

Alimentation et dépôts lipidiques chez la truite arc-en-ciel, effet de la température d'élevage

Fournir l'énergie alimentaire sous forme de protéines conduit à augmenter le rejet de déchets azotés. Remplacer une partie des protéines par des lipides ou des glucides fait augmenter la teneur en lipides des poissons. Mais la répartition des lipides corporels varie alors selon la composition de l'aliment et dépend également de la température d'élevage.

Dans le milieu naturel, la plupart des espèces de poissons ont une alimentation de type carnivore. Ces animaux présentent la

Résumé

Cet article fait le point sur la régulation de la genèse des dépôts lipidiques par l'alimentation chez les poissons, sur la base de données bibliographiques existantes et de données personnelles obtenues chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*).

Chez la truite arc-en-ciel, l'importance quantitative des dépôts lipidiques corporels varie avec la teneur en lipides des aliments, mais les mécanismes de dépôts sont identiques quel que soit le régime alimentaire. Le tissu adipeux périviscéral est le principal site de stockage des lipides alimentaires chez cette espèce.

Les régimes riches en glucides digestibles conduisent à une augmentation de la quantité de lipides corporels, qui semble plus liée à une épargne des lipides par les glucides qu'à une synthèse *de novo* de lipides. En effet, les capacités de néosynthèse des lipides à partir du glucose sont faibles chez la truite.

La régulation de l'activité des enzymes de la lipogenèse est moins efficace chez les poissons que chez les autres espèces. Des variations de la teneur en lipides alimentaires supérieures à 10 % sont nécessaires pour induire des modifications notables de l'activité de ces enzymes. On observe un effet cumulé des lipides et des glucides alimentaires sur la lipogenèse hépatique.

La température d'élevage interagit avec les facteurs alimentaires sur les mécanismes impliqués dans la constitution des dépôts lipidiques, en particulier le transport des lipides est accéléré à basse température mais la capacité de néosynthèse est moindre à 8° qu'à 18 °C.

particularité d'utiliser massivement les protéines d'origine alimentaire pour couvrir leurs besoins énergétiques, ce qui entraîne le rejet de déchets azotés polluants (excrétés à 85 % sous forme d'ammoniaque). En pisciculture, les protéines alimentaires sont essentiellement apportées sous forme de farine de poisson qui est une matière première coûteuse et riche en phosphore, source supplémentaire de pollution. L'utilisation d'aliments contenant de forts taux de protéines est donc difficilement compatible avec le développement de la pisciculture intensive et la prise en compte de la qualité du milieu. C'est pourquoi les travaux réalisés au cours des dernières années ont eu pour objectif d'augmenter l'apport d'énergie digestible non protéique, principalement sous forme de lipides et, plus récemment, de glucides digestibles, afin de limiter le catabolisme azoté et donc de réduire la pollution du milieu, mais aussi le coût de production.

L'utilisation de ces aliments dits "haute énergie", s'ils permettent une épargne protéique, conduisent aussi à une augmentation des dépôts lipidiques corporels (Watanabe 1982, Greene et Selivonchick 1987). Chez les poissons, les lipides peuvent être stockés

dans des tissus différents selon les espèces : le foie, le muscle, le tissu adipeux périviscéral et, parfois, le tissu adipeux sous-cutané (Sheridan 1988). La localisation ainsi que la composition des dépôts lipidiques jouent un rôle majeur dans la détermination de la qualité (nutritionnelle, organoleptique, rendement à la transformation, conservation) des poissons (Cowey 1993, Ackman 1995). Ainsi, un développement excessif des dépôts lipidiques périviscéraux constitue une perte de rendement préjudiciable pour les transformateurs, les viscères pouvant représenter de 7 à 22 % du poids vif chez les Salmonidés. De même, pour les produits destinés au fumage, même si une certaine teneur en lipides de la chair est nécessaire, de trop forts taux induisent des pertes au cours du traitement qui peuvent aller jusqu'à 20 à 25 % du poids du filet frais. D'un point de vue nutritionnel, le poisson est considéré comme aliment diététique car sa chair est généralement moins grasse que les viandes et elle est riche en acides gras polyinsaturés de la série n-3 qui ont un effet protecteur vis-à-vis des maladies cardiovasculaires (Ackman 1995). Mais la composition en acides gras de la chair des poissons dépend très largement de la nature des acides gras alimentaires (huiles végétales vs huiles de poisson). La modulation des dépôts lipidiques par l'alimentation est donc un facteur important pour offrir un produit correspondant aux attentes des consommateurs et des transformateurs.

Les dépôts lipidiques sont la résultante de plusieurs processus métaboliques : stockage de lipides alimentaires, synthèse *de novo* d'acides gras et lipogenèse à partir des substrats alimentaires, lipolyse et utilisation des lipides à des fins énergétiques. Diverses études sur le métabolisme des poissons ont permis d'identifier les principales voies biochimiques et métaboliques impliquées dans la constitution des dépôts lipidiques. Elles sont globalement comparables à celles des mammifères (Walton et Cowey 1982). Il faut toutefois signaler que, chez les poissons, le foie est le site principal de lipogenèse, le tissu adipeux périviscéral ayant essentiellement un rôle de stockage (Lin *et al* 1977a, Henderson et Sargent 1981). Les mécanismes régulateurs de la lipogenèse semblent, par contre, être différents. Ainsi, l'inhibition de la lipogenèse par les lipides alimentaires paraît moins bien contrôlée (Henderson et Sargent 1981). La relation entre les sources énergétiques des aliments et l'importance de la lipogenèse ainsi que les conséquences sur la teneur en lipides de la chair n'est pas clairement établie, même pour les Salmonidés comme la truite, dont la France est le premier producteur.

