

Evolution des recherches en nutrition piscicole à l'INRA : substitution des produits d'origine marine dans l'alimentation des poissons d'élevage

F. MÉDALE, S. KAUSHIK

INRA, IFREMER, Université Bordeaux I, UMR1067 Nutrition, Aquaculture et Génétique,
F-64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France

Courriel : medale@st-pee.inra.fr

Au cours des 20 dernières années, l'aquaculture mondiale a connu un essor considérable (+ 9% par an en moyenne) associé à une forte demande d'évolution des aliments piscicoles (diversification des matières premières, composition). Les recherches de l'INRA sur la nutrition et le métabolisme des poissons se sont attachées à analyser l'intérêt et les limites de nouvelles formules alimentaires pour favoriser la croissance, limiter les rejets et améliorer la qualité des produits.

L'objectif commun des recherches sur la nutrition des poissons est d'acquérir les connaissances fondamentales nécessaires pour développer des aliments répondant aux besoins nutritionnels des poissons en conditions d'aquaculture. Comme pour les autres animaux d'élevage, les aliments piscicoles doivent permettre d'allier croissance optimale, limitation des rejets d'origine alimentaire, santé des poissons et qualité des produits, en particulier de la chair destinée à la consommation humaine. Au cours des 20 dernières années, les objectifs des recherches conduites dans le domaine de la nutrition des poissons ont évolué notamment pour prendre en compte les contraintes liées au manque de matières premières marines, ingrédients majeurs des aliments piscicoles.

1 / Contexte

L'élevage intensif de poissons n'est devenu une pratique courante au niveau mondial qu'au siècle dernier. En France, l'élevage piscicole a débuté après l'introduction, au début du 20^{ème} siècle, de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), originaire de Californie, qui s'adapte aisément à la captivité. Sa production s'est développée à partir des années 60 avec la mise au point d'aliments composés. En effet,

jusqu'alors, les poissons d'élevage étaient nourris avec des poissons fourrage ou des déchets de pêche et de conserveries pour mimer l'alimentation en milieu naturel. Cette pratique, qui génère une quantité importante de déchets, n'était compatible ni avec une intensification de la pisciculture (approvisionnement fluctuant), ni avec le respect de l'environnement. La fabrication d'aliments composés sous forme de granulés a donc permis de franchir une étape décisive dans l'élevage intensif des poissons. Elle a aussi permis d'engager des travaux sur les besoins des poissons, qui ont montré que la plupart des poissons d'élevage nécessite un apport élevé en protéines (30% de la matière sèche de l'aliment pour la carpe, 36-40% pour la truite, jusqu'à 55% de la ration pour le turbot contre 20% maximum pour le poulet de chair par exemple).

Jusqu'en 1990, les aliments utilisés étaient essentiellement des granulés pressés. Cette technologie ne permettait pas d'incorporer plus de 15-16% de lipides. Les aliments étaient riches en protéines (47 à 50% de protéines pour un aliment truite par exemple). La farine de poissons, contenant près de 70% de protéines de composition en acides aminés idéale pour couvrir les besoins des poissons, était l'ingrédient majoritaire. Fabriquée à partir des captures de

pêche minotière, elle rendait cependant l'aquaculture très dépendante de la pêche. Ces aliments couvraient les besoins alimentaires des poissons mais avec une faible efficacité alimentaire (kg poisson produit/kg aliment consommé) du fait du peu d'énergie digestible qu'ils contenaient. Des rejets azotés importants résultaient du catabolisme des protéines excédentaires de la ration, et des fèces abondantes et visibles étaient générées notamment en raison de l'amidon non gélatinisé faiblement digéré.

Dès les années 80, des travaux ont été engagés pour s'affranchir de ces inconvénients. Ils ont démontré qu'une part importante des acides aminés d'origine alimentaire était utilisée par les poissons pour la production d'énergie (Cho et Kaushik 1990). Pour répondre aux enjeux économiques (réduire la dépendance de la production piscicole à la farine de poisson) et écologiques (limiter les rejets d'origine alimentaire), deux stratégies ont été explorées simultanément : le remplacement de la farine de poisson spécifiquement par des protéines d'origine végétale et l'augmentation du contenu en énergie digestible du régime par une incorporation optimale de glucides ou de lipides. Les objectifs scientifiques étaient d'une part, de mieux comprendre les conditions de l'utilisation métabolique des

acides aminés afin de réduire leur utilisation à des fins énergétiques, et d'autre part, d'explorer les conditions et les limites d'utilisation des glucides et des lipides comme source d'énergie et épargnants protéiques. La truite arc-en-ciel a été notre principal modèle d'étude en raison de la prépondérance de sa production en France. Cependant, nous avons conduit des études comparatives pour tirer des lois générales et évaluer les possibilités de transposer à d'autres espèces d'intérêt économique les connaissances acquises sur les salmonidés.

2 / Remplacement de la farine de poisson par des protéines d'origine végétale

La composition en Acides Aminés Indispensables (AAI) des poissons entiers est très proche des profils de besoins en acides aminés des différentes espèces de poissons (Kaushik 1998). C'est pourquoi, la farine de poisson couvre de façon idéale les besoins en AAI des poissons. Afin de limiter l'emploi de cette matière première issue de la pêche, le potentiel d'utilisation de différentes sources protéiques végétales a fait l'objet de nombreux travaux. On a étudié en premier lieu le profil en acides aminés de différentes sources végétales, leur digestibilité puis l'effet sur la croissance des poissons et l'excrétion azotée (figure 1) de niveaux croissants de substitution de la farine de poisson par l'une ou l'autre des sources protéiques d'origine végétale (Kaushik 1990, 1998, Gomes *et al*

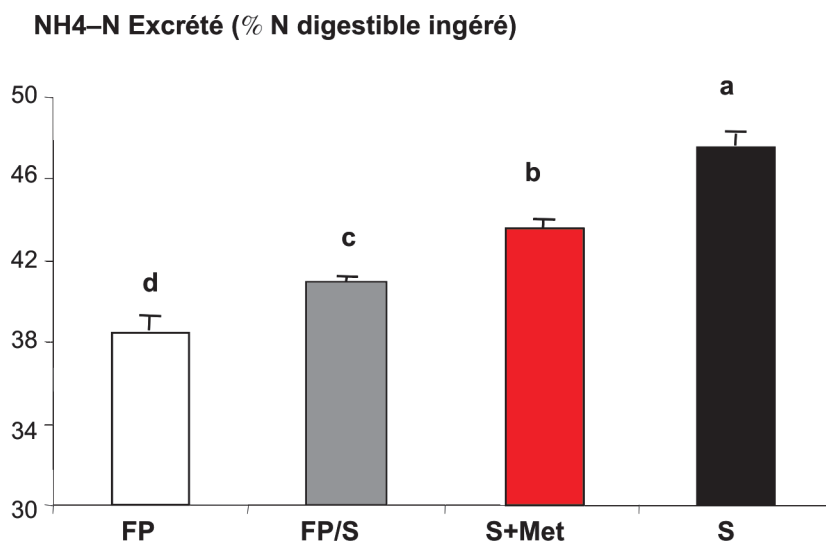
1995, Regost *et al* 1999, Burel *et al* 2000c, Kaushik *et al* 2004).

