

G. CHOUBERT

INRA

Station d'Hydrobiologie
Unité de Nutrition des Poissons
64310 Saint-Pée-sur-Nivelle

La pigmentation des Salmonidés : Dynamique et facteurs de variations

La pigmentation de la peau et de la chair des salmonidés, facteur de qualité, est recherchée tant par les pêcheurs et les gastronomes que par les pisciculteurs souhaitant améliorer leurs produits. Aujourd'hui on sait que la pigmentation rouge des truites et saumons sauvages est due aux pigments caroténoïdes. Toutefois, cette pigmentation est sous la dépendance de nombreux facteurs : intrinsèques propres au poisson et externes d'origine alimentaire.

La couleur des poissons est due à la réflexion corporelle de certaines des longueurs d'onde qui composent la lumière blanche incidente, les autres longueurs d'onde étant absorbées. Cette absorption est due à la nature physique ou à la composition chimique de leurs surfaces. On parle alors, dans ce dernier cas, de couleur pigmentaire, c'est-à-dire de couleur due à un ou plusieurs pigments (Chibon 1967).

La pigmentation rouge des salmonidés est due aux pigments caroténoïdes.

Ce n'est qu'à partir des années trente que la nature de ces composés a éveillé l'intérêt des

chercheurs qui ont commencé à isoler et doser les pigments caroténoïdes chez les salmonidés.

1 / Les caroténoïdes

Les caroténoïdes sont des substances polyéniques caractérisées par un système de doubles liaisons conjuguées (figure 1). Leur structure résulte d'une composition systématique : huit éléments isopréniques rangés symétriquement autour d'une double liaison centrale pour former un tétraterpène (terpène = C10), c'est-à-dire une molécule en C40. Les deux groupes méthyles les plus rapprochés du centre de la molécule sont en position 1:6. Les autres, exceptés les groupes méthyles terminaux, se trouvent en position 1:5. Dans cette famille de composés bicycliques, les deux éléments isopréniques terminaux forment des cycles, à l'intérieur desquels la position des doubles liaisons varie, donnant lieu à des cycles de type α ou β .

Le squelette central peut aussi porter différentes fonctions semblables à celles des groupes terminaux ou subir simplement des réarrangements dans les doubles liaisons. Dans ce dernier cas, on obtient des cis-isomères. Le nombre de doubles liaisons conjuguées varie de 7 à 15 mais le nombre 11 prédomine dans les caroténoïdes de poissons. Cette structure chimique particulière montre l'existence possible d'un grand nombre de stéréoisomères. Dans la nature les isomères tout-trans sont les plus abondants. Cependant, l'analyse

Résumé

Les caroténoïdes sont largement répandus chez les poissons. Ces pigments liposolubles colorent en rouge, orangé ou jaune les téguments et différents tissus ou organes, essentiellement le muscle et les gonades. Ces pigments se trouvent sous diverses formes, libres ou estérifiées.

La fixation des pigments caroténoïdes par les poissons est sous la dépendance de nombreux facteurs : intrinsèques, propres au poisson et externes, dus à l'aliment. Les poissons ne sont pas capables de synthétiser les caroténoïdes *de novo* et doivent donc les trouver dans leur alimentation. Dans la nature, la couleur rouge des truites et saumons provient d'une alimentation riche en invertébrés dont le pigment dominant est l'astaxanthine. En pisciculture intensive, il est nécessaire de complémenter ou de supplémenter les aliments en caroténoïdes. Compte tenu de leur structure chimique, le problème de la stabilité des caroténoïdes dans les aliments composés se pose. De plus, la durée et les conditions de stockage peuvent apporter des modifications difficilement prévisibles en raison de la diversité des formules alimentaires et des conditions de fabrication et de transport.

Figure 1. Formules développées de quelques caroténoïdes fréquemment identifiés chez les salmonidés.

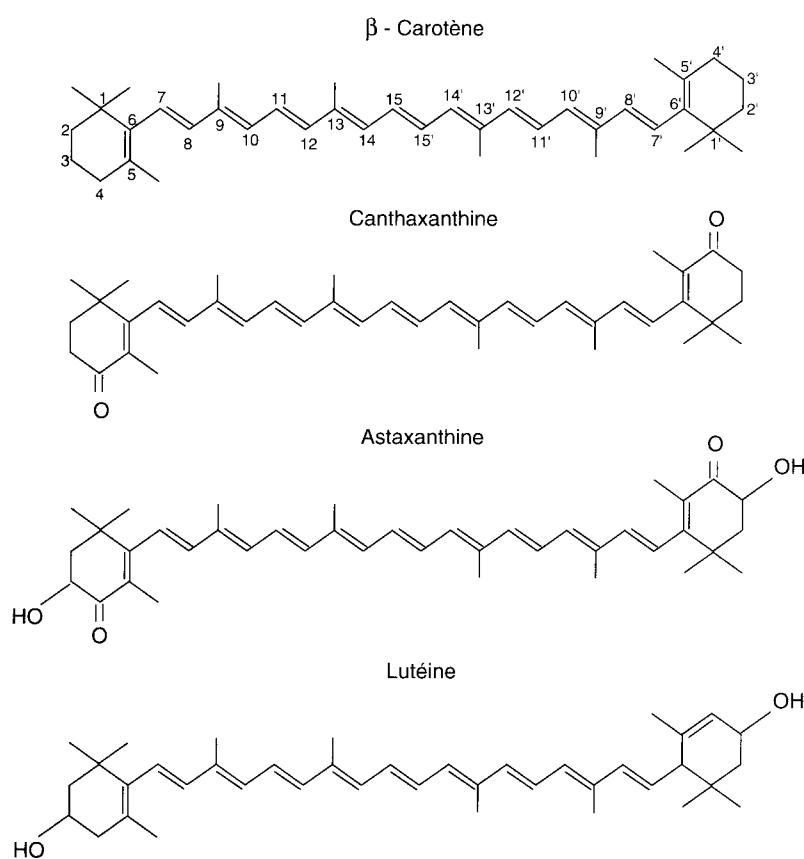
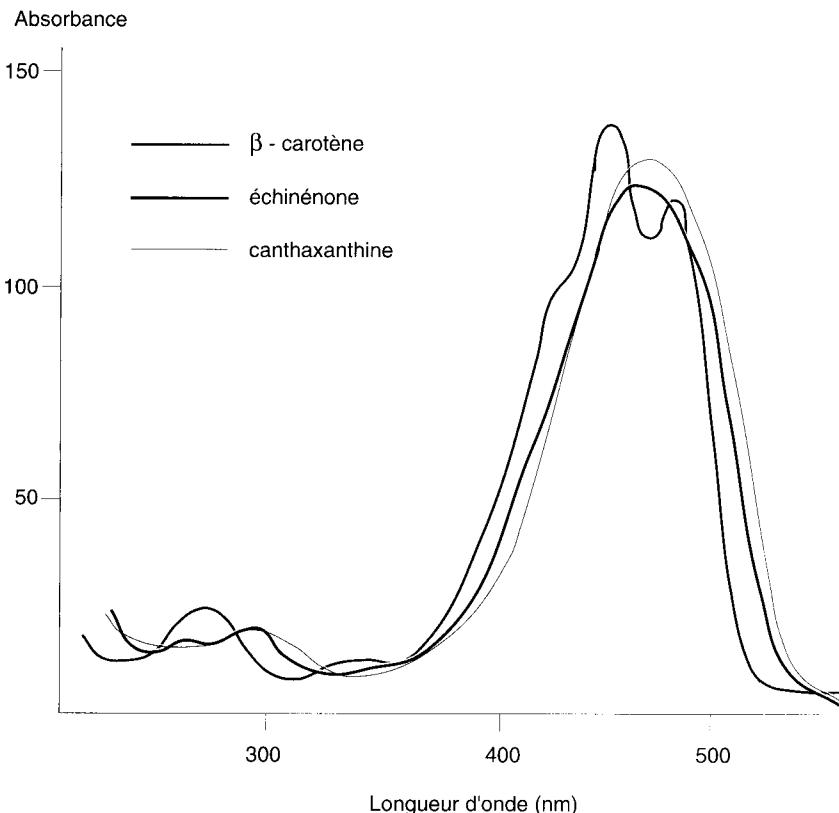