Si l'alimentation joue un rôle prépondérant sur les modifications de la composition lipidique des poissons, d'autres facteurs comme la température d'élevage doivent être pris en considération. En effet, chez ces animaux poikilothermes, la température est un régulateur majeur des besoins énergétiques et de l'utilisation métabolique des nutriments (Médale *et al* 1991). Cependant, les effets de la température du milieu sur les dépôts de lipides corporels demeurent controversés, en particulier pour ce qui concerne les capacités

de lipogenèse.

C'est dans ce contexte que nous avons étudié le contrôle nutritionnel de la genèse des dépôts lipidiques chez la truite arc-en-ciel en combinant des approches *in vivo* (utilisation de substrats marqués) et *in vitro* (mesures d'activités enzymatiques).

Nos travaux ont porté sur les effets du taux de lipides alimentaires sur leur utilisation métabolique, les capacités de lipogenèse *in vivo* à partir du glucose et la régulation de l'activité des principales enzymes de la lipogenèse (glucose-6-phosphate déshydrogénase, enzyme malique et synthétase des acides gras) par les sources d'énergie non protéiques de l'aliment et par la température.

1 / Effets des lipides alimentaires sur la genèse des dépôts lipidiques

Les poissons d'élevage sont généralement plus gras que les poissons sauvages, mais, comme on ne dispose que de peu de données relatives à l'alimentation en milieu naturel, ce type de comparaison a une signification limitée. Toutefois, il semble que cette différence soit liée à l'alimentation plus abondante et aussi plus énergétique (aliments à forte teneur en lipides en particulier) des poissons d'élevage.

En effet, chez de nombreuses espèces, les régimes à forte teneur en lipides conduisent à des modifications de la composition corporelle : on observe un accroissement des quantités de lipides corporels, accompagné d'une diminution de la teneur en eau sans qu'il y ait de variation de la teneur en protéines (Watanabe 1982, Greene et Selivonchick 1987). Les différents compartiments corporels ne réagissent pas de la même façon et l'importance des sites de stockage varie selon les espèces : chez les salmonidés, c'est principalement dans le tissu adipeux périviscéral et, dans une moindre mesure, dans le muscle que s'accumulent les lipides, alors que chez les espèces marines, les lipides sont stockés plutôt dans le foie, le cas extrême étant la morue (Sheridan 1988, Corraze et Kaushik 1999). Les mécanismes responsables de ces différences interspécifiques ne sont pas élucidés.

La captation des lipides par les tissus, qui est sous la dépendance de la lipoprotéine lipase, est un processus mal connu chez les poissons, même si la présence de cette enzyme a été démontrée dans différents tissus chez les Salmonidés (Sheridan 1988). Une étude ancienne réalisée chez la truite après ingestion forcée de lipides marqués au carbone 14 a montré que ces lipides étaient incorporés dans le foie et le muscle, avec des différences entre muscle blanc et muscle rouge (Robinson et Mead 1973). La captation des lipides dépend donc des tissus, l'importance relative de chaque tissu restant difficile à évaluer.

C'est dans ce contexte que nous avons étudié, chez la truite arc-en-ciel, la capacité des

différents tissus à incorporer les lipides alimentaires en fonction de l'équilibre protéine/lipide du régime.

L'utilisation métabolique des lipides alimentaires a été évaluée *in vivo* après administration orale d'un triglycéride marqué au ¹⁴C et mesure de la radioactivité retrouvée dans les lipides tissulaires 30 heures après l'ingestion. Cette étude a été réalisée avec du tripalmitate, l'acide palmitique étant un des acides gras majoritaires dans les huiles de poisson classiquement incorporées dans les aliments piscicoles. Trois régimes expérimentaux contenant respectivement 36 % de protéines et 6 % de lipides, 36 % de protéines et 22 % de lipides, 40 % de protéines et 22 % de lipides ont été testés sur des lots de truites (poids moyen initial : 100 g) élevées à la température constante de 18 ± 0,5 °C.

Les régimes riches en lipides (22 % vs 6 %) conduisent à une élévation de la teneur en lipides du muscle dorsal, du muscle ventral et du tractus digestif incluant les graisses périviscérales. Par contre, le taux protéique du régime (36 % vs 40 %) n'affecte pas la teneur en lipides tissulaires. Le pourcentage de radioactivité spécifique retrouvée dans les lipides des tissus entiers (figure 1) est plus élevé avec ces régimes (3 à 4 fois respectivement pour le muscle et le tube digestif). Cette incorporation plus importante s'effectue essentiellement dans la fraction lipides neutres (75 %).

