

QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LA PLACE  
DES POISSONS DANS LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES,  
A LA LUMIÈRE DE LA CONNAISSANCE  
DE LEUR ARSENAL ENZYMATIQUE DIGESTIF

par

CH. JEUNIAUX

Laboratoire de Morphologie, Systématique et Écologie animales,  
Institut Ed. Van Beneden, Quai Van Beneden,  
22, B - 4020 Liège (Belgique)

RÉSUMÉ

D'après la composition de leur arsenal enzymatique digestif et la présence quasi générale de chitinases dans les sécrétions digestives, les Poissons doivent jouer un rôle important dans le recyclage de l'azote et du carbone de la chitine. Certaines espèces sont équipées de  $\beta$ -1,3 glucanases (ou laminarinases) et interviennent donc dans la biodégradation des  $\beta$ -1,3 glucanes de leurs aliments. Au contraire, les Poissons semblent totalement incapables de dégrader la cellulose et de jouer un rôle quelconque dans le cycle biogéochimique de cet important polymère organique.

Some considerations on fishes in biochemical cycles,  
from the point of view of their digestive abilities

SUMMARY

The secretion of chitinases in the digestive tract of most fish species indicate that fishes must play an important role in the recycling of chitin carbon and nitrogen.

Some fish species are equipped with  $\beta$ -1,3 glucanases (or laminarinases) generally secreted by their own intestinal mucosa, and are thus able to take part in the biodegradation of  $\beta$ -1,3 glucans such as laminarin, leucosin, paramylon, etc.

On the contrary, fishes seem to be entirely unable to digest cellulose and thus can hardly play any role in the biogeochemical cycling of this important organic compound.

*En hommage au professeur H. KOCH*

INTRODUCTION

Quand, en écologie, on cherche à caractériser la place des poissons dans les grands cycles biogéochimiques, on pense de prime abord à leur rôle prédominant dans le cycle du phosphore. C'est en effet à cause de l'importance quantitative des poissons dans les chaînes trophiques océaniques que le cycle du phosphore présente le caractère de cycle typiquement ouvert, dans lequel la phase sédimentaire est

particulièrement importante. La figure 1 illustre ce phénomène bien connu : le phosphore s'accumule dans les squelettes des Vertébrés marins situés au sommet des chaînes trophiques océaniques, parmi lesquels les poissons dominent nettement, tant en densité numérique qu'en biomasse. Les squelettes de ces animaux sont suffisamment lourds et compacts pour échapper à la biodégradation en milieu pélagique, et pour atteindre les fonds marins où ils s'accumulent dans les sédiments. S'il s'agit de sédiments situés à faible profondeur, la minéralisation est suivie d'une remise en circulation des ions inorganiques (et notamment des phosphates), ce qui explique d'ailleurs la haute productivité des mers du plateau continental. Mais si la sédimentation se produit à grande profondeur, les phosphates des squelettes s'accumulent et sont ainsi soustraits à la circulation dans les chaînes trophiques. Ce phénomène, qui explique le caractère fragile du cycle du phosphore (le maillon le plus faible des cycles biogéochimiques), est heureusement contrebalancé par l'activité des pêcheurs, oiseaux marins ou chalutiers par exemple, qui restituent aux milieux terrestres une partie du phosphore accumulé par les poissons marins.