Figure 2. Spectre d'absorption dans l'éther de pétrole du β -carotène, de l'échinénone et de la canthaxanthine. L'introduction de groupes cétoniques dans la molécule entraîne la modification de la forme caractéristique du spectre des caroténoïdes.



a mis en évidence des formes cis-trans en proportion non négligeable. La présence de nombreuses doubles liaisons est aussi la cause de l'instabilité qui caractérise ces pigments. Les caroténoïdes sont facilement détruits et deviennent incolores sous l'action de températures élevées, de la lumière, de l'oxygène et des acides.

Les caroténoïdes ont un spectre d'absorption caractéristique : un pic médian principal accompagné de plusieurs pics secondaires. C'est le pic médian qui sert au calcul du coefficient d'extinction spécifique. Cependant, la position du maximum d'absorption est sensiblement influencée par la pureté du pigment et la nature du solvant utilisé. C'est pourquoi les indices diffèrent souvent d'un auteur à l'autre. La forme du spectre et la position du maximum d'absorption permet de définir le nombre de doubles liaisons, le type de substituant et la nature de l'isomère. A titre d'exemple, les spectres de trois caroténoïdes (β -carotène, échinénone et canthaxanthine) sont représentés sur la figure 2. Leur étude permet de préciser :

- Le nombre de doubles liaisons

L'augmentation du nombre de doubles liaisons entraîne un déplacement du maximum d'absorption vers les plus grandes longueurs d'onde (déplacement bathochrome) ;

- Le type de substituant

L'introduction d'une fonction cétonique dans le cycle modifie la forme du spectre caractéristique à trois pics (perte de la structure fine) ;

- La nature de l'isomère

La forme cis se caractérise par l'apparition d'un pic 140 nm en deçà du maximum d'absorption.

2 / Nature des caroténoïdes des salmonidés

Les premières recherches ont été limitées par les moyens d'investigation et de caractérisation des caroténoïdes. Les études sur les lipochromes des poissons étaient basées sur des observations spectrales suivies quelquefois d'essais de séparation des pigments à l'aide de différents solvants. C'est pourquoi dans la plupart des analyses effectuées autrefois, seuls les composés majeurs ont été identifiés. Aujourd'hui, les techniques, physiques et chimiques, souvent à l'échelle de la microquantité (10^{-3} à 10^{-4} g) d'une part, et le nombre important de composés de référence synthétisés en chimie organique d'autre part, permettent l'identification de pigments isolés en très petites quantités.

D'une façon générale, les poissons d'eau douce ou amphihalins ont des compositions en pigments caroténoïdes plus complexes que celles des poissons marins (Hirao 1967). Le

nombre total de caroténoïdes déterminés chez les salmonidés est relativement faible (une trentaine environ) comparé au nombre de caroténoïdes totaux des végétaux (plus de 350).

La structure de quelques caroténoïdes couramment rencontrés chez les salmonidés est représenté dans la figure 1. On distingue en particulier :

- Le β -carotène (β,β -carotène)

Ce caroténoïde fait partie des substances naturelles les plus répandues. Sa structure présente deux cycles β -ionone terminaux. Il a été signalé tant dans la peau que dans le muscle de la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss* (1) (Thommen et Gloor 1965, Choubert et Luquet 1975).

- La cryptoxanthine (β,β -carotène-3-ol)

Un groupe hydroxyle en position 3 (Kühn et Grundmann 1933) caractérise ce pigment qui a été mis en évidence dans le muscle de la truite fario, *Salmo fario* (Czeczuga 1979) et dans la peau de la truite arc-en-ciel (Choubert 1979).

- La canthaxanthine (β,β -carotène-4,4'-dione)

Ce pigment possède deux groupes cétoniques en position 4 et 4' (Haxo 1950). Il a été fréquemment mentionné chez les salmonidés sauvages (Thommen et Gloor 1965, Czeczuga 1979). Synthétisée industriellement (Isler *et al* 1958), la canthaxanthine est utilisée en pisciculture intensive.

- L'astaxanthine (3,3'-dihydroxy- β,β -carotène 4,4'-dione)

Ce pigment rouge possède deux groupes hydroxyles en position 3 et 3' et deux groupes cétoniques en position 4 et 4' (Kuhn et Sorensen 1938). C'est le pigment naturel des salmonidés. Ce pigment peut se trouver sous forme libre ou sous forme estérifiée (Choubert et Luquet 1975, Schiedt *et al* 1986), tant dans la peau que dans le muscle (Choubert 1979). Aujourd'hui, la forme libre, synthétisée industriellement (Kienzle et Mayer 1978), est utilisée en pisciculture intensive.

- La zéaxanthine (β,β -carotène-3,3'-diol)

Ce pigment est caractérisé par la présence de deux groupements hydroxyles en position 3 et 3' (Karrer et Jucker 1950). Chez les salmonidés, la zéaxanthine a été mise en évidence chez la truite arc-en-ciel (Hata et Hata 1975, Choubert 1979) et le saumon atlantique, *Salmo salar* (Czeczuga 1975).

- La lutéine (β,ε -carotène-3,3'-diol)

Ce pigment caroténoïde possède une structure de type α -carotène (Karrer et Jucker 1950). Assez fréquemment identifié chez les salmonidés, tant dans la peau que dans le muscle (Steven 1947, Hata et Hata 1975,

Choubert 1979), la lutéine peut se trouver sous forme libre ou estérifiée.