Ces résultats confirment le rôle prépondérant du tube digestif dans le stockage des lipides alimentaires chez les Salmonidés, précédemment mis en évidence *in vitro* par Henderson et Sargent (1981). Ces auteurs ont montré que le tissu adipeux périviscéral avait une très forte capacité de captation et d'estérification de l'acide palmitique et ce d'autant plus que le régime était riche en lipides.

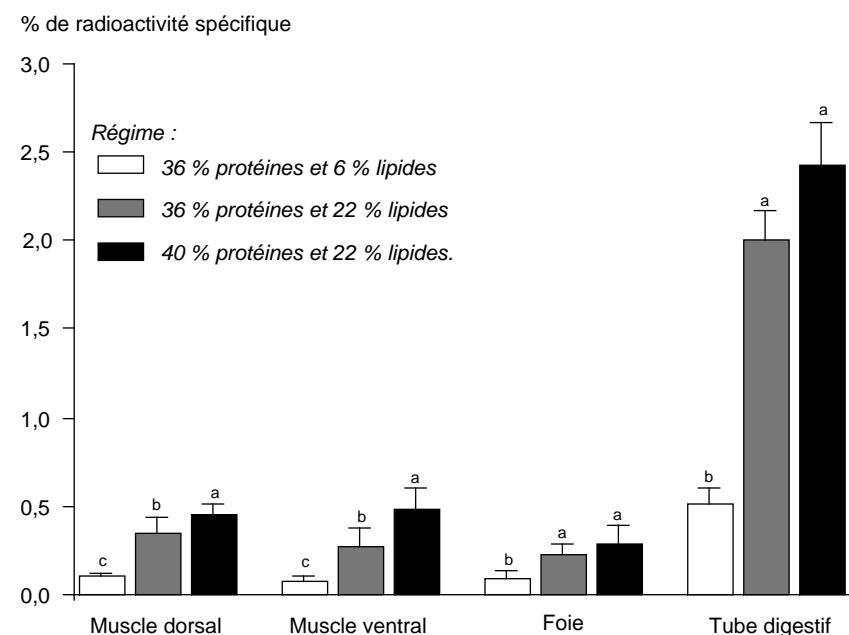
La distribution relative entre ces tissus de la radioactivité incorporée dans les lipides est identique quel que soit le régime. Le tube digestif est le tissu où l'on retrouve le maximum d'incorporation (66 à 70 %) contre environ 10 % dans les muscles et le foie. Ceci indique donc que les mécanismes de dépôt s'effectuent indépendamment du taux de lipides du régime, ce n'est que l'importance quantitative des dépôts qui varie avec la teneur en lipides des aliments.

Nos données montrent par ailleurs qu'une diminution du taux protéique des régimes riches en lipides permet de limiter les dépôts lipidiques dans le muscle (figure 1).

2 / Effet des glucides alimentaires sur la genèse des dépôts lipidiques

L'aptitude des poissons à utiliser les glucides comme source d'énergie est beaucoup plus faible que celle des vertébrés supérieurs. Leur alimentation en milieu naturel est pratiquement dépourvue de glucides. Les Salmonidés se caractérisent par leur faible capacité d'utilisation digestive des glucides

Figure 1. Evaluation de l'incorporation de ¹⁴C-tripalmitate dans les lipides tissulaires de la truite arc-en-ciel par le pourcentage de radioactivité spécifique retrouvé 30 heures après ingestion.



complexes comme l'amidon (Kaushik 1999). Toutefois, les traitements hydrothermiques qui conduisent à la gélatinisation de l'amidon permettent d'augmenter considérablement sa digestibilité (Bergot et Brèque 1983), le rendant ainsi disponible comme source d'énergie. L'emploi de sources glucidiques telles que les céréales ou les protéagineux, intéressantes d'un point de vue économique, dans les aliments pour poissons implique donc un traitement technologique préalable. Les poissons paraissent aussi peu adaptés à l'utilisation métabolique des sucres absorbés. Des phénomènes d'intolérance se manifestent au-delà d'un certain seuil d'incorporation de glucides digestibles dans l'aliment (20 à 40 % selon les espèces) (Kaushik 1999).