Le potentiel et les limites d'utilisation d'ingrédients tels que le soja, le pois, le lupin, les glutens de blé et de maïs, le colza ont ainsi été mis en évidence. Cependant, des taux de substitution supérieurs à 30 à 50% (selon les ingrédients) entraînaient une diminution des performances de croissance des animaux. Cet effet négatif sur la croissance résultait principalement de la diminution de consommation d'aliment donc d'une réduction de l'apport en énergie digestible. Les recherches se sont alors attachées à identifier les facteurs antinutritionnels responsables de cette baisse d'ingestion, à étudier leurs actions et les moyens d'y remédier. L'originalité des travaux conduits à l'INRA a été d'allier des approches descriptives permettant de générer des connaissances pratiques et des approches mécanistes permettant d'éprouver les hypothèses pouvant expliquer les effets négatifs observés. Dans le cas du soja et de ses produits, outre le facteur antitryptique, nous avons mis en évidence pour la première fois l'effet négatif lié à la présence de grandes quantités de phyto-œstrogènes (daïdzéine et génistéine) (Kaushik *et al* 1995). Dans le cas du colza, nous avons décrit la façon dont l'axe thyroïdien est affecté par les glucosinolates et ses dérivés, les hormones thyroïdiennes étant des régulateurs potentiels de l'ingestion chez le poisson : compétition des ions thiocyanates avec l'iode lors de la formation de thyroglobuline, hyperactivité des follicules thyroïdiens, augmentation de l'activité des déiodinases de type I et II

et diminution de l'activité des déiodinases de type III (Burel *et al* 1998, 2000a et b).

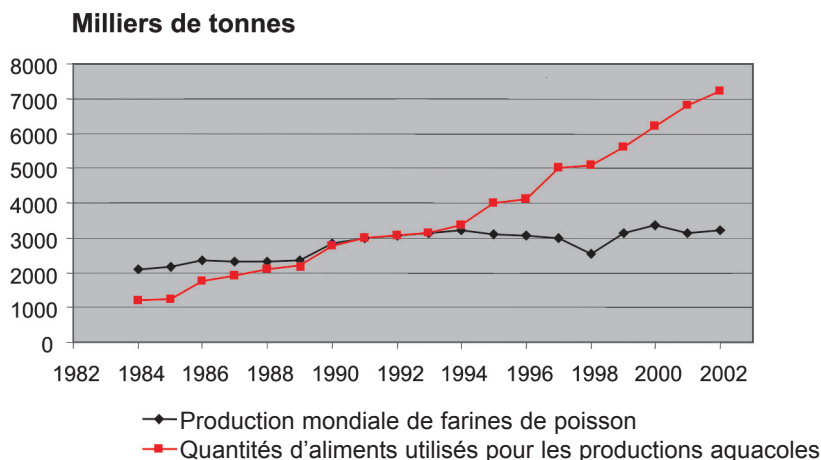
L'équilibre en acides aminés de l'aliment a fait l'objet d'une attention particulière. En cas de carence par rapport aux besoins, on observe une baisse de l'ingestion d'aliment, une augmentation des rejets azotés en relation avec une activité accrue de la glutamate déshydrogénase dans le foie. Le principal effet sur le bilan énergétique est une augmentation de la fourniture d'énergie par les protéines (Médale *et al* 1998, figure 1). La synthèse des protéines, évaluée par incorporation de ^3H -phénylalanine dans les protéines corporelles, est alors réduite. Pour limiter ces perturbations, il faut ajouter, dans le régime, l'acide aminé indispensable déficient dans la matière première (par exemple, méthionine dans le cas du soja). L'acide aminé libre sous forme cristalline semble être métabolisé aussi efficacement que la forme liée aux protéines (Kim *et al* 1998, Médale *et al* 1998). Les ingrédients testés s'avérant déficients en un ou plusieurs AAI au regard des besoins des poissons, il est apparu nécessaire de remplacer la farine de poisson par un mélange de différentes sources végétales plutôt que par une seule matière première (Gomes *et al* 1993, 1995, Kaushik *et al* 2004). Sur la base de ces résultats ainsi que ceux de nos collègues étrangers, rapidement transférés aux fabricants d'aliments piscicoles, des sources protéiques végétales ont pu être incorporées dans les régimes pour poisson d'élevage. Cependant, la farine de poisson restait l'ingrédient majeur des aliments piscicoles en 2001, lorsque a débuté le programme européen PEPPA («*Perspectives of plant protein usage in aquaculture*»), coordonné par notre unité et qui a permis de conforter sa position de leader international sur ce thème.

Figure 1. Excrétion d'azote ammoniacal (% de l'azote digestible ingéré) chez la truite arc-en-ciel en fonction de la source protéique du régime FP : farine de poisson, FP/S : 50% farine de poisson/50% soja, S+Met : soja avec supplémentation en méthionine, S substitution totale de la farine de poisson par du soja.