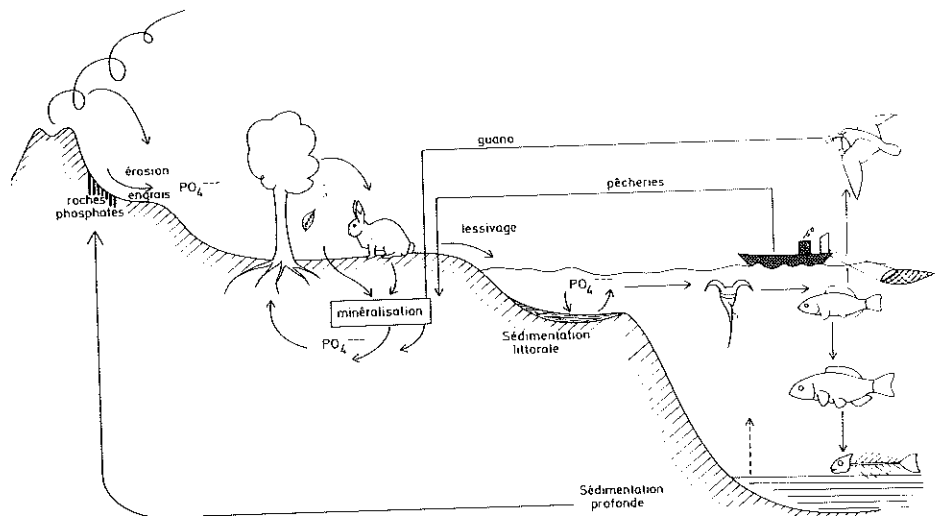


Fig. 1. — Cycle biogéochimique du Phosphore (d'après JEUNIAUX, 1981).

Il est un autre aspect de la place des poissons dans les cycles écologiques qui mérite d'être souligné. Les poissons participent largement à la remise en circulation de certains éléments biogènes, notamment le carbone et l'azote, en assurant la biodégradation enzymatique de certains hauts polymères organiques qui constituent une part importante de la substance de leurs proies. Sans l'intervention d'organismes capables de les digérer, ces substances pourraient s'accumuler dans les sédiments profonds et constituer ainsi une « fuite » de carbone et d'azote organique (Fig. 2). Pour les poissons à régime herbivore, ces hauts polymères organiques sont principalement des glycanes, polysaccharides de structure ou de réserve, tels la cellulose, la laminarine, l'acide alginique. Pour les espèces à régime carnivore, outre les protéines de structure, il s'agit surtout de la chitine, haut polymère de la N-acétyl-D-glucosamine. C'est à une revue de nos connaissances sur l'aptitude des poissons à digérer ces substances et à remettre ainsi en circulation leurs éléments constitutifs que cet exposé est consacré.

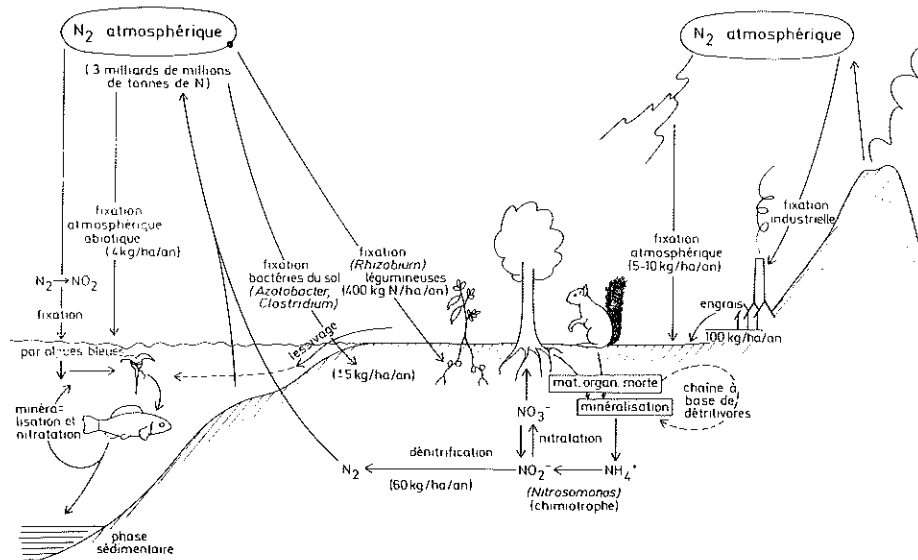


Fig. 2. — Cycle biogéochimique de l'Azote (d'après JÉUNIAUX, 1981).

#### ANALYSE

#### Digestion des protéines

Dans ses grandes lignes, le système digestif des poissons est équipé des mêmes enzymes protéolytiques que celui des Vertébrés supérieurs, ou du moins d'enzymes protéolytiques possédant des propriétés (notamment un pH optimum) voisines de celles des principaux types d'enzymes protéolytiques décrits chez les Mammifères.