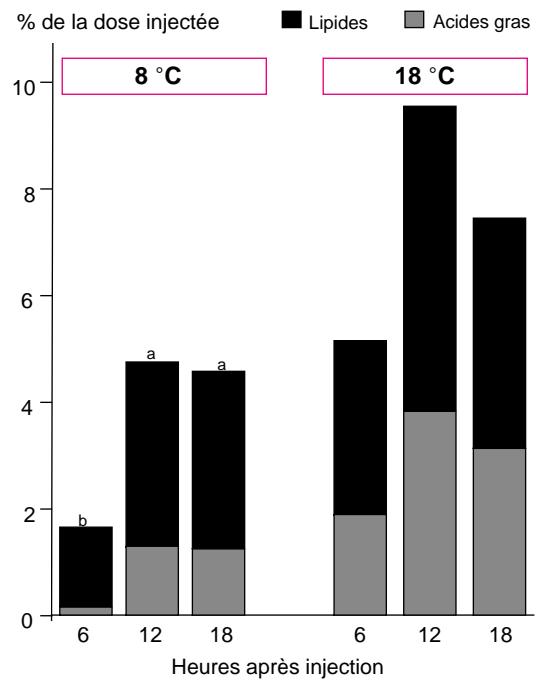
Différentes études ont montré que les glucides alimentaires, tout comme les lipides, permettent une épargne des protéines (Kaushik *et al* 1989, Médale *et al* 1991). Cependant, un accroissement des dépôts lipidiques corporels a été observé avec une alimentation riche en glucides digestibles chez la truite arc-en-ciel et la carpe (Kaushik *et al* 1989, Shimeno *et al* 1995b). Selon certains auteurs, la truite serait incapable de synthétiser des lipides à partir des glucides ingérés (Beamish *et al* 1986), alors que d'autres auteurs ont montré *in vivo* une synthèse de lipides à partir du glucose d'autant plus élevée que le régime est riche en glucides (Brauge *et al* 1995). La contribution des glucides à l'accrétion lipidique ainsi que les mécanismes impliqués demeurent controversés chez les poissons. C'est pourquoi nous avons réalisé une étude visant à évaluer la contribution du glucose à la genèse des dépôts lipidiques tissulaires chez la truite en fonction de la température d'élevage.

L'utilisation métabolique du glucose a été étudiée *in vivo* après injection intraveineuse d'une solution de glucose uniformément mar-

qué par le ^{14}C , 6 heures après le repas (soit au moment du pic de glycémie), chez des truites préalablement alimentées pendant 6 semaines avec un régime riche en glucides (20 % d'amidon digestible). La lipogenèse a été évaluée en mesurant la radioactivité retrouvée dans les lipides tissulaires (foie, muscle, tractus digestif incluant le tissu adipeux périviscéral et reste de l'animal) à différents temps après l'injection de façon à étudier l'aspect dynamique de la synthèse des lipides à partir du glucose. L'effet de la température d'élevage a été estimé en réalisant deux expériences successives à 8° et à 18 °C.

La synthèse de lipides à partir du glucose est maximale 12 heures après l'injection et elle est plus élevée chez les truites à 18 °C qu'à 8 °C (figure 2). Le pourcentage de radioactivité retrouvée dans les lipides corporels est de 10 % de la dose injectée à 18 °C contre 5 % à 8 °C. Ces valeurs sont peu élevées ce qui indique que les capacités de lipogenèse à partir du glucose sont faibles chez la truite, mais qu'elles existent néanmoins. Ce résultat est en accord avec les données obtenues *in vitro* chez la même espèce par Henderson et Sargent (1981). Ces auteurs ont mis en évidence, sur des coupes de foie, une incorpora-

Figure 2. Evaluation de la néosynthèse des lipides à partir du ^{14}C -glucose par le pourcentage de radioactivité injectée retrouvé dans les lipides corporels de la truite arc-en-ciel.



tion de glucose marqué dans les triglycérides. Cependant cette lipogenèse à partir du glucose est beaucoup plus faible que celle observée à partir d'autres précurseurs (alanine, acide palmitique).

Le pourcentage de radioactivité liée aux acides gras suit les mêmes variations que pour les lipides totaux. La néosynthèse est plus élevée à 18 °C : 40 % de la radioactivité est liée aux acides gras contre seulement 10 %

à 8 °C. Ces données montrent que seule une partie du glucose sert de précurseur pour la synthèse *de novo* d'acides gras, l'autre partie servant de source carbonée pour la formation de la fraction glycérol des lipides. Selon Henderson et Sargent (1981), il semble que le rôle du glucose soit différent selon le tissu considéré, avec, dans le tissu adipeux, une incorporation uniquement dans la fraction glycérol, alors que dans le foie il participe à la néosynthèse des acides gras.

La distribution relative de la radioactivité entre les différents tissus étudiés montre que la proportion de lipides marqués retrouvés dans le foie est trois fois plus importante chez les animaux élevés à 18 °C comparé à 8 °C, alors qu'à basse température, les lipides marqués sont trouvés en majorité dans le muscle (25 %) et le "reste" (50 %). La proportion de lipides marqués retrouvés dans le tube digestif est relativement faible (14 % des lipides corporels synthétisés aux deux températures). Ceci semble indiquer que les lipides synthétisés à partir du glucose sont préférentiellement transportés vers les tissus utilisateurs plutôt que vers les sites de stockage.

Les différences observées dans la répartition entre tissus en fonction de la température suggèrent que les lipides néosynthétisés dans le foie sont redistribués vers les tissus plus rapidement à 8 °C qu'à 18 °C. Il semble donc que la température affecte le transport des lipides. Chez les poissons, tout comme chez les mammifères, les lipides sont véhiculés par les lipoprotéines et le foie est l'interface entre les systèmes de transport des lipides alimentaires et des lipides endogènes (Sheridan 1988). Une étude réalisée chez la truite arc-en-ciel avait montré que la sécrétion hépatique des VLDL (Very Low Density Lipoprotein) est plus élevée à basse température (Wallaert et Babin 1994), ce qui corrobore nos observations.