L'objectif de ce programme était de remplacer la plus grande proportion possible de farine de poisson par des sources protéiques végétales dans les aliments pour la truite arc-en-ciel et la daurade sans altérer la croissance, les métabolismes, le système immunitaire et la reproduction des animaux, ni la qualité de leur chair et la qualité de l'environnement. La stagnation de la production de farine de poisson rendait urgent de poursuivre les efforts dans ce domaine (figure 2). La stratégie adoptée a été de reproduire aussi précisément que possible la composition en acides aminés de la farine de poisson en utilisant des mélanges de diverses sour-

Figure 2. La quantité d'aliments utilisés pour les productions aquacoles (poissons et crustacés) augmente avec l'essor de l'aquaculture intensive en Asie alors que la production de farine de poisson, issue de la pêche stagné depuis plus de 20 ans, car les ressources naturelles marines sont limitées.



ces protéiques végétales, supplémentés en acides aminés. Les recherches conduites ont, dans un premier temps, permis de définir les limites à respecter en terme d'équilibre entre Acides Aminés Indispensables et Non Indispensables (AANI) dans le régime alimentaire. La daurade paraît plus sensible au rapport AAI/AANI de l'aliment que la truite (Gomez-Requeni *et al* 2004). Aucun effet bénéfique d'une augmentation de l'apport en AANI n'a pu être démontré chez ces deux espèces.

L'analyse de l'utilisation de l'apport azoté et énergétique par approche biochimique et par analyse du protéome hépatique (Martin *et al* 2003, Vilhelmsson *et al* 2004) associée aux travaux sur le contrôle endocrinien de l'utilisation de nutriments réalisés par nos collaborateurs espagnols (Gomez-Requeni *et al* 2005) a mis en évidence l'importance de la digestibilité de l'énergie apportée par les ingrédients végétaux et de la quantité d'acides aminés ajoutés aux régimes. Ces résultats nous ont permis de progresser dans la formulation des aliments. En utilisant des aliments extrudés, supplémentés en AAI dans la stricte limite des besoins des poissons, le taux de remplacement de la farine de poisson par un mélange de sources protéiques végétales a pu passer de 30% à 75% sans modifier les performances de croissance. Les conséquences de l'utilisation de matières premières végétales sur le système immunitaire des poissons ont été évaluées (Sitja-Bobadilla *et al* 2005). Bien que des différences liées au régime alimentaire aient été observées, de forts taux de protéines végétales dans le régime n'altèrent pas les défenses immunitaires

des poissons. Enfin, l'effet du remplacement de la farine de poisson par des ingrédients végétaux sur les qualités nutritionnelles et sensorielles des produits ont aussi été analysées : la suppression totale (truite) ou le remplacement de 75% de la farine de poisson (daurade) modifie les compositions lipidiques et la teneur en acides aminés libres dans les muscles de la truite et de la daurade mais n'affecte pas de façon notable l'évolution *post mortem* de la chair (de Francesco *et al* 2004, 2007).

L'ensemble des résultats rend possible la substitution de 75% (daurade) à 90% (bar, truite) de la farine de poisson de l'aliment par un mélange de sources protéiques végétales sans effet négatif sur le poisson et son environnement. Les travaux sont actuellement poursuivis pour identifier les facteurs limitant le remplacement total de la farine de poisson dans les aliments piscicoles.

3 / L'augmentation du contenu en énergie digestible du régime

En parallèle des efforts pour limiter l'emploi de la farine de poisson comme source protéique, la stratégie adoptée pour épargner les protéines alimentaires et réduire la production de déchets azotés polluants a été d'augmenter les proportions des autres sources d'énergie de l'aliment. Comme la plupart des espèces de poisson élevées en Europe utilisent les sources glucidiques de façon peu efficace, l'apport supplémentaire d'énergie a été réalisé par adjonction de lipides. Les travaux sur l'utilisation métabolique du glucose

alimentaire ont cependant été poursuivis, car l'incorporation de sources protéiques végétales s'accompagne d'un apport en glucides dont il convient de préciser les conditions d'utilisation.

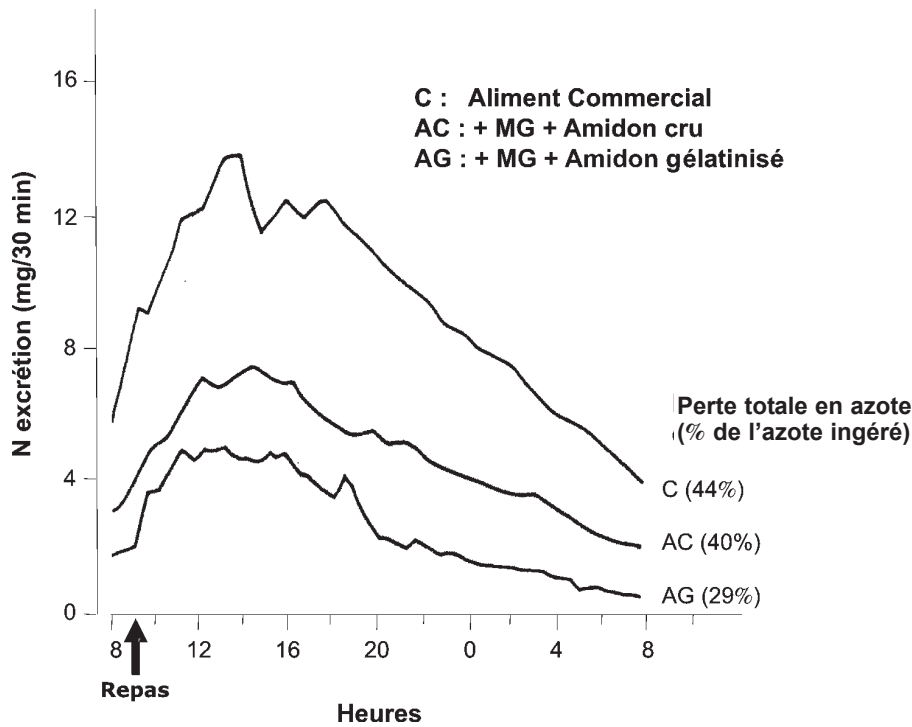
3.1 / Les glucides

Les sources glucidiques étant nombreuses et d'un coût relativement modéré, nous avons, dans les années 90, envisagé de les incorporer dans les aliments piscicoles pour augmenter l'énergie digestible des régimes. Il est rapidement apparu que, chez la plupart des poissons réputés «carnivores» tels que la truite, la première limite à l'utilisation des glucides alimentaires est l'étape digestive. En effet, en raison d'une faible activité de l'amylase, les glucides complexes tels que l'amidon natif sont faiblement digérés (Kim et Kaushik 1991, Bergot 1993). Un traitement hydrothermique comme l'extrusion est nécessaire pour gélatiniser l'amidon et améliorer sa digestibilité par les poissons. La seconde limite est l'utilisation de l'énergie digestible des glucides pour la couverture des besoins énergétiques des poissons et l'épargne des protéines.