D'autres caroténoïdes sont plus rarement détectés et généralement en quantités réduites. Certains d'entre eux correspondent à des intermédiaires importants dans le métabolisme pigmentaire. Leur faible concentration, ou même, dans certains cas, leur absence apparente, serait due à la rapidité de leur transformation (Gilchrist et Green 1960). Dans ce groupe, on peut citer :

- La taraxanthine (5,6-époxy-5- β -dihydro- β,ε -carotène-3,3'-diol)

Ce pigment est quelquefois mentionné chez les salmonidés (Peterson *et al* 1966, Czeczuga 1979).

- L'échinénone (β,β -carotène-4-one)

Un groupe cétonique en position 4 caractérise ce pigment. Sa présence a surtout été notée dans la peau de la truite arc-en-ciel (Choubert et Luquet 1975, Choubert 1979).

- L'hydroxyéchinénone (4'-hydroxy- β,β -carotène-4-one)

Ce pigment, qui possède un groupement hydroxyle supplémentaire en position 4' par rapport à l'échinénone, a été identifié dans la peau de la truite fario (Czeczuga 1979).

- L' α -carotène (β,ε -carotène)

Il a été observé chez la truite arc-en-ciel (Savolainen et Gyllenberg 1970).

3 / Distribution des caroténoïdes chez les salmonidés

Les poissons accumulent les caroténoïdes essentiellement dans la peau, le muscle et les gonades. De ce fait, les autres tissus et organes ont été peu étudiés. Les quantités de pigments présentes dans l'animal entier et les différents organes ou tissus varient avec l'individu, l'âge, le sexe et l'époque de l'année (Hirao 1967).

Dans la peau, les pigments sont accumulés dans les chromatophores, cellules étoilées ou ramifiées, dont on distingue deux types selon la nature des pigments qu'elles renferment : les érythrophores, cellules à pigment rouge (astaxanthine) et les xanthophores, cellules à pigment jaune (lutéine). D'une taille de 8 μm , ces chromatophores ont des teneurs en pigments de l'ordre de 200 à $340 \times 10^{-12} \text{ g}$ pour les érythrophores et de 11 à $28 \times 10^{-12} \text{ g}$ pour les xanthophores (Steven 1948). Si, au niveau de la ligne latérale des poissons, on ne trouve que des érythrophores largement étalés, le plus souvent les deux types cellulaires sont présents dans une même région (Bagnara 1966). Les chromatophores sont situés dans le derme où ils constituent une première couche de cellules sous la

Les poissons accumulent les caroténoïdes dans la peau, le muscle et les gonades, de façon variable selon l'individu, l'âge, le sexe et l'époque de l'année.

(1) Les noms précédents de la truite arc-en-ciel ont été : *Salmo irideus* puis *Salmo gairdneri*

couche limitante (*membrana terminans*) et une seconde à la limite du derme et de l'hypoderme (Bertin 1958).

L'origine des cellules pigmentaires est longtemps restée inconnue car il est impossible de les reconnaître tant qu'elles ne contiennent pas encore leurs pigments caractéristiques. Aujourd'hui, on sait que leur apparition est toujours précoce. Les futures cellules pigmentaires se détachent des crêtes neurales dès la fermeture du tube nerveux (fin du stade *neurula*). Possédant un pouvoir migratoire très grand, elles se déplacent sous l'épiderme au milieu des cellules mésenchymateuses dont il n'est d'abord pas possible de les distinguer. Leur différenciation et leur mise en place définitive correspondent à des phénomènes complexes qui se réalisent lentement. La pigmentation caractéristique de l'espèce n'est le plus souvent achevée que lors de la maturité sexuelle (Bagnara 1966, Chibon 1967).

Dans le muscle, les caroténoïdes, pigments liposolubles, peuvent être soit dissous dans des gouttelettes lipidiques entre les fibres musculaires soit liés à d'autres molécules comme des sucres (caroténoïdes glycosylés) ou des protéines (caroténo-protéines) dans la membrane sarcoplasmique des fibres musculaires.

Dans les gonades, les caroténoïdes ont été mentionnés dissous dans les lipides tant chez les mâles (Steven 1948, Czeczuga 1974) que chez les femelles (Czeczuga 1975).

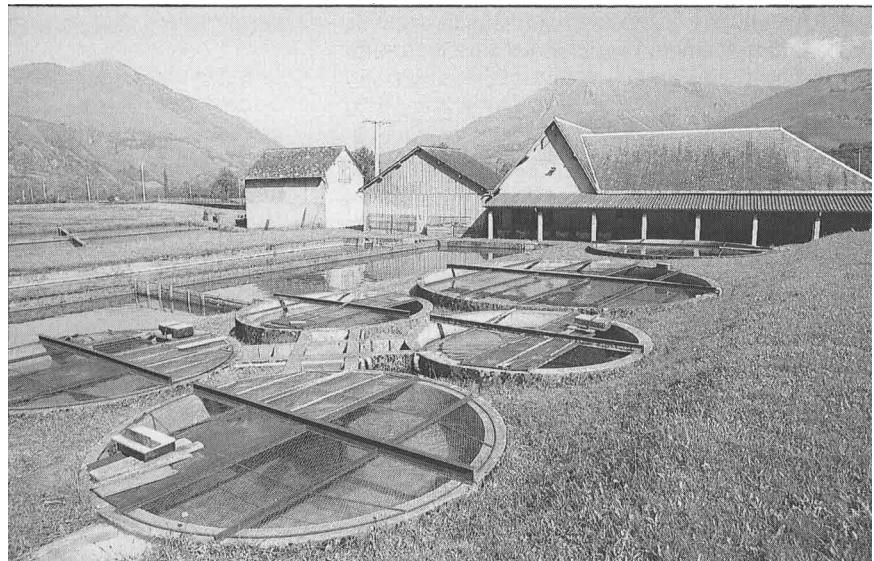
4 / Source alimentaire des caroténoïdes des salmonidés

Les animaux ne sont pas capables de synthétiser les caroténoïdes *de novo* et de ce fait doivent les trouver dans leur alimentation. Toutefois la plupart des espèces peuvent en modifier la structure (Weedon 1967). En

milieu naturel, la couleur rouge des truites et des saumons provient d'une nourriture où abondent les invertébrés (André 1926, Goodwin 1952) dont le pigment dominant est l'astaxanthine. En aquaculture intensive, les poissons ne peuvent pas trouver d'invertébrés en grande quantité. Aussi est-il nécessaire de complémenter ou de supplémenter les régimes alimentaires en caroténoïdes.

Différentes sources de pigments ont été utilisées : des matières brutes, des dérivés industriels, et des préparations spéciales. Les deux premières catégories ont l'avantage d'exister en grande quantité et surtout leur coût est attractif. Elles peuvent également constituer un apport protéique important (teneur de 25 à 40 %). Il a ainsi été utilisé : des levures (Savolainen et Gyllenberg 1970, Johnson *et al* 1977), des algues (Choubert 1979), du krill (Ugletveit 1974), des déchets de crabe (Spinelli *et al* 1974, Kuo *et al* 1976), des déchets de crevettes (Saito et Régier 1971), de la farine de crevette (Ugletveit 1974, Choubert et Luquet 1983). Dans tous les cas, l'utilisation de telles sources de pigments caroténoïdes augmente la pigmentation des poissons. Cependant, l'application pratique en est délicate du fait de la grande variabilité des teneurs en pigments et du fort taux de carbonate de calcium (jusqu'à 30 %) dans les crustacés (Meyers et Rutledge 1971). Un procédé technologique a été mis au point pour éliminer les carbonates (Spinelli et Mahnken 1978), mais ce procédé détruit les caroténoïdes.