Des enzymes protéolytiques du type trypsine et du type chymotrypsine, avec un pH optimum situé entre 8 et 9, sont sécrétés par le pancréas et par la muqueuse intestinale, chez la Carpe ou chez *Tilapia nilotica*, par exemple (KEDDIS MONIE, 1956; MORIARTY, 1973). Chez le Thon, le Cabillaud, et les Saumons, c'est au niveau des caeca pyloriques que l'on constate la sécrétion d'enzymes protéolytiques du type trypsine ou chymotrypsine, ainsi que de carboxy- et aminopeptidases (CROSTON, 1960, OVERNELL, 1973).

La sécrétion d'enzymes de type pepsine, à pH optimum voisin de 2, a été observée chez la plupart des espèces possédant un estomac différencié, mais semble manquer chez les espèces sans estomac.

A ma connaissance, la littérature scientifique ne fait pas mention de la sécrétion d'enzymes protéolytiques spécifiques de protéines de structure telles que collagènes ou kératines.

#### Digestion des oligosaccharides et des polysaccharides

On sait que la digestion enzymatique complète des polysaccharides nécessite presque toujours l'intervention de deux hydrolases à action complémentaire : (1) une polysaccharidase, qui hydrolyse les liaisons d'un type donné au sein de la macromolécule, mais qui est inactive sur les petits oligomères, et (2) une oligo-

saccharidase, qui hydrolyse le même type de liaison, mais uniquement au niveau de petites molécules, dimères, trimères ou tétramères en général.

Les oligosaccharidases sont abondamment distribuées dans le système digestif des poissons :  $\alpha$ -glucosidases (maltase, tréhalase) et  $\beta$ -glucosidases (cellobiase),  $\beta$ -N-acétylglucosaminidase (ou chitobiase),  $\alpha$ -fructosidase (invertase),  $\beta$ -galactosidase (lactase). La possibilité, pour un poisson, de tirer un profit alimentaire des polysaccharides de sa nourriture dépendra donc essentiellement de la sécrétion des polysaccharidases spécifiques.

Comme les autres vertébrés, tous les poissons sont capables de digérer l'amidon, grâce à la sécrétion d'amylase, soit par la muqueuse intestinale, soit aussi par le pancréas, les caeca pyloriques et même le foie comme chez *Chanos chanos* (CHIU et BENITEZ, 1981). Il semble que, comme chez le Chien et le Porc, la quantité d'amylase sécrétée varie avec le régime alimentaire : très élevée et sécrétée tout le long du tube digestif chez les *Tilapia* herbivores, l'amylase n'est sécrétée que par le pancréas et en faible quantité chez la Perche carnivore (FISH, 1960).

Soulignons, avant d'examiner le cas des autres polysaccharides, que la présence de lactase chez les poissons peut être considérée comme un bel exemple de « préadaptation enzymatique ». La présence de cet enzyme, déjà connue chez la Truite, a été confirmée récemment chez d'autres espèces (*Cyprinus carpio* : KAWAI et IKEDA, 1971; *Oxygaster bacaila* : QURESHI, 1978; *Chanos chanos* : CHIU et BENITEZ, 1981). Il s'agit, contrairement à l'amylase, d'un enzyme constitutif, en ce sens que la sécrétion ne varie pas avec la composition de l'alimentation (PHILLIPS *et al.*, 1948).

### Digestion de la cellulose

Haut polymère linéaire d'unités de glucose unies par des liaisons  $\beta$ -1,4, la cellulose représente une biomasse organique considérable. Sa dégradation nécessite l'intervention hautement spécifique de 1,4 (1,3 : 1,4)- $\beta$ -D-Glucan 4-glucanohydrolases (E.N. n° 3.2.1.4), c'est-à-dire de cellulases, dont l'activité est complétée par celle des  $\beta$ -glucosidases, ou cellobiases, moins spécifiques.

Contrairement à une opinion qui a prévalu pendant longtemps, les cellulases sont abondamment répandues chez les Invertébrés, et sont généralement élaborées par les tissus glandulaires (YOKOIE et YASUMASU, 1964); l'intervention prépondérante de bactéries ou de protozoaires symbiotiques dans la digestion de la cellulose est l'exception bien connue chez la plupart des Termites.