Les premiers travaux ont montré que l'apport en glucides digestibles permet de favoriser l'épargne protéique (figure 3, Kaushik et Oliva-Teles 1986). Cependant, des résultats variables ont été obtenus en fonction des espèces et de leur température d'élevage (Médale *et al* 1991, 1995, Brauge *et al* 1995, Enes *et al* 2006). L'analyse des cinétiques postprandiales de la glycémie a fait aussi apparaître d'importantes différences entre espèces de téléostéens. Chez la carpe recevant 30% d'amidon digestible, la glycémie postprandiale ne dépasse pas 1 g/L ; chez la daurade et la truite, on observe un pic d'hyperglycémie postprandiale (pic > 2,5 g/L) qui se prolonge d'autant plus que la température de l'eau est faible (Brauge *et al* 1995, Panserat *et al* 1999). Bien que l'intérêt des glucides même digestibles pour augmenter l'énergie nette ne soit pas concluant, nous nous sommes attachés à analyser les étapes d'utilisation métabolique du glucose car l'incorporation de matières premières d'origine végétale dans les aliments s'accompagne inévitablement d'un apport en glucides.

Différentes hypothèses ont été envisagées pour expliquer l'hyperglycémie prolongée consécutive à l'ingestion d'un fort taux de glucides digestibles : une faible sécrétion d'insuline, un défaut de réceptivité à l'insuline des

Figure 3. L'incorporation d'amidon digestible (gélatinisé) dans l'aliment permet de réduire les rejets azotés chez la truite arc-en-ciel (Kaushik et Oliva-Teles 1986).



tissus périphériques, une déficience des capacités de phosphorylation du glucose en glucose-6-phosphate, première étape de l'utilisation métabolique du glucose ou encore un défaut de régulation de la glycolyse ou de la néoglucogénèse hépatique. Nous avons testé ces hypothèses en adoptant une démarche comparative entre plusieurs espèces.

En collaboration avec nos collègues de l'Université de Barcelone, nous avons montré que l'apport alimentaire en glucides digestibles induisait bien une stimulation de la sécrétion d'insuline se traduisant par une élévation des taux plasmatiques chez les différentes espèces. Le nombre des récepteurs insuline et leur activité tyrosine kinase sont augmentés dans le muscle des truites nourries avec des régimes riches en glucides ; chez la carpe, alors qu'ils sont plus nombreux, leur stimulation par l'apport glucidique alimentaire est moins prononcée (Capilla *et al* 2003, 2004).

Nous avons aussi recherché des différences entre espèces au niveau des capacités de phosphorylation du glucose. En effet, d'après les données bibliographiques de l'époque, la truite semblait se caractériser par une très faible activité des enzymes de la famille des hexokinases qui contrôlent la phosphorylation du glucose. En combinant des approches de biochimie et de biologie moléculaire, nous avons pu démontrer que, chez les poissons comme chez les

mammifères, l'activité de phosphorylation du glucose est contrôlée positivement par les glucides alimentaires *via* l'induction de la transcription du gène glucokinase (hexokinase IV). Ce gène est exprimé spécifiquement dans le foie (et pas dans le muscle blanc) des poissons nourris avec des taux élevés de glucides digestibles (Panserat *et al* 2000). Les travaux sur la régulation nutritionnelle de la glycolyse ont montré que, dans le foie de la truite, les enzymes glycolytiques (glucokinase, pyruvate kinase et l'enzyme bifonctionnelle) ainsi que le transporteur du glucose (Glut2) sont fortement exprimés suite à un repas riche en glucides (Panserat et Kaushik 2002). Ces résultats réfutent donc l'hypothèse d'un défaut de cette voie pour expliquer l'hyperglycémie postprandiale.

La régulation des enzymes clés de la néoglucogénèse (phosphoenolpyruvate carboxykinase, fructose-1.6-bisphosphatase et glucose-6-phosphatase) a été étudiée. Contrairement à ce qui est observé chez les mammifères, aucune répression de l'expression de ces enzymes par l'apport en glucides alimentaires n'a été montrée chez la truite (Panserat et Kaushik 2002). La mauvaise utilisation métabolique des glucides alimentaires par la truite pourrait donc être causée par la persistance d'une forte néoglucogénèse hépatique quel que soit l'apport en glucides alimentaires ; il y aurait ainsi compétition entre le glucose d'origine endogène (toujours

synthétisé par la néoglucogénèse) et celui d'origine exogène (alimentaire). Les résultats obtenus chez deux autres espèces réputées avoir une meilleure capacité d'utilisation des glucides (carpe commune et daurade royale) montrent l'existence d'une inhibition par les glucides alimentaires de l'expression moléculaire d'au moins une enzyme néoglucogénique chez ces espèces (Panserat *et al* 2002b). Ces résultats originaux confortent l'hypothèse d'une compétition entre le glucose endogène et le glucose exogène, particulièrement chez les salmonidés.

L'autre hypothèse que nous explorons pour expliquer la faible efficacité d'utilisation du glucose d'origine alimentaire est la compétition avec les lipides et les acides aminés, présents en forte proportion dans les aliments pour poissons. Nous avons initié l'étude de la régulation du métabolisme hépatique du glucose par ces nutriments. Nous avons montré une induction de la dernière enzyme de la néoglucogénèse par un fort taux de lipides alimentaires, puis confirmé le rôle négatif des lipides (huile de poisson) sur l'utilisation des glucides alimentaires (Panserat *et al* 2002a, Tapia-Salazar *et al* 2005). Les travaux sur l'effet des acides aminés conduits dans le cadre de la thèse de S. Kirchner ont suggéré que les capacités néoglucogéniques de la truite étaient favorisées par de forts taux de protéines alimentaires (Kirchner *et al* 2003). Ces résultats nous ont conduits à renforcer l'effort de recherche sur ce thème (S. Cassy-Skiba). Les travaux se poursuivent par la recherche des facteurs métaboliques limitant l'utilisation des glucides alimentaires en étudiant les interactions acides aminés – signalisation insuline – néoglucogénèse hépatique chez la truite, en collaboration avec des équipes étrangères (USA, Espagne).

L'ensemble des résultats acquis jusqu'à présent nous conduisent à recommander aux fabricants d'aliments de choisir des matières premières végétales contenant des proportions limitées d'amidon et de veiller à la digestibilité de l'amidon en recourant à l'extrusion.