Par ailleurs, nos données montrent que, chez la truite, la néosynthèse des lipides à partir du glucose est plus importante à la température la plus haute. De même, chez la carpe et chez le bar, une augmentation de la néosynthèse hépatique des acides gras a été observée lorsque la température augmente (Farkas et Csengeri 1976, Rombaut 1982). Ces résultats semblent donc indiquer un effet stimulant de la température sur la lipogenèse.

3 / Régulation de l'activité des enzymes de la lipogenèse par l'alimentation et la température

Chez les poissons, la régulation de la lipogenèse par l'alimentation semble moins bien contrôlée que chez les mammifères. Ainsi, chez le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)), il a été montré que trois semaines d'adaptation sont nécessaires pour conduire à des variations d'activité des enzymes de la lipogenèse en réponse à des changements de régime alimentaire (Lin *et al* 1977b).

Un effet inhibiteur du taux de lipides alimentaires sur l'activité des enzymes de la lipogenèse a été observé chez différentes espèces de poissons marins : saumon coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)) (Lin *et al* 1977a et 1977c), saumon atlantique (*Salmo salar*, L) (Arnesen *et al* 1993), sériole (*Seriola quinqueradiata*) (Shimeno *et al* 1996), et de poissons d'eau douce : poisson chat (*Ictalurus punctatus*) (Likimani et Wilson 1982), tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) (Shimeno *et al* 1993), carpe commune (*Cyprinus carpio*) (Shimeno *et al* 1995a). Cependant, un tel effet n'a pas été retrouvé chez le poisson chat sud américain (*Pimeodus maculatus*) (Warman et Bottino 1978). Chez la truite arc-en-ciel, Henderson et Sargent (1981) n'ont pas observé de variations du taux de synthèse des acides gras pour des teneurs en lipides comprises entre 2 et 10 %. Chez cette même espèce, l'activité de la glucose-6-phosphate déshydrogénase n'est pas affectée lorsque le taux de lipides alimentaires varie de 5 à 10 %, par contre elle diminue avec un régime à 20 % de lipides (Jürrss *et al* 1985). Ainsi, chez les poissons, il semble que de fortes variations dans le taux de lipides alimentaires soient nécessaires pour induire des modifications de l'activité des enzymes lipogéniques, contrairement à la plupart des mammifères, chez qui la synthèse *de novo* des acides gras est inhibée par des teneurs en lipides beaucoup plus faibles (3-4 %) (Chilliard 1993).

Chez la carpe commune, le poisson chat et la truite arc-en-ciel, l'activité des enzymes de la lipogenèse est stimulée par de forts taux de glucides alimentaires (Hilton et Atkinson 1982, Likimani et Wilson 1982, Shimeno *et al* 1995b). A l'inverse, chez le saumon atlantique, aucune corrélation n'a pu être établie entre l'activité de ces enzymes et la quantité de glucides ingérés (Arnesen *et al* 1993).

L'objectif de l'une des études que nous avons réalisées était de rechercher les effets des sources d'énergie non protéique du régime (lipides, glucides) sur les dépôts lipidiques et la lipogenèse. L'activité des trois principales enzymes de la lipogenèse : glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6PD), enzyme malique et synthétase des acides gras a été mesurée dans le foie. Trois régimes expérimentaux ont été testés pendant 6 semaines. Ces régimes contenaient différentes proportions de lipides et de glucides (régime A : 23,5 % amidon gélatinisé et 9 % lipides, régime B : 16 % amidon gélatinisé et 18 % lipides, régime C : 16 % amidon cru et 18 % lipides) de façon à évaluer les effets du taux de glucides (régime B *vs* régime C), du taux de lipides (régime A *vs* régime B) et de l'effet combiné des deux (régime A *vs* régime C). Deux expériences successives ont été réalisées à 8 ° et 18 °C afin d'apprécier l'effet de la température d'élevage.

Quel que soit le régime alimentaire, l'activité de l'enzyme malique est 5 à 6 fois plus faible que celle de la G6PD et elle ne varie ni avec le régime, ni avec la température. La G6PD est donc, chez la truite, la principale voie de production d'équivalents réducteurs (NADPH) tout comme chez le saumon (Lin *et*

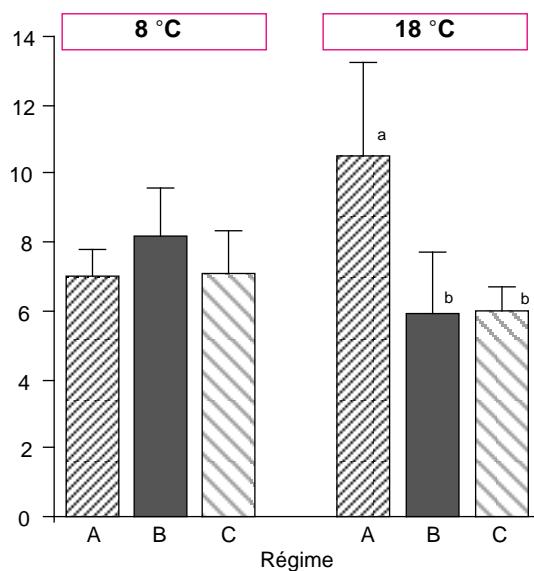
al 1977a et 1977b) ou le bar (Dias *et al* 1998).