Par contre, les Vertébrés semblent avoir définitivement perdu la faculté de synthétiser et de sécréter des cellulases (phénomène d'enzymaphérèse : JEUNIAUX, 1971). Les Poissons n'échappent pas à cette règle, quelque soit leur régime alimentaire. A ma connaissance, les poissons herbivores ne semblent pas non plus s'être adaptés à un régime riche en cellulose grâce à une symbiose avec une faune de protozoaires ou une flore microbienne intestinale produisant les cellulases qui manquent à leur hôte, comme c'est le cas de beaucoup de Mammifères herbivores.

Il semble donc, du moins d'après les données actuellement disponibles, que les Poissons ne jouent aucun rôle dans la biodégradation de la cellulose.

### Digestion de la laminarine et autres $\beta$ -1,3-glucanes

Les  $\beta$ -1,3-glucanes sont très répandus dans la nature, soit sous la forme de leucosine et de paramylon chez un grand nombre de protistes flagellés et chez les Diatomées, soit sous la forme de lichenine ou d'autres complexes chez les champig-

nons, les lichens et les levures, soit surtout sous la forme de laminarine dans les frondes des algues brunes Phéophycées. Enfin, le callose des Angiospermes est constitué en partie par des sucres de ce type. Il s'agit donc d'un polysaccharide de réserve abondant dans l'alimentation des animaux phytophages, détritivores, microphages, ou planctonophages.

Depuis surtout les travaux de SOVA *et al.* (1970) et PIAVAUX (1972, 1973, 1977), on sait que les endo-1,3- $\beta$ -D-glucanases (E.N. n° 3.2.1.6), encore appelées laminarinas, sont très répandues dans le système digestif des Invertébrés. La distribution zoologique de ces enzymes est en relation évidente avec le régime alimentaire : c'est ainsi que les mollusques bivalves, microphages, et les oursins brouteurs d'algues brunes possèdent des sucs digestifs particulièrement riches en laminarinas.

Par contre, la sécrétion de  $\beta$ -1,3-glucanases est inconnue chez les Vertébrés supérieurs, même chez ceux qui, comme l'Iguane marin des Galapagos *Amblyrhynchus cristatus*, se sont adaptés à un régime alimentaire exclusivement constitué d'algues marines (PIAUAUX, 1977).

Les poissons, qui ont fait l'objet d'une enquête approfondie par PIAVAUX (1977), sont souvent dépourvus de  $\beta$ -1,3 glucanases dans leurs sécrétions digestives, à l'exception d'un certain nombre d'espèces dont le régime alimentaire est souvent, mais pas toujours, microphage ou phytophage. On trouve en effet une importante sécrétion de laminarinas au niveau de la muqueuse intestinale de trois espèces de *Tilapia* (*T. mossambica* et *T. macrochir*, microphages; *T. guineensis*, phytophage), de *Chondrostoma nasus* (phytophage) ainsi que chez le Gardon et la Vandoise (*Leuciscus rutilus* et *L. leuciscus*, omnivores plus ou moins largement détritivores ou phytophages). Mais certaines espèces typiquement carnivores peuvent également présenter une importante sécrétion de laminarinas : c'est le cas des *Gobius niger* et *paganellus*, des *Crenilabrus ocellatus* et *cinereus*, ainsi que de la Sardine (où la sécrétion des laminarinas est assurée par les caeca pyloriques).

Sur la base d'expériences de stérilisation du tube digestif de *Tilapia macrochir* (PIAUAUX, 1973), on doit conclure que, chez les Poissons, les laminarinas sont bien élaborées et sécrétées par l'animal lui-même, la flore bactérienne intestinale ne jouant, tout au plus, qu'un rôle tout à fait mineur dans la production de ces enzymes au niveau du tube digestif.