3.2 / Les lipides

Pour obtenir des aliments à haute teneur en graisses de texture compatible avec un séjour dans l'eau sans dissolution immédiate, il a fallu recourir à la technique d'extrusion. Il s'agit de traitements thermiques associés à des conditions de pression et d'humidité qui modifient la structure des molécules et

permettent l'adsorption des graisses. La modification de la structure conduit aussi à une amélioration de la digestibilité des ingrédients alimentaires car l'accès des enzymes digestives à leur substrat est facilité. L'avènement de la technologie d'extrusion et d'enrobage, au début des années 90, a permis d'incorporer davantage de lipides (> 25%) dans les aliments commerciaux et de produire des granulés avec de hauts niveaux d'énergie digestible. Ces aliments extrudés, d'un prix au kg plus élevé, ont amélioré considérablement l'efficacité alimentaire conduisant à une meilleure performance économique et environnementale. Ils se sont donc petit à petit imposés, d'abord en salmoniculture, puis pour la majorité des espèces élevées, en particulier en Europe.

L'effet d'épargne protéique par l'augmentation du taux de lipides de l'aliment, mis en évidence chez la truite dès le début des années 80 par nos collègues américains et japonais, a été confirmé chez les salmonidés et démontré chez la plupart des autres espèces (Company *et al* 1999, Santinha *et al* 1999, Boujard *et al* 2004). L'augmentation de l'apport en énergie digestible sous forme de lipides alimentaires se traduit par une stimulation du catabolisme des lipides pour la fourniture d'énergie et une diminution de l'excrétion azotée. Il semble que le turbot fasse exception puisque la croissance est altérée lorsque le taux de lipides du régime passe de 10 à 17% (Regost 2001). Dans tous les cas, l'augmentation du taux de lipides des aliments conduit à un accroissement des teneurs en lipides tissulaires, ce qui a justifié un effort de recherches important sur la genèse des dépôts lipidiques et sa régulation par l'apport alimentaire (Gélineau *et al* 2001, Regost 2001, Rollin *et al* 2003 pour exemples).

L'apport supplémentaire d'énergie par adjonction de lipides a rendu l'aquaculture dépendante des huiles de poissons, principale source de lipides utilisée. Sous l'effet conjugué de phénomènes climatiques tels que El Niño, de l'accroissement de la demande résultant de l'essor de l'aquaculture mondiale et de quotas de capture étendus à certaines espèces de pêche minotière telles que l'anchois du Pérou, la disponibilité en huile de poisson est devenue très limitée. La quasi-totalité (> 90%) des stocks est aujourd'hui utilisée (FAO 2006). Or, l'huile de poisson apporte aux poissons les acides gras longs polyinsaturés (AGLPI) de la famille des $\omega 3$ (ou n-3) caractéristiques du monde

marin. Ces AGLPI $\omega 3$ confèrent à la chair des poissons ses qualités diététiques en tant que protecteurs contre les accidents cardio-vasculaires et indispensables au développement cérébral. L'aquaculture doit relever le défi de continuer à produire des poissons de haute valeur nutritionnelle en utilisant moins d'huile de poisson. Des recherches sont conduites sur ce thème depuis plusieurs années.

L'urgence de trouver des alternatives à l'huile de poisson dans les aliments piscicoles a justifié d'orienter les recherches vers l'étude de la régulation des étapes clés du métabolisme lipidique tissulaire en fonction de la nature des acides gras alimentaires en combinant des approches zootechniques, biochimiques et moléculaires. En effet, de nombreux résultats obtenus en particulier chez les rongeurs montrent des modifications du métabolisme en fonction de l'équilibre AGPI $\omega 6/\omega 3$ de l'aliment. Ces travaux ont été conduits notamment dans le cadre de deux programmes européens RAFOA (*Researching Alternatives to Fish Oils for Aquaculture*) et GUTINTEGRITY (*Gastro-intestinal functions and food intake regulation in salmonids: impact of dietary vegetable lipids*). Ils ont permis d'analyser l'incidence du remplacement de l'huile de poisson par des huiles végétales sur l'ingestion volontaire, la croissance, la qualité nutritionnelle et organoleptique de la chair ainsi que sur les principales voies du métabolisme lipidique (absorption, transport, captage, synthèse, catabolisme) chez différentes espèces (truites arc-en-ciel et fario, saumon, bar, turbot). Les équipes INRA et Ifremer de l'UMR Nutrition Aquaculture et Génomique ont pris en charge les travaux sur la truite et le bar.

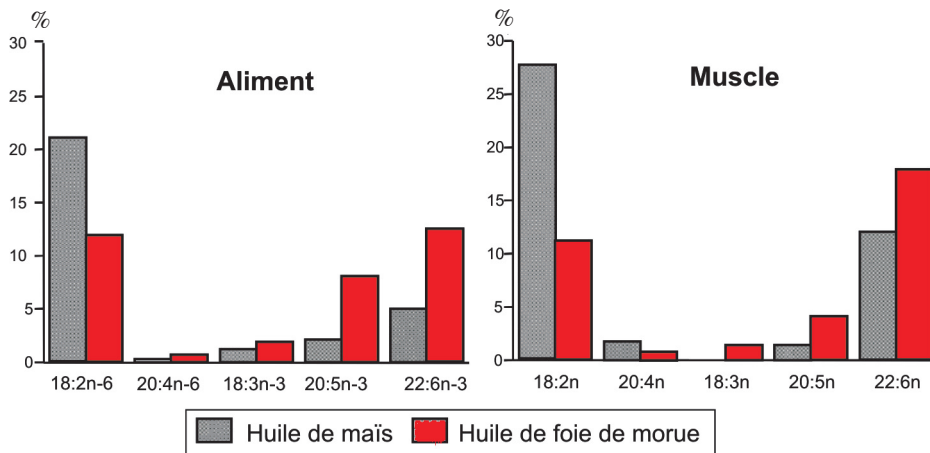
Les résultats obtenus démontrent la grande tolérance des poissons vis-à-vis de l'incorporation de lipides d'origine végétale dans les aliments. Dans la mesure où la couverture des besoins en Acides Gras Essentiels (AGE) est assurée (apport lipidique par la farine de poissons), il paraît possible de substituer entièrement l'huile de poisson par des huiles végétales dans l'alimentation des salmonidés voire du turbot sans altérer leurs performances de croissance. La substitution totale de l'huile de poisson par des huiles végétales (colza, lin) ou un mélange d'huiles végétales (colza 55%/palme 30%/lin 15%) n'entraîne pas de modifications de l'ingestion volontaire, des performances de croissance et de l'efficacité alimentaire.