C'est la raison pour laquelle on a cherché à extraire les pigments des matières brutes avant de les incorporer dans les aliments, soit tels quels, soit après dissolution dans une huile végétale ou animale dépourvue de caroténoïdes. Il a ainsi été utilisé des extraits d'écrevisse (Peterson *et al* 1966), de crabe (Spinelli et Mahnken 1978), d'autres crustacés (Besse 1951, Grangaud *et al* 1952) ou de végétaux : paprika (Phillips *et al* 1945), marronnier (Neamtu *et al* 1976), soucis (Peterson *et al* 1966). La pigmentation obtenue est très hétérogène. De plus, l'apport supplémentaire de matière grasse rend difficile la fabrication d'aliments composés par pressage, ce qui limite le taux d'incorporation des caroténoïdes. La synthèse chimique de la canthaxanthine (Isler *et al* 1958) puis de l'astaxanthine (Kienzle et Mayer 1978) a permis de s'affranchir de l'usage de matières brutes riches en caroténoïdes. Cette supplémentation en caroténoïdes de synthèse accroît le coût de l'aliment d'environ 15 %. Toutefois l'utilisation de caroténoïdes de synthèse dans les aliments pour poisson est soumise à la législation en vigueur dans chaque pays. Ainsi, en France, la canthaxanthine et l'astaxanthine sont inscrites en annexe 1 à un taux recommandé de 80 mg/kg d'aliment pour la canthaxanthine et 100 mg/kg d'aliment pour l'astaxanthine.



Bassin d'élevage de poissons. Pisciculture expérimentale INRA de Lees-Athas.

5 / Dynamique de la pigmentation des salmonidés

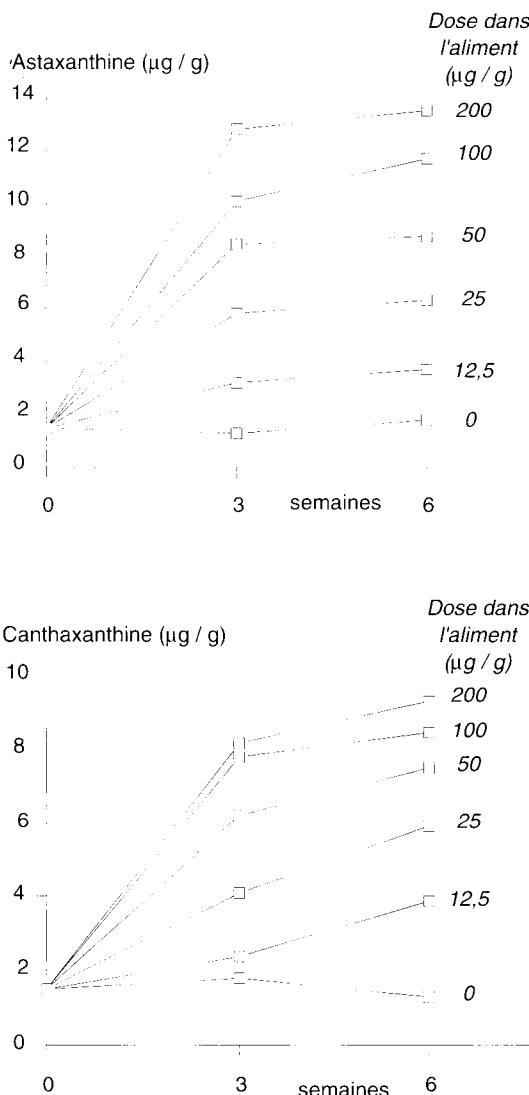
La pigmentation c'est-à-dire la fixation et l'accumulation de pigments dans certains tissus de l'organisme tels que la peau ou le muscle, est l'un des aspects de l'utilisation métabolique des caroténoïdes par le poisson.

Seul pigment de synthèse disponible sur le marché, c'est surtout la canthaxanthine qui a été utilisée pour étudier la pigmentation chez les salmonidés.

5.1 / Approche biochimique

L'aspect dynamique de la pigmentation des salmonidés peut être évaluée par la mesure de la quantité réelle de caroténoïdes contenus dans les tissus. Ce mode d'estimation où seule

Figure 3. Evolution de la teneur en astaxanthine et en canthaxanthine du muscle total de truite arc-en-ciel de taille portion, en relation avec la durée d'alimentation et la concentration du pigment dans l'aliment (Choubert et Storebakken 1989).



la résultante externe des processus de fixation des pigments est prise en compte donne un aperçu global du rendement d'utilisation qui repose non seulement sur l'aptitude des animaux à accumuler des pigments, mais aussi sur l'efficacité des différentes matières premières, sur les concentrations optimales à incorporer dans les aliments, ou sur la durée de distribution de l'aliment.

Ainsi, les études portant sur la pigmentation du muscle de truite arc-en-ciel ont-elles permis de montrer que :

- La fixation des caroténoïdes (figure 3) dans le muscle des salmonidés est d'autant plus élevée que la quantité de pigments ingérée est importante (Choubert et Luquet 1982, Choubert et Storebakken 1989). Cependant, au-delà d'un certain niveau, l'augmentation de l'ingestion n'a pas d'effet supplémentaire. Cette saturation pourrait correspondre soit à une impossibilité de la part du poisson à absorber plus de caroténoïdes, soit à une saturation des transporteurs sanguins (caroténo-lipoprotéines) comme cela a été noté pour le β -carotène (Matthews-Roth et Gulbrandsen 1974). Toutefois, la fixation de la canthaxanthine est moindre que celle de l'astaxanthine. Cette différence serait attribuable à une meilleure absorption de l'astaxanthine tant chez la truite arc-en-ciel (Torrissen 1985) que chez le saumon atlantique et la truite de mer, *Salmo trutta* (Storebakken et al 1986).

- Le changement de pente de la courbe représentant l'évolution de la canthaxanthine fixée dans la totalité de la masse musculaire de poisson de taille portion n'a lieu qu'à partir du moment où le poisson a consommé 4 à 5 mg de canthaxanthine. Pour un aliment contenant 80 µg/g de canthaxanthine (dose utilisée en France dans les aliments pour poissons) et un indice de consommation moyen de 1,38, cela se traduit par une durée de distribution du pigment d'environ deux semaines (Choubert et Luquet 1982).