### Digestion de la chitine

La chitine est un polysaccharide aminé tellement répandu dans la nature (JEUNIAUX, 1963, 1982) que l'on peut prédire que tous les animaux sont susceptibles de trouver de la chitine dans leur nourriture, à l'exception de ceux dont le régime alimentaire est rigoureusement spécialisé, c'est-à-dire les sténophages phytophages stricts, les xylophages, les herbivores proprement dits, les granivores, les prédateurs exclusifs de Vertébrés, les ecto-et les endoparasites.

Parmi les poissons, peu d'espèces ont un régime alimentaire aussi hautement spécialisé. Mais il est évident que c'est dans le cas des poissons insectivores, ou dans celui des poissons marins prédateurs de crustacés que la quantité de chitine de la nourriture est réellement importante, au point de représenter parfois près de la moitié du poids sec de la matière organique ingérée.

La digestion de la chitine nécessite l'intervention d'une chitinase (poly 1,4- $\beta$ -2-acetamido-2-deoxy-D-glucoside glucanohydrolase, E.N. : 3.2.1.14), dont l'activité hydrolytique est complétée par les  $\beta$ -N-acétylglucosaminidases, ou chitobiases. Notons que certains lysozymes (mucopolysaccharide N-acetylmuramoyl hydrolase, E.N. :

3.2.1.17) sont susceptibles de manifester une activité chitinolytique, beaucoup plus évidente sur certains dérivés de la chitine comme la glycol-chitine que sur la chitine elle-même.

C'est en 1961 (JEUNIAUX, 1961) qu'une authentique chitinase a été découverte pour la première fois dans le système digestif des vertébrés, en particulier chez le Poisson rouge *Carassius auratus*. Depuis lors, les nombreux travaux réalisés sur ce sujet permettent d'affirmer que la chitinase fait partie de l'arsenal enzymatique digestif de la grande majorité des poissons (JEUNIAUX, 1963; OKUTANI et KIMATA, 1964 a, b; OKUTANI, 1966; OKUTANI *et al.*, 1967; MICHA *et al.*, 1973a; GOODRICH et MORITA, 1977b; FÄNGE *et al.*, 1979). Bien que, pour certains auteurs, la flore bactérienne intestinale soit considérée comme la source de ces chitinases (GOODRICH et MORITA, 1977a, b), l'origine glandulaire de ces hydrolases peut être considérée comme démontrée pour la plupart des Vertébrés, sur la base d'expériences réalisées sur tissu isolé et perfusé (DANDRIFOSSE *et al.*, 1965; DANDRIFOSSE et SCHOFFENIELS, 1967).

L'activité en fonction du pH permet de distinguer deux types de chitinases (MICHA *et al.*, 1973 a, b; JEUNIAUX *et al.*, 1982). Les chitinases du type I présentent un pH optimum relativement élevé, voisin de 4 ou 5, et leur activité est fortement inhibée en dessous de pH 2 (1). Elles sont sécrétées soit par toute la muqueuse intestinale, chez les Poissons sans estomac, soit par le pancréas, les caeca pyloriques et/ou la muqueuse intestinale, chez les autres espèces. Elles peuvent aussi faire complètement défaut (Fig. 3).

Les chitinases du type II présentent un pH optimum voisin de 2-3 (pH 1,25 chez *Coryphaenoides rupestris* : FÄNGE *et al.*, 1979), et leur activité reste relativement élevée à pH 2, c'est-à-dire dans les conditions qui prévalent dans le chyme gastrique (2). Ces chitinases de type II sont précisément sécrétées par la muqueuse gastrique, chez beaucoup d'espèces. Elles peuvent cependant faire défaut : on connaît bon nombre d'espèces qui ne peuvent compter que sur le pancréas ou la muqueuse intestinale comme source de chitinases digestives.

On voit donc que la localisation du site de sécrétion varie considérablement. La figure 3, d'après MICHA (1966) est un essai de représentation des diverses tendances évolutives, dans lequel on considère que la situation primitive correspond à celle observée aujourd'hui chez les poissons sans estomac comme *Carassius auratus*.