La substitution n'a pas de conséquences sur les teneurs en lipides totaux des tissus. D'ailleurs, les mécanismes impliqués dans la constitution des dépôts lipidiques (néosynthèse des acides gras, captage, beta-oxydation) sont peu affectés par le remplacement de l'huile de poisson par des huiles végétales (Regost 2001, Richard *et al* 2006a et b). La seule étape du métabolisme lipidique significativement affectée par la nature des lipides ingérés est le transport des lipides : on observe une diminution du taux de cholestérol plasmatique avec les régimes à base d'huiles végétales. Cette diminution du taux de cholestérol est retrouvée dans toutes les classes de lipoprotéines chez la truite (Richard *et al* 2006a) et seulement dans les VLDL et LDL chez le bar (Richard *et al* 2006b). Des études complémentaires sont nécessaires afin de préciser l'origine des modifications dans le transport des lipides qui pourraient être liées à la présence de phytostérols dans les huiles végétales.

Si la nature des lipides alimentaires n'a pas d'effet sur la teneur en lipides totaux des tissus, par contre la composition en acides gras des poissons et du muscle reflète celle des huiles ingérées : on observe une augmentation des acides gras caractéristiques de l'huile végétale incorporée et une réduction du 20:5 n-3 (EPA) et 22:6 n-3 (DHA) caractéristiques de l'huile de poisson (figure 4). Cependant les teneurs en AGLPI n-3 sont plus élevées dans les tissus et la composition des phospholipides est relativement stable (Regost *et al* 2003). Les données accumulées ont permis de décrire l'évolution dans le temps des acides gras des lipides totaux par un modèle basé sur une dilution des acides gras initiaux par ceux incorporés pendant l'essai d'alimentation. La façon dont les acides gras s'incorporent dans le poisson a été évaluée en déduisant pour chaque acide gras une incorporation relative. Le modèle de dilution et le ratio PL/LN du muscle permettent d'expliquer la plus forte présence des AGLPI dans le muscle comparé à l'apport alimentaire (Robin *et al* 2003). Ce modèle sera complété pour permettre, à terme, une modélisation prédictive de la qualité des acides gras de la chair en fonction de l'alimentation.

Nos résultats soulignent d'ores et déjà l'intérêt d'utiliser un mélange d'huiles végétales au lieu d'huiles pures (lin, colza) pour minimiser les variations de composition en AG de la chair, en particulier le 18:2 n-6 (acide linoléique). Les modifications de la

Figure 4. Relation entre acides gras du régime alimentaire et acides gras de la chair de la truite (d'après Corraze et Kaushik 1999).



composition en AG de la chair ne s'accompagnent pas de changements importants dans les qualités organoleptiques des produits évaluées par des tests d'analyse sensorielle (Regost 2001, Corraze communication personnelle). Par contre, les profils olfactifs analysés par nez électronique sont différents en fonction de la nature des huiles (végétales vs poisson).

Afin de préserver la richesse en AGPI n-3 de la chair de poisson, la stratégie proposée est une alimentation de finition (quelques mois avant commercialisation) à base d'huile de poisson. Nous

avons étudié ses effets sur la composition en acides gras de poissons ayant préalablement reçu des aliments à base d'huiles végétales. Nos résultats montrent qu'il est possible par ce biais de réduire les teneurs en AG caractéristiques des huiles végétales et de restaurer les teneurs en AGPI n-3 dans les tissus à un niveau comparable à celui d'animaux n'ayant reçu que de l'huile de poisson (Regost *et al* 2003, Corraze communication personnelle). Cette stratégie permettrait donc de préserver la valeur nutritionnelle de la chair des poissons tout en limitant l'emploi d'huile de poisson.

Conclusions

Sur la base des résultats issus des recherches, la substitution des matières premières marines dans l'alimentation des poissons d'élevage est déjà engagée. Cette évolution est inéluctable car la quantité de produits marins disponibles pour l'alimentation animale plafonne autour de 30 MT alors que l'aquaculture mondiale continue à se développer et s'intensifier. Réduire l'utilisation des produits de la pêche pour l'alimentation des poissons d'élevage par des substitutions répondant aux critères de développement durable est un des défis majeurs pour l'avenir de l'aquaculture, en France comme dans le monde. Nos recherches sur ce thème seront poursuivies en étudiant les effets du remplacement conjoint de la farine de poisson et de l'huile de poisson (programme européen «AQUAMAX»). Dans ce cadre, nous étudierons aussi les interactions génotype-nutrition dans le but de sélectionner des animaux ayant de fortes capacités à utiliser les matières premières végétales. L'établissement de modèles prédictifs de la qualité en acides gras de la chair de poissons en fonction des conditions d'alimentation sera également une priorité.