- La rétention musculaire totale de la canthaxanthine, calculée à partir des variations en concentration de la canthaxanthine dans le muscle du poisson, est proche de 1 %. Son évolution (figure 4) suit une courbe à allure parabolique : au-delà d'un certain seuil, la rétention diminue (Choubert et Luquet 1982).

- Si on cesse d'apporter de la canthaxanthine à des truites qui en recevaient jusqu'alors, on constate que la pigmentation du poisson régresse lentement (figure 5). Le phénomène est cependant plus marqué chez des truites nourries que chez des truites à jeun (Choubert 1985). Ce résultat suggère l'existence d'une redistribution interne de la canthaxanthine, compte tenu de la longue demi-vie du tissu musculaire comparée à celle d'autres organes (Fauconneau et Arnal 1985) ou tout au moins de la faible mobilisation musculaire (Steven 1949).

La fixation des caroténoïdes dans le muscle augmente avec la quantité de pigments ingérée, jusqu'à un maximum qui correspondrait à la saturation des transporteurs sanguins.

Figure 4. Relation entre la quantité de canthaxanthine (aliment contenant 200 mg/kg d'aliment) consommée par la truite arc-en-ciel et la rétention musculaire totale (Choubert et Luquet 1982).

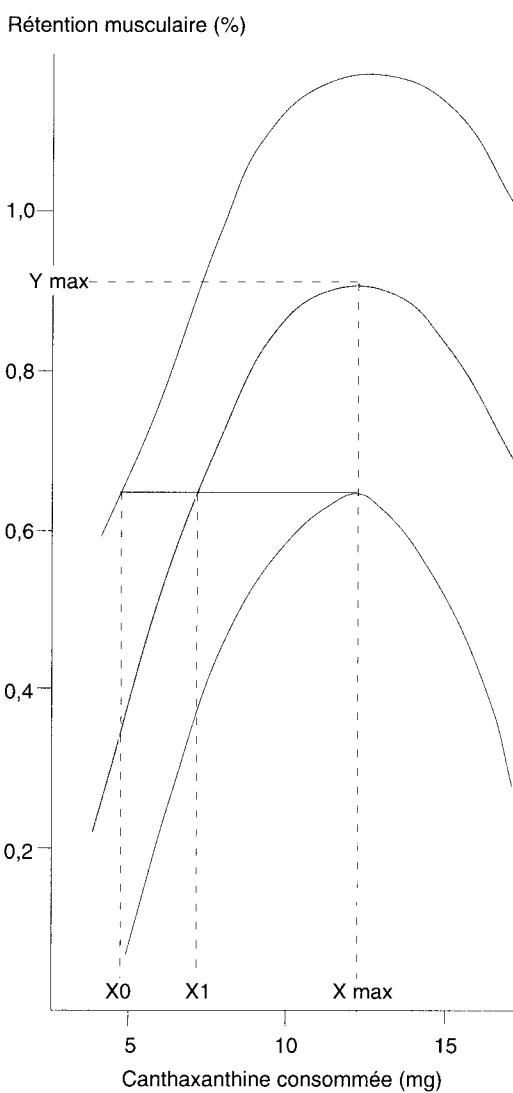
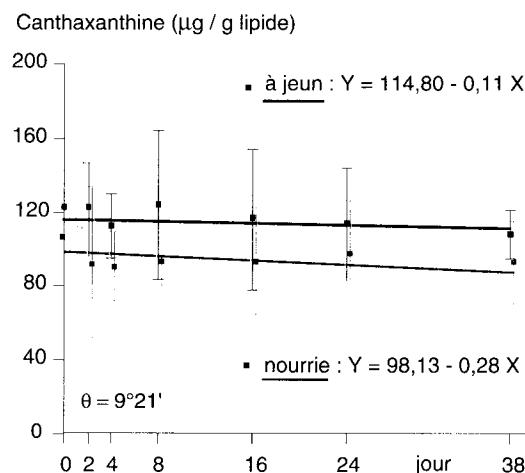


Figure 5. Effet du jeûne ou d'un aliment sans pigment sur la teneur en canthaxanthine du muscle de truite arc-en-ciel préalablement pigmenté par de la canthaxanthine (Choubert 1985).



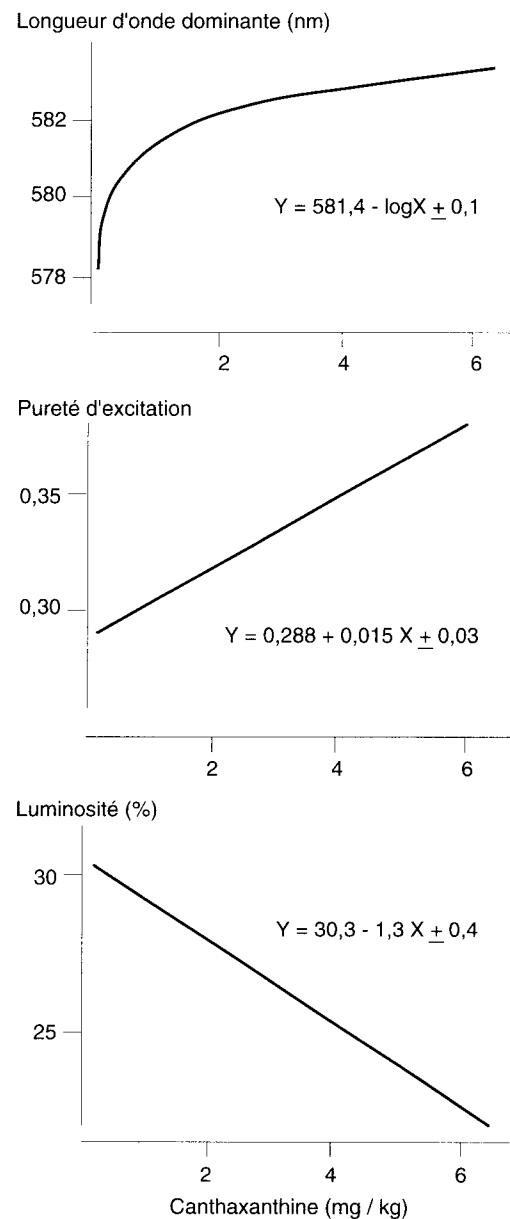
Lorsqu'on supprime l'apport de canthaxanthine, la pigmentation régresse, d'autant plus si le poisson continu à être nourri.

5.2 / Approche colorimétrique

L'approche colorimétrique permet de caractériser la couleur du muscle du poisson induite par l'accumulation des caroténoïdes. Elle est évaluée à partir de mesures physiques objectives. Toutefois, la couleur est une notion complexe car elle traduit une sensation physiologique résultant de différentes perceptions physiques simultanées. Définir une couleur implique de préciser trois caractéristiques (Mainguy et Rouquet 1965) :

- la teinte (ou longueur d'onde dominante), permettant d'opérer un choix élémentaire dans la gamme des couleurs ;
- la saturation (ou pureté d'excitation), exprimant la proportion du mélange de cette teinte avec le blanc ;
- la luminosité (ou luminosité), caractérisant l'intensité lumineuse.