L'examen de la figure 3 montre également que la présence de chitinase dans le tube digestif des poissons est un cas très général, et que les espèces dépourvues de cet enzyme constituent l'exception. L'absence de chitinase chez la Lotte *Blennius pholis* peut être interprétée comme une perte consécutive à l'adaptation à un régime carnivore dépourvu de chitine. Il est plus difficile d'expliquer le manque de chitinase chez la Blennie et chez *Tilapia macrochir*.

#### CONCLUSION

Sur le plan de l'arsenal enzymatique digestif, les poissons apparaissent comme remarquablement équipés pour la digestion de chitine. Ils jouent certainement un

(1) Chez *Chimaera monstrosa*, FÄNGE *et al.* (1979) observent une chitinase d'origine pancréatique dont le pH optimum se situe entre 8 et 10 avec un deuxième pic à pH 3, mais ils utilisent la glycol-chitine comme substrat. Les extraits pancréatiques sont extraordinairement actifs.

(2) FÄNGE *et al.* (1979) observent chez *Squalus acanthias* une chitinase gastrique à 2 pH optima : l'un à 1,6 et l'autre à 3,6, en utilisant la glycol-chitine comme substrat.

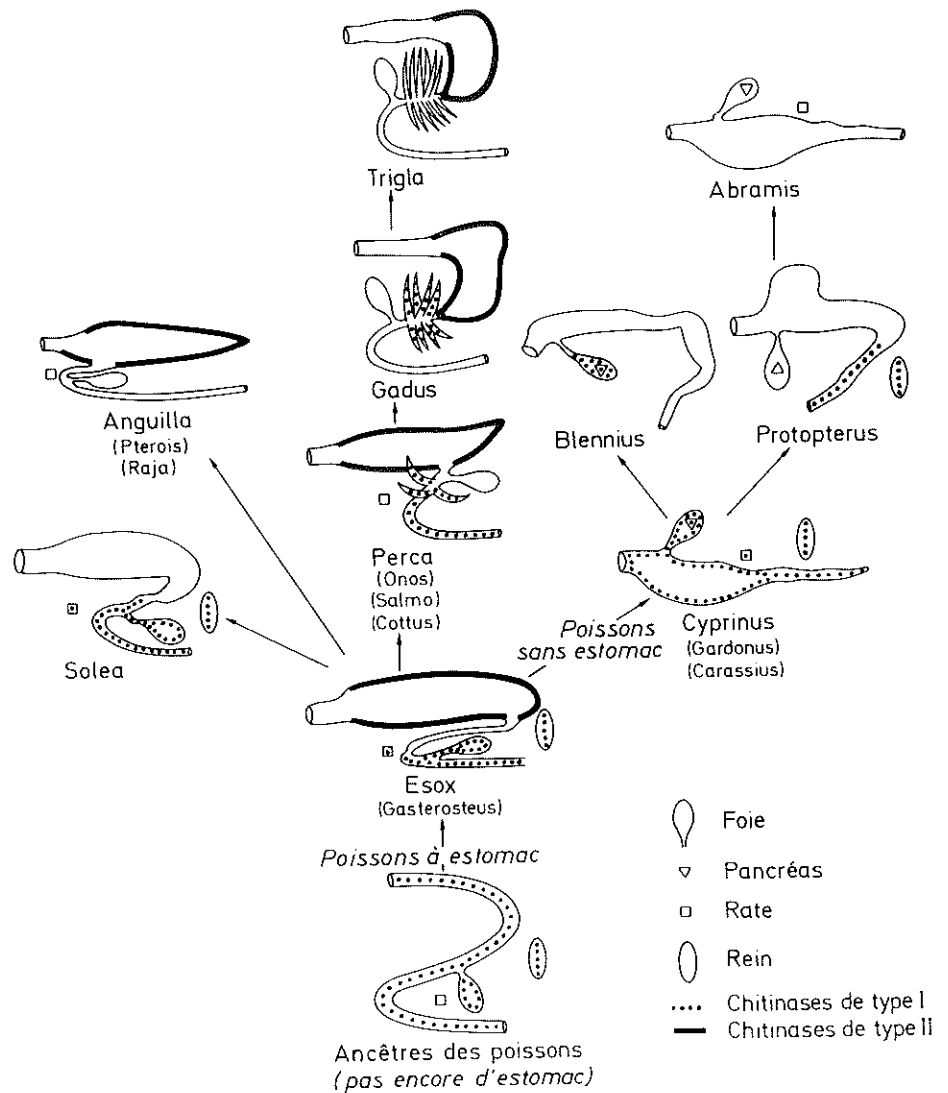


Fig. 3. — Schéma hypothétique montrant les diverses tendances évolutives de la localisation de la sécrétion de chitinases de type I ou de type II chez les Poissons, d'après MICHA (1966).

