ 0,6 p. 100/h.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les deux espèces étudiées présentent certaines particularités anatomiques, physiologiques et écologiques. Il était donc à prévoir que leur digestion se déroule de façon quelque peu différente.

Il s'est avéré indispensable d'étudier la vitesse de digestion d'une façon quantitative. Les estimations qui ne tiennent pas compte des données pondérales sont imprécises, surtout en ce qui concerne *Illex illecebrosus*. Chez cette espèce, la digestion est en fait encore inachevée quantitativement au moment où il n'y a plus de nourriture solide visible dans l'estomac.

En ce qui concerne la digestion d'un repas, Bidder (1950, 1957, 1966) indique une durée de 15 à 20 heures suivant la température chez *Octopus* et *Sepia*, et de 4 à 6 heures chez *Loligo*. *Octopus cyanea*, vivant à une température d'environ 30 °C, digère un repas en 12 heures (Boucher-Rodoni, 1973 a). La durée de la digestion chez *Eledone cirrosa* est de 30 heures à 10 °C, de 20 heures à 15 °C et de 15 heures à 20 °C. Ces valeurs sont assez proches de celles trouvées par Bidder chez *Octopus* et *Sepia*. Par contre, *Illex illecebrosus* digère en 12 à 13 heures, à une température de 10 à 12 °C. La digestion paraît donc plus longue chez *Illex* que chez *Loligo*. Cela peut s'expliquer par le fait que Bidder a effectué ses expériences en Méditerranée (Naples), donc à des températures assez élevées. De plus, cet auteur n'a pas pris en considération les données pondérales.

Chez les deux espèces étudiées ici, la digestion débute rapidement, puis subit un ralentissement. Cela est conforme aux résultats obtenus chez *Octopus cyanea*. Chez certains Poissons, par contre, le début de digestion est lent, pour s'accélérer ensuite (Piece, 1936 ; Pandian, 1967). Karpevitch et Bokoff (1937) notent, chez *Cottus scorpius*, *Gadus virens* et *Gadus callarias*, l'existence de deux phases dans la digestion d'un repas. L'étude pondérale de la vitesse de digestion chez *Eledone cirrosa* a permis de mettre en évidence également l'existence de deux phases : une première, rapide, et une deuxième, lente ; chacune dure 50 p. 100 du temps total de digestion. La phase rapide correspond à la digestion de 85 à 90 p. 100 de la nourriture ingérée, la phase lente, à la digestion des 10 à 15 p. 100 restants. La fin de la phase rapide coïncide toujours avec le moment où le jabot est vide. C'est sans doute dès la fin de la phase rapide que l'*Eledone* peut se nourrir à nouveau. En effet, selon Bidder (1966), les digestions gastrique et caecale peuvent se dérouler indépendamment, de telle sorte que la nourriture fraîchement capturée ne sera pas mélangée avec de la nourriture se trouvant déjà à un stade de digestion avancé et en phase d'absorption. J'avais constaté, chez *Octopus cyanea*, ce phénomène de reprise avant la fin de la digestion en cours.

Le caecum d'*Eledone* semble également avoir une activité en deux phases, décelables par des variations tinctorielles. A 10 °C, il y a concordance entre les deux phases de la digestion et celles du caecum. La période au cours de laquelle le caecum se colore est celle

où la plus grande partie de la nourriture est digérée. Pendant la décoloration, la vitesse de digestion est assez faible, surtout à la fin. La coloration correspond donc probablement à la digestion et la décoloration, à l'absorption.

Chez *Octopus*, le foie joue un rôle important dans la sécrétion des enzymes digestives et dans l'absorption (Bidder, 1957). On peut admettre que le foie d'*Eledone* a les mêmes fonctions que celui d'*Octopus*, étant donné la parenté de ces deux espèces benthiques. L'activité digestive du caecum et de l'estomac est donc étroitement liée à celle du foie. Une activité hépatique en deux phases chez *Eledone* et en une seule chez *Illex* a par ailleurs été mise en évidence par une étude histologique (Boucher-Bodoni, 1973 b).

Les expériences de vitesse de digestion ont été réalisées l'hiver lorsque *Eledone* vit à 10-12 °C, c'est-à-dire à la température à laquelle vit *Illex* à la fin de l'été, période où j'ai étudié cette espèce. En moyenne, pour la durée totale de la digestion, la vitesse chez *Eledone* à 10 °C est de 3,3 p. 100/h et de 8 p. 100/h chez *Illex*. Ce dernier digère donc 2,4 fois plus vite qu'*Eledone* et à peu près aussi vite qu'*Octopus cyanea* (8,3 p. 100/h à 30 °C). Bidder (1966) indique : «In *Octopus* and in *Sepia*, while the liver cells are passing through absorptive and excretory phases, no hepatic enzymes will be available, and since in *Sepia* and probably in *Octopus*, these enzymes are responsible for the initial gastric digestion, once the first outburst of hepatic enzymes is exhausted, food must remain undigested in crop or stomach until the liver passes once more into the secretory phase. In *Loligo*, the liver is free from the function of absorption and the subsequent excretory phase. Thus uninterrupted secretion, either rhythmic or continuous, becomes possible, and digestion and absorption can go on simultaneously. This difference is not due to differences in enzyme activity; for autodigestion is as rapid in the liver of *Sepia* as in *Loligo* and *Ommatostrephes (Todarodes)*, in which Takahashi (1963) found three hours for total autodigestion. »