La teneur du régime en glucides ne modifie pas l'activité de la G6PD, quelle que soit la température (figure 3). Cependant, lorsque l'activité est exprimée en UI/100 g de poisson, de façon à s'affranchir des variations de l'indice hépatosomatique (rapport du poids du foie sur le poids du poisson), on note une activité plus élevée avec le régime B qu'avec le régime C, qui a une moindre teneur en glucides digestibles. L'activité de la synthétase des acides gras est également plus élevée avec le régime B, mais uniquement à 8 °C. Ces résultats sont donc en accord avec l'effet stimulant de forts taux de glucides alimentaires sur l'activité des enzymes de la lipogenèse précédemment observé par plusieurs auteurs (Hilton et Atkinson 1982, Likimani et Wilson

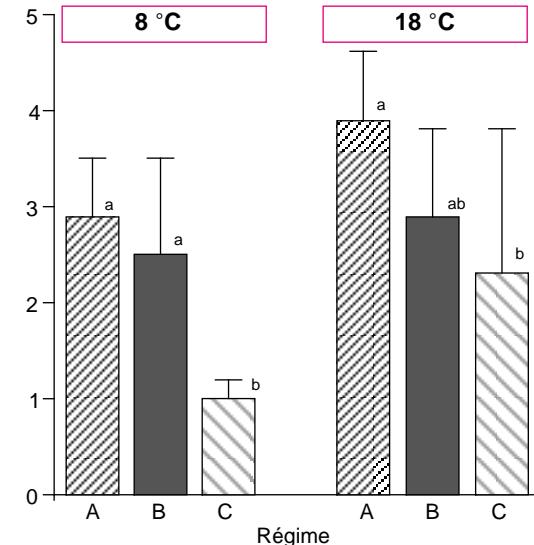
Figure 3. Activité des principales enzymes de la lipogenèse dans le foie de la truite arc-en-ciel en fonction du régime alimentaire et de la température d'élevage.

Régimes : A = 23,5 % amidon gélatinisé et 9 % lipides, B = 16 % amidon gélatinisé et 18 % lipides, C = 16 % amidon cru et 18 % lipides.

Glucose-6-phosphate déshydrogénase (UI / g de foie)



Synthétase des acides gras (mUI / g de foie)



1982, Shimeno *et al* 1995b). Cependant cet effet est moins net dans notre étude car les variations du taux de glucides dans les régimes étaient de moindre importance.

L'augmentation de la teneur en lipides des aliments (régimes B et C comparés au régime A) conduit à une élévation de la teneur en lipides du muscle et du tube digestif. En outre, dans ces tissus, les teneurs en lipides sont plus élevées à 8 °C qu'à 18 °C, surtout en ce qui concerne le tube digestif. L'activité de la G6PD est diminuée à 18 °C avec le régime B (18 % lipides) comparé au régime A. La même tendance est observée pour la synthétase des acides gras, bien que la différence ne soit pas significative (figure 3). A 8 °C, l'activité de ces enzymes n'est pas modifiée. Ces données confirment bien la moins bonne régulation de la lipogenèse par les lipides alimentaires chez les poissons comparés aux mammifères. Par contre, on note un effet cumulé de l'augmentation des lipides alimentaires et de la diminution du taux de glucides sur l'activité de la synthétase des acides gras, qui est minimale avec le régime C aux deux températures. Cette action combinée des lipides et des glucides alimentaires sur la lipogenèse a été précédemment décrite par plusieurs auteurs chez d'autres espèces (Lin *et al* 1977a et 1977c, Likimani et Wilson 1982, Shimeno *et al* 1993).

Ces résultats montrent donc que l'augmentation des teneurs en lipides tissulaires avec les régimes riches en lipides (18 %) est essentiellement liée à un dépôt de lipides d'origine alimentaire dans le muscle et le tube digestif, ce qui confirme le rôle de ces tissus comme sites de stockage des lipides chez la truite arc-en-ciel.

Par ailleurs, l'activité plus faible de la synthétase des acides gras à basse température suggère que les teneurs en lipides corporels, plus élevées à 8 °C qu'à 18 °C, sont la résultante d'un dépôt accru de lipides alimentaires à basse température.

Les effets de la température du milieu sur la lipogenèse demeurent controversés chez les poissons. Des travaux sur hépatocytes de truite arc-en-ciel ont montré que la synthèse *de novo* des acides gras à partir de précurseurs marqués était plus élevée à basse qu'à haute température (Hazel et Sellner 1979) alors que dans d'autres études aucun effet de la température d'élevage n'a été trouvé (Hazel et Prosser 1979, Voss et Jankowsky 1986). Par contre, un effet stimulant de la température sur la néosynthèse des acides gras a été observé dans le foie chez la carpe (Farkas et Csengeri 1976) et chez le bar (Rombaut 1982). Nos résultats chez la truite arc-en-ciel, montrent que la lipogenèse *in vivo* à partir du glucose et l'activité de la synthétase des acides gras sont plus élevées à 18 °C qu'à 8 °C. Des différences entre espèces, stade de développement mais surtout alimentation, peuvent expliquer cette disparité dans les résultats.