Figure 6. Effet de l'ingestion de canthaxanthine (aliment contenant 200 mg/kg d'aliment) sur les caractéristiques de la couleur du muscle de truite arc-en-ciel (Choubert 1982).

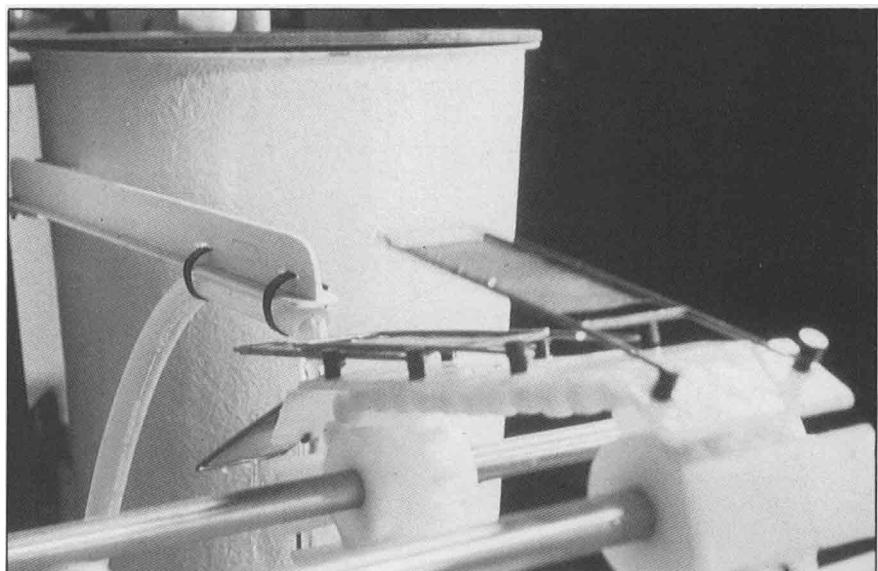


Les études colorimétriques entreprises (Choubert 1982) sur le muscle de truite arc-en-ciel (figure 6) ont montré, à mesure que la quantité de canthaxanthine du muscle croît :

- une modification de la teinte du muscle du jaune au rouge-orange, et donc une augmentation de la longueur d'onde dominante. La teinte du muscle de truite tend ainsi vers un maximum (rouge) qui ne peut être dépassé malgré la poursuite de l'ingestion de pigments ;

- une augmentation de la saturation avec la concentration en canthaxanthine du muscle ;

- une diminution de la luminance à mesure que la concentration de canthaxanthine dans le muscle augmente. La couleur du muscle des truites devient alors plus foncée.



Collecteurs de fèces de poisson pour l'étude de la digestibilité des nutriments

6 / Facteurs de variation de la pigmentation

Nous distinguerons dans cette étude deux types de facteurs agissant sur la pigmentation des salmonidés : les facteurs intrinsèques propres au poisson et les facteurs dus à l'aliment.

6.1 / Facteurs intrinsèques propres au poisson

Dans le tractus digestif, les pigments caroténoïdes peuvent être soit absorbés, soit éliminés, soit transformés. A leur tour, les produits de transformation peuvent être éliminés ou absorbés par la muqueuse intestinale (Mainguay et Rouques 1965). Cependant, aucune transformation n'a été observée chez la truite arc-en-ciel (Steven 1948, Hata et Hata 1975, Choubert et Luquet 1979).

La digestibilité (% absorbé de la quantité ingérée) des pigments caroténoïdes, tant naturels que de synthèse, a été étudiée chez la truite arc-en-ciel. Ainsi, la digestibilité des caroténoïdes de quelques invertébrés d'eau douce, base de l'alimentation des salmonidés en milieu naturel, est de 59 % pour des daphnies, 62 % pour des gammarides et 71 % pour des chironomes (Choubert et al 1987). La digestibilité de l'astaxanthine est plus importante lorsque le pigment se trouve sous forme estérifiée que sous forme libre (Choubert 1979, Torrisen et Braekkan 1979). Mais, le dipalmitate d'astaxanthine serait mal utilisé par la truite arc-en-ciel (Foss et al 1987) et par le saumon (Storebakken et al 1987). Cependant, la digestibilité des formes estérifiées est soumise à certaines critiques. En effet, l'astaxanthine sous ses trois formes (diester, monoester et forme libre) subissant une hydrolyse dans l'estomac, l'analyse peut ne déceler dans les fèces qu'une forte proportion de forme libre. D'où l'interprétation d'une meilleure digestibilité des formes estérifiées.

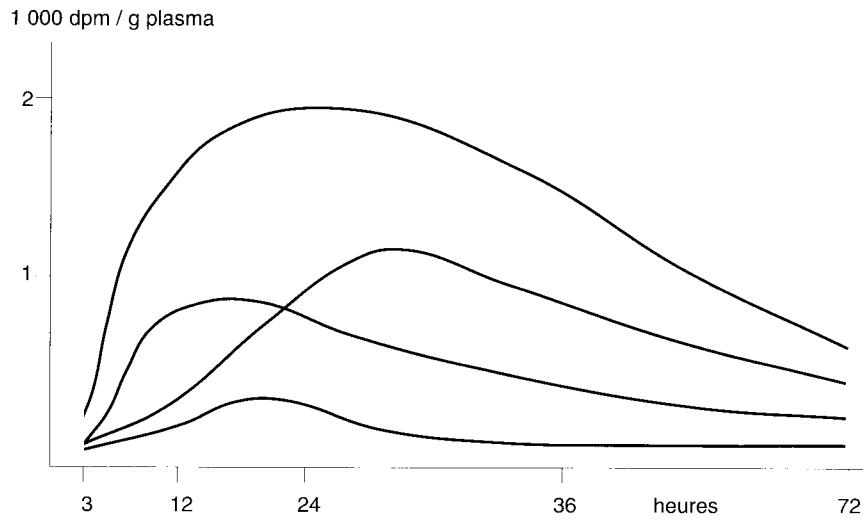
La digestibilité des caroténoïdes est de plus influencée par l'environnement lipidique. Ainsi, chez la truite arc-en-ciel, l'astaxanthine

provenant d'huile de capelan a une digestibilité plus élevée (94,9 %) que celle provenant de la farine de crevette (79 %) (Choubert et Luquet 1979, de la Noue et al 1980). La digestibilité de la canthaxanthine de synthèse quant à elle, supérieure sur support dextrine (30 %) par rapport à un support gélatine (19 %), reste inférieure à celle de l'astaxanthine (Choubert 1979). D'autres pigments tels que le β -apo-8'-caroténal (Hirao et al 1962), la citranxanthine (Ugletveit 1974) ou la myoxanthophylle (Choubert 1979) ne sont pas absorbés.