Chez *Eledone*, l'alternance des phénomènes hépatiques aboutit à un temps total de digestion assez long alors que, chez *Illex*, la digestion proprement dite est rapide (on ne trouve plus de nourriture solide dans l'estomac après 7 heures) et la dernière phase est consacrée à l'absorption.

La digestion est plus efficace chez l'espèce pélagique que chez l'espèce benthique, ce qui met l'accent sur l'importance du mode de vie (Boucher-Rodoni, 1973 a). Chez *Eledone*, l'efficacité de la digestion augmente linéairement avec la température. Quatre fois supérieur à celui d'*Eledone* à 10 °C, le taux d'*Illex* (à 10-12 °C) est encore deux fois supérieur à celui d'*Eledone* à 20 °C. *Octopus cyanea*, malgré une température trois fois supérieure (30 °C), présente un taux inférieur à celui d'*Illex* (Boucher-Rodoni, 1973 a).

Chez *Eledone cirrosa*, l'élévation de la température diminue la durée totale de la digestion mais chaque phase, la rapide ou la lente, dure toujours la moitié du temps total. Entre 10 et 20 °C, la vitesse de digestion est doublée, ou, autrement dit, le jabot et l'estomac se vident deux fois plus vite à 20 °C qu'à 10 °C. Il est probable que c'est l'accélération de la digestion gastrique et caecale, en fait l'accélération

des processus enzymatiques, qui augmente la vitesse de l'écoulement de la nourriture du jabot. Chez certains Poissons, en effet, la digestion plus rapide à des températures plus élevées est due, entre autre, à une augmentation de la production et de l'activité d'enzymes, ainsi que le signale Kinne (1960). Nicholls (1933) a montré que, chez les Elasmobranches, l'activité des muscles intestinaux augmente avec la température.

En ce qui concerne l'activité caecale, à des températures supérieures à 10 °C, la première phase du caecum est accélérée et se termine avant la fin de la phase rapide de digestion. La deuxième phase du caecum est de durée assez comparable aux différentes températures. Cela s'explique probablement par le fait que la quantité de nourriture qui reste à digérer en deuxième phase augmente avec la température. Si l'on considère l'activité caecale comme témoin, même indirect, de l'activité hépatique, il semble que la deuxième période d'activité du foie commence nettement plus tôt lorsque la température est augmentée, ce qui laisse supposer une accélération importante de son activité sécrétrice (et synthétique). Cependant, il faut noter que les enzymes libérées digèrent moins de 85 à 90 p. 100 de la nourriture présente pendant la première phase du caecum, à des températures supérieures à 10 °C. Il est possible que, les phases hépatiques se succédant rapidement et l'absorption débutant donc plus tôt (décoloration du caecum), le temps d'activité de ces enzymes soit trop bref pour que la totalité de la nourriture présente dans le jabot soit digérée (comme c'est le cas à 10 °C) pendant la première phase d'activité du caecum. Rappelons qu'à 20 °C la phase rapide de digestion dure 7 à 8 heures et la première phase d'activité du caecum, 3 heures. Les observations préliminaires effectuées l'été, à 18 °C environ, n'avaient pas laissé soupçonner l'existence d'un décalage notable entre les deux phases de digestion et les deux phases de coloration du caecum. Le décalage observé ici est probablement provoqué par un choc thermique trop brutal, même si on laisse les animaux s'acclimater à la température expérimentale pendant 10 à 15 jours. *In situ*, l'animal s'adapte donc très progressivement aux changements de température, tout en pouvant faire face à d'éventuels écarts thermiques, puisque, malgré l'asynchronisme, la digestion peut se dérouler normalement.

Summary

Rate of digestion in the Cephalopods *Eledone cirrosa* (Lamarck) and *Illex illecebrosus* (Lesueur)

In the **two** species considered here, food digestion starts rapidly, then slows down. The study of the weight changes of food content in the crop and stomach, and of the colour variations of the caecum content has pointed out the existence of two phases in the digestion of a meal in *Eledone cirrosa*, the first phase being rapid (digestion of 85 to 90 p. 100 of the total food intake, first coloring of the caecum), the second phase being slow (digestion of the remaining food, second coloring of the caecum). Each phase lasts 50 p. 100 of the total duration of digestion. The end of the first phase corresponds to the moment when the crop is empty and the caecum returns to a lighter colour. The digestion depends on the temperature, which governs its total duration (30 hours at 10 °C; 20 hours at 15 °C; 15 hours at 20 °C) and, under experimental conditions, alters the synchronization between the phases of digestion and the phases of coloring of the caecum. Digestion efficiency is increased by raising the temperature (**0,143 p. 100** of body weight digested per hour at 10 °C, **0,21 p. 100** at 15 °C, **0,286 p. 100** at 20 °C).