rôle important, sinon prédominant, dans le recyclage du carbone et de l'azote « piégés » dans la biomasse de chitine, notablement élevée en milieu marin. D'après une estimation de GOODRICH et MORITA (1977a), une population du poisson carnivore *Enophrys bison* de  $1 \times 10^5$  individus, dans la baie de Yaquina (Oregon), qui disposerait d'une quantité de nourriture (invertébrés) suffisante pour que l'estomac contienne en permanence 50 g de matériel sec, assurerait la dégradation de 16 tonnes de chitine par an!

Un certain nombre d'espèces, surtout à régime microphage ou phytophage, sont

capables de digérer les  $\beta$ -1,3 glucanes qui constituent les polysaccharides de réserve d'un grand nombre d'espèces de protistes et d'algues. Par contre, les Poissons semblent incapables de digérer la cellulose, et ne participent donc aucunement au recyclage du carbone de cet abondant polysaccharide.

Sachant que les chitinases, les laminarinases et les cellulases sont abondamment répandues chez les Invertébrés, on ne peut expliquer les particularités de leur distribution chez les Poissons qu'en invoquant la possibilité d'une perte définitive du gène commandant la biosynthèse de la cellulase chez les ancêtres des Poissons, peut être consécutivement à l'adoption d'un régime alimentaire carnivore ou insectivore (JEUNIAUX, 1971).

#### RÉFÉRENCES

- CHIU, Y. N. et L. V. BENITEZ (1981) — Studies on the carbohydrases in the digestive tract of the Milkfish *Chanos chanos*. *Marine Biology*, **61**, 247-254.
- CROSTON, C. B. (1960) — Tryptic enzymes of Chinook Salmon. *Arch. Bioch. Biophys.*, **89**, 202-206.
- DANDRIFOSSE, G. et E. SCHOFFENIELS (1967) — Mechanism of chitinase secretion by the gastric mucosa. *Biochim. Biophys. Acta*, **148**, 741-748.
- DANDRIFOSSE, G., E. SCHOFFENIELS et Ch. JEUNIAUX (1965) — Sécrétion de chitinase par la muqueuse gastrique isolée. *Biochim. Biophys. Acta*, **94**, 153-164.
- FÄNGE, R. G., J. LUNDBLAD, J. LIND and K. SLETTENGREN (1979) — Chitinolytic enzymes in the digestive system of marine fishes. *Marine Biology*, **53**, 317-321.
- FISH, G. R. (1960) — The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of Tilapia and Perch. *Hydrobiologia*, **15**, 161-178.
- GOODRICH, T. D. and R. Y. MORITA (1977a) — Incidence and estimation of chitinase activity associated with marine fish and other estuarine samples. *Marine Biol.*, **41**, 349-353.
- GOODRICH, T. D. and R. Y. MORITA (1977b) — Bacterial chitinase in the stomachs of marine fishes from Yaquina Bay, Oregon, U.S.A. *Marine Biology*, **41**, 355-360.
- JEUNIAUX, Ch. (1961) — Chitinase : an addition to the list of hydrolases in the digestive tract of Vertebrates. *Nature*, **192**, 135.
- JEUNIAUX, Ch. (1963) — *Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire*, Paris, Masson, 180 pp.
- JEUNIAUX, Ch. (1971) — On some biochemical aspects of regressive evolution in animals. In : E. SCHOFFENIELS (ed.), *Biochemical Evolution and the origin of Life*, Elsevier (North-Holland), 304-313.
- JEUNIAUX, Ch. (1981) — *Écologie*. Presses Universitaires de Liège, a.s.b.l., 90 pp.
- JEUNIAUX, Ch. (1982) — La chitine dans le règne animal. *Bull. Soc. Zool. France*, **107**, 363-386.
- JEUNIAUX, Ch., G. DANDRIFOSSE et J. C. MICHA (1982) — Caractères et évolution des enzymes chitinolytiques chez les Vertébrés inférieurs. *Biochemical Systematics and Ecology*, **10**, 365-372.
- KAWAI, S. and S. IKEDA (1971) — Studies on digestive enzymes of fishes. I. Carbohydrases in digestive organs of several fishes. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, **37**, 333-337.
- KEDDIS MONIR, N. (1656) — On the intestinal enzymes of *Tilapia nilotica* BOUL. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, **12**, 21-37.
- MICHA, J. C. (1966) — Étude comparée et évolution des chitinases chez les Vertébrés inférieurs. *Univ. de Liège, Faculté des Sciences, Mémoire de Licence*, 1965-1966, 76 pages.
- MICHA, J. C., G. DANDRIFOSSE et Ch. JEUNIAUX (1973a) — Distribution et localisation