La mesure de la digestibilité ne donne qu'une idée de ce qui a été effectivement utilisé par le poisson car il n'est pas tenu compte de la dégradation des caroténoïdes dans le tractus digestif (Booth 1956). Si la canthaxanthine ne peut être détruite dans l'estomac, car à un pH de 3,1 (Schäperclaus 1962) elle est encore stable (Bunnel et Borenstein 1967), elle serait dégradée dans l'intestin par la flore intestinale aérobie stricte (Trust et Sparrow 1974). Les digestibilités observées ne sont donc qu'apparentes : obtenues par différence entre les quantités ingérées et celles contenues dans les fèces, elles ne tiennent pas compte de la labilité des pigments. L'absorption réelle peut être mesurée grâce à l'utilisation de caroténoïde marqué, comme la canthaxanthine-15,15- $^{3}\text{H}_2$. Dans ce cas (figure 7), la radioactivité mesurée dans le plasma augmente lentement jusqu'à atteindre un maximum 24 heures après ingestion du repas d'épreuve puis décroît par la suite. La radioactivité dans le plasma est encore importante soixante douze heures après ingestion du repas marqué. L'absorption de la canthaxanthine montre une large variabilité individuelle, indépendante du sexe des poissons (Choubert et al 1987).

Après absorption, les caroténoïdes sont transportés dans le sang par les lipoprotéines (Ando 1986). La forme sous laquelle sont fixés les pigments diffère selon qu'il s'agit de la peau ou du muscle de truites arc-en-ciel (Choubert et Luquet 1975, 1983).

Figure 7. Evolution en fonction du temps de la teneur en canthaxanthine-15,15'- β H₂ dans le plasma de truite après ingestion d'un repas marqué (50 μ Ci). Les différentes courbes traduisent la grande variabilité individuelle rencontrée (Choubert et al 1987).



Dans la peau, l'astaxanthine se trouve sous forme estérifiée alors qu'elle est sous forme libre dans le muscle. Chez la truite de mer, un résultat analogue a été observé (Steven 1948).

Dans la peau, la concentration des pigments caroténoïdes est supérieure à celle dans le muscle (environ 10 fois plus) ce qui correspond aux observations concernant la truite fario (André 1926) et la truite arc-en-ciel (Besse 1951, Grangaud et al 1952). Cette plus forte concentration des pigments dans la peau serait

liée au rôle que jouent les caroténoïdes dans les phénomènes mettant en jeu la lumière (Goodwin 1952). En effet, quoique les fonctions précises des caroténoïdes soient encore inconnues chez les poissons, un grand nombre d'observations permettent de supposer que les pigments joueraient un rôle important dans la protection des cellules et des tissus contre les effets nocifs de la lumière visible. Leur intervention se ferait par modification ou atténuation de la lumière (Krinsky 1971) à condition que les pigments contiennent un minimum de 9 doubles liaisons conjuguées dans leurs molécules (Matthews-Roth et Krinsky 1970), ce qui est le cas pour tous les caroténoïdes trouvés dans la peau des truites.

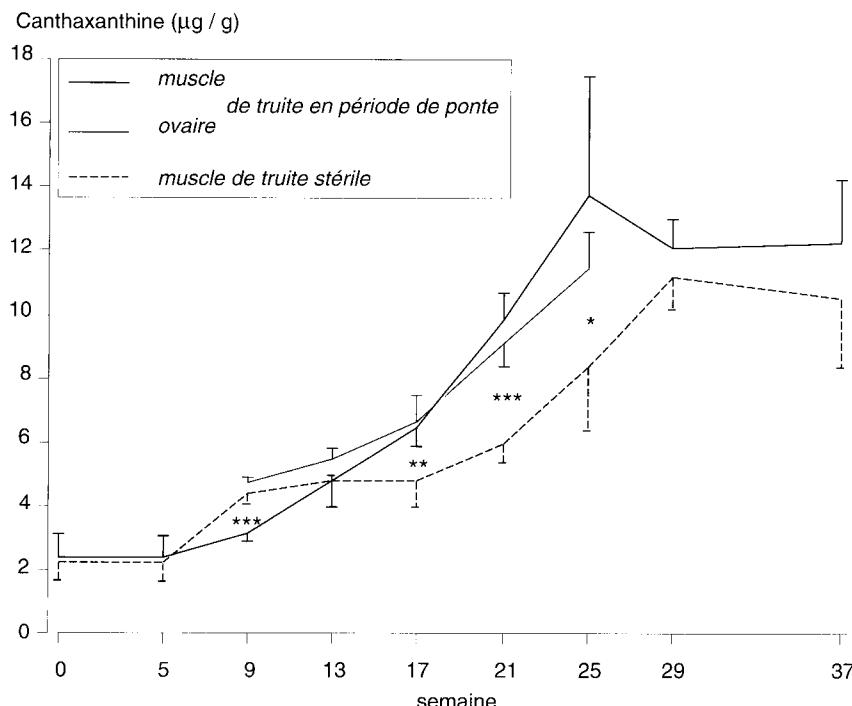
Dans le muscle des salmonidés, l'astaxanthine n'a pas la même configuration selon que le poisson est sauvage ou qu'il provient d'un élevage, et ce aussi bien pour le saumon atlantique (Schiedt et al 1981) que pour la truite arc-en-ciel (Schiedt et al 1986). Toutefois, l'ingestion par le poisson d'isomères d'astaxanthine : (3S,3'S)-, (3R,3'S)-, (3R,3'R)-, ou d'un mélange correspondant à ce que l'on trouve dans la chair des salmonidés sauvages (1:2:1) n'entraîne pas d'épimérisation de ce pigment (Foss et al 1984). La composition du muscle en isomères d'astaxanthine reflète la composition alimentaire (Storebakken et al 1985).

Les caroténoïdes des salmonidés sauvages, durant la maturation sexuelle des femelles, sont mobilisés dans le muscle puis accumulés dans les ovaires de la truite de mer (Steven 1949), du saumon sockeye, *Oncorhynchus nerka* (Crozier 1970), et du saumon chum, *Oncorhynchus keta* (Kitahara 1983). Cependant, cette observation a été faite sur des saumons dont l'activité alimentaire est réduite ou interrompue lors de la migration de reproduction. Chez le saumon d'élevage, la mobilisation de l'astaxanthine musculaire est conditionnée par le taux de pigment disponible dans l'aliment (Torrisen et Torrisen 1985). Chez la truite arc-en-ciel, les concentrations des pigments sont plus importantes dans les ovaires en cours de maturité que dans les muscles (Blanc et Choubert 1989). Après la ponte, la concentration de canthaxanthine dans le muscle des poissons augmente rapidement (figure 8). Ces résultats concordent avec ceux rapportés pour le saumon chum pour l'astaxanthine (Ando 1986) et suggèrent l'existence d'une saturation des lipides du poisson du même genre que celle rapportée pour de l'huile végétale (Bunnel et Borenstein 1967).