Conclusion

Les poissons se différencient des mammifères par leur richesse en acides gras polyinsaturés de la série n-3 qui conditionne leur valeur diététique, mais également par les sites de stockage des lipides. L'alimentation est un facteur qui joue un rôle prépondérant sur les modifications de composition corporelle des poissons, en particulier sur les dépôts lipidiques qui sont étroitement impliqués dans la qualité des produits aquacoles.

Chez la truite arc-en-ciel, l'importance quantitative des dépôts lipidiques corporels varie avec la teneur du régime en lipides, mais les mécanismes de dépôts sont identiques quel que soit le taux de lipides alimentaires. Le tissu adipeux périviscéral est le site préférentiel de stockage des lipides chez cette espèce avec, dans une moindre mesure, le muscle.

Les régimes riches en glucides digestibles conduisent à une augmentation de la quantité de lipides corporels, qui semble plus liée à une épargne des lipides par les glucides qu'à une synthèse *de novo* de lipides. En effet, les capacités de néosynthèse des lipides à partir du glucose sont faibles chez la truite. Par ailleurs, l'activité des enzymes de la lipogenèse est régulée à la fois par les teneurs en lipides et glucides des régimes mais, cette régulation est moins efficace chez les poissons que chez les autres espèces.

Les lipides alimentaires semblent principalement orientés vers les sites de stockage alors que les lipides néosynthétisés vont davantage vers les tissus utilisateurs de la truite arc-en-ciel.

Plus que la nature des sources d'énergie, la prise en compte de l'équilibre protéineénergie du régime apparaît primordiale afin de limiter l'adiposité chez cette espèce.

En outre, la température d'élevage interagit avec les facteurs alimentaires sur les mécanismes impliqués dans la constitution des dépôts lipidiques. Cependant, les données demeurent controversées. Il semble que la température du milieu n'ait pas d'effet direct sur les teneurs en lipides corporels. C'est un effet indirect, lié, en milieu naturel, à la disponibilité en nourriture, et en conditions d'élevage à la prise alimentaire qui est plus importante lorsque la température augmente.

Un des atouts de l'aquaculture est donc la possibilité de moduler la composition des poissons par une alimentation adaptée dans des conditions contrôlées. Ceci ouvre de nombreuses perspectives pour l'amélioration et la maîtrise de la qualité des produits aquatiques afin de satisfaire les exigences des consommateurs.