In *Illex illecebrosus*, the digestion of a meal is very fast at the beginning then

slows down progressively, but no digestive phases could be precisely defined. This pelagic species, though living in relatively cold waters (8 to 13 °C), digests a meal rapidly and more efficiently (0,6 p. 100 of body weight digested per hour) than the benthic species.

Riassunto

Le due speci studiate in questo articolo presentano una digestione rapida all'inizio, che va poi rallentandosi. Lo studio dell'evoluzione ponderale degli alimenti nell'ingluvie e nello stomaco, e delle variazioni di tinta nel cieco, ha permesso di mettere in evidenza l'esistenza di due fasi nella digestione di un pasto in *Eledone cirrosa*: una prima fase rapida (digestione di 85 a 90 p. 100 degli alimenti ingeriti, prima colorazione del cieco), e una seconda fase lenta (digestione degli alimenti restanti, seconda fase di colorazione del cieco). Ogni fase dura 50 p. 100 del tempo totale di digestione. La fine della prima fase coincide con il momento in cui l'ingluvie è vuota, e con la prima scolorazione del cieco. La temperatura agisce sulla digestione, determinandone la durata totale (30 ore a 10 °C; 20 ore a 15 °C; 15 ore a 20 °C) e, in condizioni sperimentali, disturbando il sincronismo tra le fasi digestive e le fasi di colorazione del cieco. Più la temperatura è alta, più la digestione è efficace (0,143 p. 100 del peso dell'animale digeriti all'ora a 10 °C, 0,21 p. 100 a 15 °C, 0,286 p. 100 a 20 °C).

In *Illex illecebrosus*, la digestione rapida all'inizio, rallenta progressivamente, ma non si sono potute mettere in evidenza fasi digestive distinte. Questa specie pelagica, benchè viva in acqua relativamente fredda (8-13 °C), presenta una digestione rapida e più efficace (0,6 p. 100 del peso dell'animale digeriti all'ora) che quella della specie benthica.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BIDDER, A.M., 1950. — The digestive mechanism of the European squids, *Loligo vulgaris*, *Loligo forbesi*, *Alloteuthis media* and *Alloteuthis subulata*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 91, pp. 1-43.
- BIDDER, A.M., 1957. — Evidence for an absorptive function in the "liver" of *Octopus vulgaris* Lam. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 29, pp. 139-150.
- BIDDER, A.M., 1966. — Feeding and digestion in Cephalopods. In: Physiology of Mollusca, Vol. 2, pp. 97-124. Ed. K.M. Wilbur and C. Vonge. New York: Acad. Press.
- BOUCHER-RODONI, R., 1973 a. — Vitesse de digestion d'*Octopus cyanea* (Cephalopoda: Octopoda). *Mar. Biol.*, 18, pp. 237-242.
- BOUCHER-RODONI, R., 1973 b. — Nutrition, digestion et transfert énergétique chez les Céphalopodes *Eledone cirrosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Lesueur). Thèse Doct. Biol., Univ. Genève, 96 pp.
- KARPEVITCH, A. and BOKOFF, E., 1937. — The rate of digestion in marine fish. *Zool. Zh.*, 16, pp. 28-44.
- KINNE, o., 1960. — Growth, food intake, and food conversion in a europlastic fish exposed to different temperatures and salinities. *Physiol. Zool.*, 33, pp. 288-317.
- NICHOLLS, J.V.V., 1933. — The effect of temperature variations and of certain drugs upon the gastric motility of elasmobranch fishes. *Contr. Can. Biol. Fish.*, 7, pp. 447-463.
- PANDIAN, T.J., 1967. — Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes *Megalops cuprinoides* and *Ophiocephalus striatus*. *Mar. Biol.*, 1, pp. 16-32.
- PIECE, E.L., 1936. — Rate of digestion in the yellowtail (*Ocyurus chrysurus*) and the white grunt (*Haemulon plumari*). *Copeia*, 1936, pp. 123-124.
- TRITAR, B., BUCLON, M. et PERES, G., 1967. — Recherches préliminaires sur l'absorption intestinale chez la seiche (*Sepia officinalis*). Etude sur la cinétique d'absorption du glyocolle. *J. Physiol. Paris*, 59, pp. 514.
- TRITAR, B., BUCLON, M. et PERES, G., 1969. — Etude de quelques modalités de l'absorption du glyocolle par l'intestin de l'Elédone (*Eledone moschata* Lamarck). *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, 163 (2), pp. 437-441.
- TRITAR, B., 1970. — L'absorption du glyocolle par l'intestin de l'Elédone (*Eledone moschata* Lamarck). Effets de la durée et de la concentration. *J. Physiol. Paris*, 62 (suppl. 1), p. 223.