Références

- Bergot F., 1993. Digestibility of native starches of various botanical origins by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). In: Fish nutrition in practice. Kaushik S., Luquet P. (Eds). 4th. Int. Symp. Fish Nutrition and Feeding, Biarritz, 24-27 June 1991, INRA Editions, Paris, France, Les Colloques de l'INRA, 61, 857-865.
- Boujard T., Gélinau A., Coves D., Corraze G., Dutto G., Gasset E., Kaushik S., 2004. Regulation of feed intake, growth, nutrient and energy utilisation in European sea bass fed high fat diets. *Aquaculture*, 231, 529-545.
- Brauge C., Corraze G., Médale F., 1995. Effect of dietary levels of lipid and carbohydrate on growth performance, body composition, nitrogen excretion and plasma glucose levels in rainbow trout reared at 8 or 18°C. *Reprod. Nutr. Dev.*, 35, 277-290.
- Burel C., Boujard T., Corraze G., Kaushik S.J., Boeuf G., Mol K.A., Van der Geyten S., Kühn E.R., 1998. Incorporation of high levels of extruded lupin in diets for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): nutritional value and effect on thyroid status. *Aquaculture*, 163, 325-345.
- Burel C., Boujard T., Escaffre A.M., Kaushik S.J., Boeuf G., Mol K.A., Van Der Geyten S., Kühn E.R., 2000a. Dietary low-glucosinolate rapeseed meal affects thyroid status and nutrient utilization in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.*, 83, 653-664.
- Burel C., Boujard T., Kaushik S.J., Boeuf G., Van Der Geyten S., Mol K.A., Kühn E.R., Quinsac A., Krouti M., Ribailler D., 2000b. Potential of plant-protein sources as fish meal substitutes in diets for turbot (*Psetta maxima*): growth, nutrient utilisation and thyroid status. *Aquaculture*, 188, 363-382.
- Burel C., Boujard T., Tulli F., Kaushik S.J., 2000c. Digestibility of extruded peas, extruded lupin, and rapeseed meal in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture*, 188, 285-298.
- Capilla E., Médale F., Navarro I., Panserat S., Vachot C., Kaushik S., Gutierrez J., 2003. Muscle insulin binding and plasma levels in relation to liver glucokinase activity, glucose metabolism and dietary carbohydrates in rainbow trout. *Regulatory Peptides*, 110, 123-132.
- Capilla E., Médale F., Panserat S., Vachot C., Rema P., Gomes E., Kaushik S.J., Navarro I., Gutierrez J., 2004. Response of hexokinase enzymes and the insulin system to dietary carbohydrates in the common carp, *Cyprinus carpio*. *Reprod. Nutr. Dev.*, 44, 233-242.
- Cho C.Y., Kaushik S., 1990. Nutritional energetics in fish: energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Wild Rev. Nutr. Dietetics*, 61, 132-172.
- Company R., Caldach-Giner J.A., Perez-Sanchez J., Kaushik S., 1999. Protein sparing effect of dietary lipids in common dentex (*Dentex dentex*): a comparative study with sea bream (*Sparus aurata*) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.*, 12, 23-30.
- Corraze G., Kaushik S.J., 1999. Les lipides des poissons marins et d'eau douce. *O.C.L.*, 6, 111-115.
- de Francesco M., Parisi G., Médale F., Lupi P., Kaushik S.J., Poli B.M., 2004. Effect of long-term feeding with a plant protein mixture based diet on growth and body/fillet quality traits of large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 236, 413-429.
- de Francesco M., Parisi G., Pérez-Sánchez J., Gómez-Réqueni P., Médale F., Kaushik S.J., Mecatti M., Poli B.M., 2007. Effect of high level fish meal replacement by plant proteins in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) on growth and body/fillets quality traits. *Aquac. Nutr.*, sous presse.

- Enes P., Panserat S., Kaushik S., Oliva-Teles A., 2006. Effect of normal and waxy maize starch on growth, food utilization and hepatic glucose metabolism in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles. *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, 143, 89-96.
- FAO, 2006. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome, Italie, 164p.
- Gélineau A., Corraze G., Boujard T., Larroquet L., Kaushik S.J., 2001. Relation between dietary lipid level and voluntary feed intake, growth, nutrient gain, lipid deposition and hepatic lipogenesis in rainbow trout. *Reprod. Nutr. Dev.*, 41, 487-503.
- Gomes E.F., Rema P., Kaushik S.J., 1995. Replacement of fish meal by plant proteins in the diet of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): digestibility and growth performance. *Aquaculture*, 130, 177-186.
- Gomez-Requeni P., Mingarro M., Caldach-Giner J.A., Médale F., Martin S.A.M., Houlihan D.F., Kaushik S.J., Perez-Sanchez J., 2004. Protein growth performance, amino acid utilisation and somatotrophic axis responsiveness to fish meal replacement by plant protein sources in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 232, 493-510.
- Gomes-Requeni P., Caldach-Giner J., Vega-Rubin de Celis S., Médale F., Kaushik S., Perez-Sanchez J., 2005. Regulation of the somatotrophic axis by dietary factors in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.*, 94, 353-361.
- Kaushik S.J., 1990. Use of alternative protein sources for the intensive rearing of carnivorous fishes. In: *Mediterranean Aquaculture*, Flos R., Tort L., Torres P., (Eds), Ellis Horwood, UK, 125-138.
- Kaushik S.J., 1998. Whole body amino acid composition of European seabass (*Dicentrarchus labrax*), gilthead seabream (*Sparus aurata*) and turbot (*Psetta maxima*) with an estimation of their IAA requirement profiles. *Aquat. Living Resour.*, 11, 355-358.
- Kaushik S.J., Oliva Teles A., 1986. Effect of digestible energy on nitrogen and energy balance in rainbow trout. *Aquaculture*, 50, 89-101.
- Kaushik S.J., Cravedi J.P., Lalles J.P., Sumpter J., Fauconneau B., Laroche M., 1995. Partial or total replacement of fish meal by soybean protein on growth, protein utilization, potential estrogenic or antigenic effects, cholesterolemia and flesh quality in rainbow trout. *Aquaculture*, 133, 257-274.
- Kaushik S.J., Coves D., Dutto G., Blanc D., 2004. Almost total replacement of fish meal by plant protein sources in the diet of a marine teleost, the European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 230, 391-404.
- Kim J.D., Kaushik S.J., 1991. The utilization of dietary carbohydrate by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). I. Effects of dietary starch level on protein, starch and energy digestibility and on growth. *Korean J. Anim. Nutr. Feeding*, 15, 163-169.
- Kim J.D., Kaushik S.J., Brèque J., 1998. Nitrogen and phosphorus utilisation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets with or without fish meal. *Aquat. Living Resour.*, 11, 261-264.
- Kirchner S., Kaushik S.J., Panserat S., 2003. Low protein intake is associated with reduced hepatic gluconeogenic expression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Nutr.*, 133, 2561-2564.
- Martin S.A.M., Vilhelmsson O., Médale F., Watt P., Kaushik S.J., Houlihan D.F., 2003. Proteomic sensitivity to dietary manipulations in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Nutr.*, 133, 17-29.
- Médale F., Blanc D., Kaushik S.J., 1991. Studies on the nutrition of siberian sturgeon, *Acipenser baeri*. II. Utilization of dietary non-protein energy by sturgeon. *Aquaculture*, 93, 143-154.
- Médale F., Brauge C., Vallée F., Kaushik S.J., 1995. Effects of dietary protein/energy ratio, ration size, dietary energy source and water temperature on nitrogen excretion in rainbow trout. *Water Sci. Technol.*, 31, 185-194.
- Médale F., Boujard, Vallée F., Blanc D., Mambrini M., Roem A., Kaushik S.J., 1998. Voluntary feed intake, nitrogen and phosphorus losses in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed increasing dietary levels of soy protein concentrate. *Aquat. Living Resour.*, 11, 239-246.
- Panserat S., Kaushik S.J., 2002. Régulation nutritionnelle du métabolisme glucidique chez les poissons : exemple de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), faible utilisatrice des glucides alimentaires. *INRA Prod. Anim.*, 15, 109-117.
- Panserat S., Médale F., Blin C., Krishnamoorthy R., Kaushik S.J., 1999. Homéostasie glucidique et caractérisation de la glucokinase chez les téléostéens. *Cybiurn*, 23 suppl., 153-159.
- Panserat S., Médale F., Blin C., Brèque J., Vachot C., Plagnes-Juan E., Gomes E., Krishnamoorthy R., Kaushik S., 2000. Hepatic glucokinase is induced by dietary carbohydrates in rainbow trout, gilthead seabream, and common carp. *Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 278, R1164-R1170.
- Panserat S., Perrin A., Kaushik S.J., 2002a. High dietary lipids induce liver glucose-6-phosphatase expression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Am. Soc. Nutr. Sci.*, 137-141.
- Panserat S., Plagnes-Juan E., Kaushik S.J., 2002b. Gluconeogenic enzyme gene expression is decreased by dietary carbohydrates in com-
- mon carp (*Cyprinus carpio*) and gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Biochim. Biophys. Acta*, 1579, 35-42.
- Regost, C., 2001. Effets des lipides sur la qualité nutritionnelle, physique et organoleptique de la chair de la truite fario (*Salmo trutta*) et du turbot (*Psetta maxima*). Thèse Doctorat, Univ. Rennes 1, Rennes, France, 193p.
- Regost C., Arzel J., Kaushik S.J., 1999. Partial or total replacement of fish meal by corn gluten meal in diet for turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture*, 180, 99-117.
- Regost C., Arzel J., Cardinal M., Rosenlund G., Kaushik S.J., 2003. Total replacement of fish oil by soybean or linseed oil with a return to fish oil in turbot (*Psetta maxima*). 2. Flesh quality properties. *Aquaculture*, 220, 737-747.
- Richard N., Kaushik S., Larroquet L., Panserat S., Corraze G., 2006a. Replacing dietary fish oil by vegetable oils has little effect on lipogenesis, lipid transport and tissue lipid uptake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.*, 96, 299-309.
- Richard N., Mourente G., Kaushik S., Corraze G., 2006b. Replacement of a large portion of fish oil by vegetable oils does not affect lipogenesis, lipid transport and tissue lipid uptake in European seabass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, 261, 1077-1087.
- Robin J.H., Regost C., Arzel J., Kaushik S.J., 2003. Fatty acid profile of fish following a change in dietary fatty acid source: model of fatty acid composition with a dilution hypothesis. *Aquaculture*, 225, 283-293.
- Rollin X., Médale F., Gutierrez S., Blanc D., Kaushik S.J., 2003. Short and long-term nutritional modulation of acetyl-CoA carboxylase activity in selected tissues of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.*, 89, 803-810.
- Santinha P.J.M., Médale F., Corraze G., Gomes E.F.S., 1999. Effects of the dietary protein: lipid ratio on growth and nutrient utilization in gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). *Aquac. Nutr.*, 5, 147-156.
- Sitja-Bobadilla A., Pena-Llopis S., Gomez-Requeni P., Médale F., Kaushik S., Perez-Sanchez J., 2005. Effect of fish meal replacement by plant protein sources on non-specific defence mechanisms and oxidative stress in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 249, 387-400.
- Tapia-Salazar M., Bureau W., Panserat S., Corraze G., Bureau D.P., 2005. Effect of DHA supplementation on digestible starch utilization by rainbow trout. *Br. J. Nutr.*, 95, 1-12.
- Vilhelmsson O.T., Martin S.A.M., Médale F., Kaushik S.J., Houlihan D.F., 2004. Dietary plant-protein substitution affects hepatic metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.*, 92, 71-80.