Références

- Ackman R.G., 1995. Composition and nutritional value of fish and shellfish lipids. In : A. Ruiter (ed), Fish and Fishery Products, 117-156. CAB International.
- Arnesen P., Krogdahl A., Kristiansen I.Ø., 1993. Lipogenic enzyme activities in liver of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). Comp. Biochem. Physiol., 105B, 541-546.
- Beamish F.W.H., Hilton J.W., Niimi E., Slinger S.J., 1986. Dietary carbohydrate and growth, body composition and heat increment in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Fish Physiol. Biochem., 1, 85-91.
- Bergot F., Brèque J., 1983. Digestibility of starch by rainbow trout: effects of the physical state of starch and the intake level. Aquaculture, 34, 203-212.
- Brauge C., Corraze G., Médale F., 1995. Effect of dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxydation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater. Comp. Biochem. Physiol., 111B, 117-124.
- Chilliard Y., 1993. Dietary fat and adipose tissue metabolism in ruminants, pigs and rodents: a review. J. Dairy Sci., 76, 3897-3931.
- Corraze G., Kaushik S.J., 1999. Les lipides des poissons marins et d'eau douce. O.C.L., 6, 111-115.
- Cowey C.B., 1993. Some effects of nutrition on flesh quality of cultured fish. In : S. Kaushik and P. Luquet (eds), Fish Nutrition in Practice. Proc. IV Int. Symp. Fish Nutrition and Feeding, 227-236. INRA, Paris.
- Dias J., Alvarez M.J., Diez A., Arzel J., Corraze G., Bautista J.M., Kaushik S.J., 1998. Regulation of hepatic lipogenesis by dietary protein/energy in juvenile European seabass (*Dicentrarchus labrax*). Aquaculture, 161, 169-186.
- Farkas T., Csengeri I., 1976. Biosynthesis of fatty acids by the carp, *Cyprinus carpio* L., in relation to environmental temperature. Lipids, 11, 401-407.
- Greene D.H.S., Selivonchick D.P., 1987. Lipid metabolism in fish. Prog. Lip. Res., 26, 53-85.
- Hazel J.R., Prosser C.L., 1979. Incorporation of 1^{14}C -acetate into fatty acids and sterols by isolated hepatocytes of thermally acclimated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Comp. Physiol., 134, 321-329.
- Hazel J.R., Sellner P.A., 1979. Fatty acid and sterol synthesis by hepatocytes of thermally acclimated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Zool., 209, 105-113.
- Henderson R.J., Sargent J., 1981. Lipid biosynthesis in rainbow trout, *Salmo gairdnerii*, fed diets differing in lipid content. Comp. Biochem. Physiol., 69C, 31-37.
- Hilton J.W., Atkinson J.L., 1982. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to increasing levels of available carbohydrate in practical trout diets. Br. J. Nutr., 47, 597-607.
- Jürss K., Bittorf T., Volker T., 1985. Influence of salinity and ratio of lipid to protein in diets on certain enzyme activities in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). Comp. Biochem. Physiol., 81B, 73-79.
- Kaushik S.J., 1999. Nutrition glucidique : intérêt et limites des apports de glucides. In : J. Guillaume, S.J. Kaushik, P. Bergot et R. Métailler (eds), Nutrition et alimentation des poissons et crustacés, 171-186. INRA, Paris.
- Kaushik S.J., Médale F., Fauconneau B., Blanc D., 1989. Effects of digestible carbohydrates on protein/energy utilization and on glucose metabolism in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Aquaculture, 79, 63-74.
- Likimani T.A., Wilson R.P., 1982. Effects of diet on lipogenic enzyme activities in channel catfish hepatic and adipose tissue. J. Nutr., 112, 112-117.
- Lin H., Romsos D.R., Tack P.I., Leveille G.A., 1977a. Influence of dietary lipid on lipogenic enzyme activities in Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)). J. Nutr., 107, 846-854.
- Lin H., Romsos D.R., Tack P.I., Leveille G.A., 1977b. Effects of fasting and feeding various diets on hepatic lipogenic enzymes activities in Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)). J. Nutr., 107, 1477-1483.
- Lin H., Romsos D.R., Tack P.I., Leveille G.A., 1977c. Influence of diet on in vitro and in vivo rates of fatty acid synthesis in Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)). J. Nutr., 107, 1677-1682.
- Médale F., Aguirre P., Kaushik S.J., 1991. Utilization of dietary carbohydrates by rainbow trout at two water temperatures. In : Energy Metabolism of Farm Animals, EAAP N° 58, 391-395.
- Robinson J.S., Mead J.F., 1973. Lipid absorption and deposition in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Can. J. Biochem., 51, 1050-1058.
- Rombaut A., 1982. Contribution à l'étude du métabolisme intermédiaire chez le loup (*Dicentrarchus labrax*), influence de la température et de la salinité sur l'utilisation du glucose et de l'acide glutamique. Thèse, UER des Sciences Exactes et Naturelles, Univ. Clermont II.
- Sheridan M.A., 1988. Lipid dynamics in fish: Aspects of absorption, transportation, deposition and mobilisation. Comp. Biochem. Physiol., 90B, 679-690.
- Shimeno S., Ming D.C., Takeda M., 1993. Metabolic response to dietary carbohydrate to lipid ratios in *Oreochromis niloticus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 59, 827-833.
- Shimeno S., Kheyali D., Shikata T., 1995a. Metabolic response to dietary lipid to protein ratios in common carp. Fisheries Sci., 61, 977-980.
- Shimeno S., Kheyali D., Shikata T., 1995b. Metabolic response to dietary carbohydrate to protein ratios in common carp. Fisheries Sci., 61, 277-281.
- Shimeno S., Hosokawa H., Takeda M., 1996. Metabolic response of juvenile yellowtail to dietary carbohydrate to lipid ratios. Fisheries Sci., 62, 945-949.
- Voss B., Jankowsky H.D., 1986. Temperature dependence of lipogenesis in isolated hepatocytes from rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Comp. Biochem. Physiol., 83B, 13-22.
- Wallaert C., Babin P.J., 1994. Effects of temperature variations on dietary lipid absorption and plasma lipoprotein concentrations in trout (*Oncorhynchus mykiss*). Comp. Biochem. Physiol., 109B, 473-487.

Walton M.J., Cowey C.B., 1982. Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73B, 59-79.

Warman A.W., Bottino N.R., 1978. Lipogenic activity of catfish liver, lack of response to dietary changes and

insulin administration. *Comp. Biochem. Physiol.*, 59B, 153-161.

Watanabe T., 1982. Lipid nutrition in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73B, 3-15.

Abstract

Nutritional control of lipid deposition in rainbow trout: effect of rearing temperature.

In the light of bibliographic and personal data, this paper is aimed at summarising the knowledge of the dietary regulation of mechanisms involved in fat deposition in the rainbow trout.

Dietary lipid levels affect quantitative body lipid deposition in the rainbow trout, but the mechanisms are similar whatever the dietary treatment. Perivisceral adipose tissue is the main lipid storage site in this species.

Carbohydrate rich diets lead to an increase in body lipids which seems to be more related to a lipid sparing effect by carbohydrates than to de novo lipid synthesis. In fact, the ability of the rainbow trout to synthesise lipids from glucose is low.

The regulation of lipogenic enzyme activity is less efficient in fish than in higher vertebrates. Variations in dietary lipid levels higher than 10% are needed to induce significant changes in enzyme activities. A cumulative effect of dietary lipids and carbohydrates on hepatic lipogenesis is also observed.

Rearing temperature interacts with dietary factors on the mechanisms involved in body lipid deposition: in the rainbow trout, lipid transport becomes faster at low temperatures whereas the lipid synthesis capacity is lower at 8° than at 18°C.

CORRAZE G., LARROQUET L., MÉDALE F., 1999. Alimentation et dépôts lipidiques chez la truite arc-en-ciel, effet de la température d'élevage. INRA Prod. Anim., 12, 249-256.