- tissulaire de la synthèse des chitinasés chez les Vertébrés inférieurs. *Arch. internat. Physiol. Biochim.*, **81**, 439-451.
- MICHA, J. C., G. DANDREFOSSÉ et Ch. JEUNIAUX (1973b) — Activités des chitinasés gastriques de reptiles en fonction du pH. *Arch. internat. physiol. Biochim.*, **81**, 629-637.
- MORIARTY, D. J. W. (1973) — The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool. Lond.*, **171**, 25-39.
- OKUTANI, K. (1966) — Studies of chitinolytic systems in the digestive tracts of *Lateo labrax japonicus*. *Bull. Misaki Marine Biol. Institute, Kyoto Univ.*, **10**, 1-47.
- OKUTANI, K., I. KAWADA and M. KIMATA (1967) — Studies on chitinolytic enzyme present in aquatic animals. V. The chitinolytic enzyme present in the digestive tracts of Yellow Tail. *Bull. Japanese Soc. Scient. Fish.*, **33**, 848-852.
- OKUTANI, K. and M. KIMATA (1964a) — Chitinolytic enzyme in aquatic animals. II. The chitinolytic enzyme present in the liver of Japanese sea-bass *Lateo labrax japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **30**, 490-494.
- OKUTANI, K. and M. KIMATA (1964b) — The chitinolytic enzyme present in aquatic animals. III. Distribution of chitinase in digestive organs of a few species of aquatic animals. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **30**, 574-576.
- OVERNELL, J. (1973) — Digestive enzymes of the pyloric caeca and of their associated mesentery in the cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **46 B**, 519-531.
- PHILLIPS, A. M., A. V. TUNISON and D. R. BROCKWAY (1948) — In : A. M. PHILLIPS, F. E. LOVELACE, D. R. BROCKWAY and G. C. BALZER (1953), The nutrition of trout. *Fish. Res. Bull. N.Y.*, **16**, 46 pp.
- PIAUAUX, A. (1972) — Intestinal laminarinase of a Vertebrate : *Tilapia macrochir* Boulenger (Teleostei, Cichlidae). *Life Sc.*, **11**, 185-190.
- PIAUAUX, A. (1973) — Origine non bactérienne de la laminarinase intestinale de *Tilapia macrochir* Boulenger. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, **81**, 737-743.
- PIAUAUX, A. (1977) — Distribution and localization of the Digestive laminarinasés in Animals. *Biochem. System. Ecol.*, **5**, 231-239.
- QURESHI, N. A. (1978) — Qualitative analysis of the digestive enzymes in the digestive tract of a freshwater Cyprinoid. *Zool. Jb. Anat.*, **100**, 238-244.
- SOVA, V. V., L. A. ELYAKOVA and V. E. VASKOVSKY (1970) — The distribution of laminarinase in marine Invertebrates. *Comp. Bioch. Physiol.*, **32**, 459-464.
- YOKOE, Y. and I. YASUMASU (1964) — The distribution of cellulase in Invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.*, **13**, 323-338.