Résumé

La farine de poisson et l'huile de poisson sont les principaux ingrédients des aliments piscicoles. L'essor de l'aquaculture mondiale a engendré une forte demande de ces matières premières fabriquées à partir des captures de pêches et dont la production stagne. Une partie des recherches sur la nutrition des poissons a été orientée par le besoin de diversifier les ingrédients des aliments piscicoles, pour réduire la dépendance de l'aquaculture aux matières premières marines. Cet article décrit l'évolution des recherches sur la nutrition des poissons : de l'étude des besoins nutritionnels à la compréhension des mécanismes de l'utilisation des nutriments et leur régulation par les ingrédients alimentaires pour répondre à des enjeux environnementaux et économiques. Les objectifs scientifiques ont été d'une part, de

mieux comprendre les conditions de l'utilisation métabolique de l'apport azoté afin de réduire l'utilisation des acides aminés à des fins énergétiques, d'autre part, d'explorer les limites d'utilisation des sources énergétiques glucidiques et lipidiques. A titre d'illustration, il montre les progrès que les résultats de recherche ont permis de réaliser spécifiquement dans le domaine du remplacement des farines et huiles de poissons dans les aliments aquacoles, contribuant ainsi au développement durable de la filière piscicole.

Abstract

Evolution of INRA research in the field of fish nutrition: exploring alternatives to marine fishery-derived ingredients

Fish meal and oil are major ingredients in the feeds for intensively farmed fish. Current global aquaculture development leads to greater demands for these ingredients originating from wild fishery resources that have themselves been stagnant over the past several decades. A major part of our research efforts in the field of fish nutrition has thus focussed on research for alternatives to the marine fishery-based raw materials. We present here a small overview of the evolution of research in this area : from estimating nutrient requirements to exploring the mechanisms underlying nutrient utilisation as affected by dietary factors and addressing economic and environmental issues. The scientific objectives have been to better understand protein and amino acid utilisation in order to reduce the contribution of protein for energy purposes and to explore the limits in the utilisation of dietary non-protein energy sources such as fats and carbohydrates. The paper tries to illustrate the achievements in the area of replacement of fishmeal and fish oil in fish feeds contributing thus towards the sustainable development of fish farming.

MÉDALE F., KAUSHIK S., 2008. Evolution des recherches en nutrition piscicole à l'INRA : substitution des produits d'origine marine dans l'alimentation des poissons d'élevage. INRA Prod. Anim., 21, 87-94.