6.2 / Facteurs dus à l'aliment

La stabilité des caroténoïdes incorporés dans l'aliment des poissons est faible (Isler et al 1967). Ceci implique des précautions à prendre vis-à-vis notamment de l'oxydation, cause principale de leur dégradation. La protection des pigments de synthèse contre l'oxydation est réalisée soit par enrobage de gélatine soit par microdispersion dans un support glucidique. La majeure partie des risques d'oxydation est écartée si l'aliment est mis sous atmosphère inerte aussitôt après sa fabri-

Figure 8. Evolution de la teneur en canthaxanthine du muscle et des ovaires de truite en période de ponte, et du muscle de truite stérile en relation avec la durée de consommation de canthaxanthine (100 mg/kg d'aliment). Valeurs significativement différentes à : * P ≥ 0,05, ** P ≥ 0,01, *** P ≥ 0,001 (Choubert et Blanc 1989).



cation (Stephen et MacLemore 1969). L'addition d'antioxydants tels que le butyl-hydroxyanisole (BHA) ou le butyl-hydroxytoluène (BHT) ou un mélange d'acide citrique et de pyrophosphate de sodium augmente la stabilité des caroténoïdes face à l'oxydation (Deobald et MacLemore 1964). Aujourd'hui, l'utilisation du santoquin (dihydro-1, 2-éthoxy-6-triméthyl-2, 2, 4-quinoline) est devenue courante pour stabiliser les caroténoïdes dans les aliments pour poissons.

Le processus de granulation entraîne toutefois la perte d'une fraction importante de pigments caroténoïdes (Choubert et Luquet 1979). Au cours du pressage de l'aliment, on sait qu'au moins deux facteurs interviennent : une brusque élévation de température et une forte pression qui entraîne une abrasion de l'enrobage lors du passage de l'aliment à travers la filière (Wornick 1960). Dans les conditions expérimentales, l'effet thermique ne peut expliquer, seul, les pertes notées. En effet, la température des granulés au sortir de la presse n'est que de 40-45°C, température à laquelle la canthaxanthine est stable (Bunnel et Borenstein 1967). C'est l'abrasion qui, davantage que la pression, serait responsable des pertes enregistrées. En effet, dans le cas de la vitamine A, également sous forme enrobée, l'agglomération exerce davantage un rôle de fragilisation de l'enrobage par laminage des particules contre la filière qu'un effet de destruction propre (Valdebouze et Lévy 1972). Ainsi, les déteriorations subies par les granulés hâterait la destruction de la canthaxanthine par suite de la surface considérable ainsi exposée à l'air. Ceci expliquerait également les pertes enregistrées au cours du stockage.

Les caroténoïdes sont des pigments liposolubles. Une addition de lipides à l'aliment devrait favoriser la pigmentation car, chez la truite arc-en-ciel, les dépôts adipeux reflètent par leur importance et par leur composition les lipides alimentaires (Toyomizu *et al* 1963). Les résultats obtenus (Abdul-Malak 1975, Choubert et Luquet 1975, 1983) ne sont cependant pas aussi nets. En fait, l'action directe des lipides sur la solubilité et la stabilité des caroténoïdes ne constitue peut-être qu'un des aspects du problème (Blum et Leclercq 1970).

Des effets indirects pourraient aussi intervenir, l'un d'entre eux concernant la compétition qui s'établit entre les caroténoïdes et la vitamine A. Bien que non encore clairement expliquée, l'analogie de structure entre la vitamine A et les caroténoïdes suggère une compétition au niveau des sites de fixation sur les constituants qui assurent le transport dans le sang et peut-être aussi à travers les membranes (Blum 1968). En ce qui concerne les huiles minérales, leur action est plus nette et se traduit par une baisse de la pigmentation attribuable en partie à une moindre digestibilité (Luquet *et al* 1983).

Durant la maturation sexuelle des femelles, les caroténoïdes sont mobilisés dans le muscle puis accumulés dans les ovaires. Cette mobilisation est conditionnée par la teneur en pigment de l'aliment.

Conclusion

De l'ensemble des travaux rapportés, il ressort que la pigmentation des salmonidés est due aux pigments caroténoïdes d'origine alimentaire.

La pigmentation est un phénomène complexe. Les caroténoïdes de la ration alimentaire sont nombreux et n'ont pas tous la même valeur. De plus les pigments ne sont pas utilisés de la même façon selon qu'ils sont contenus dans des matières premières différentes. Il faut donc faire intervenir en même temps les notions de qualité, de quantité et de digestibilité. Actuellement, en pisciculture intensive, l'astaxanthine de synthèse, réplique du pigment naturel, remplace progressivement la canthaxanthine. Son utilisation se fait à un taux de 100 mg/kg d'aliment complet, sur une période de temps de 3 à 6 semaines avant commercialisation des truites de taille portion.

Toutefois, le rôle des caroténoïdes dans la pigmentation des poissons ne représente qu'un aspect particulier de leurs fonctions. Leur intervention dans de nombreux phénomènes physiologiques tels que la reproduction, le développement ou la croissance a été soupçonnée. Le niveau de nos connaissances dans ces domaines est encore insuffisant. Il paraît important d'entamer des recherches sur ces fonctions physiologiques des caroténoïdes chez les salmonidés et, plus généralement, chez les poissons.

Références bibliographiques

- Abdul-Malak N., Zwingelstein G., Jouanneteau J., Koenig J., 1975. Influence de certains facteurs nutritionnels sur la pigmentation de la Truite arc-en-ciel par la canthaxanthine. Ann. Nutr. Alim., 29, 459-475.
- Ando S., 1986. Studies on the food biochemical aspects of changes in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during spawning migration mechanism of muscle deterioration and nuptial coloration. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 33, 1-95.
- André E., 1926. Influence de l'alimentation sur la pigmentation cutanée des salmonidés. Rev. Suisse Zool., 33, 659-666.
- Bagnara J.T., 1966. Cytology and cytophysiology of non-melanophore pigment cells. Intern. Rev. Cytol., 20, 173-205.
- Bertin L., 1958. Peau et Pigmentation. In : Traité de Zoologie. pp 433-458. Grasset P.P.(Editeur), Masson, Paris.
- Besse P., 1951. La saumonisation artificielle des salmonidés, truites et saumon de fontaine. C. R. Acad. Sci. Paris, 233, 637-639.
- Blum J.C., 1968. Influence de divers facteurs nutritionnels sur le transfert des caroténoïdes à l'oeuf. 93e Congrès National des Sociétés Savantes, Tours, II, 453-462.

- Blum J.C., Leclercq B., 1970. Influence de la nature des lipides alimentaires sur le transfert des caroténoïdes à l'oeuf. Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys., 10, 73-79.
- Booth V.H., 1956. Disappearance of carotene from the alimentary tract of vitamin A deficient rats. Brit. J. Nutr., 10, 241-250.
- Bunnel R.H., Borenstein B., 1967. Canthaxanthin, a potential new food color. Food Technol., 21, 331-334.
- Chibon P., 1967. L'acquisition de la pigmentation tégumentaire spécifique chez les vertébrés. Ann. Biol., 6, 83-96.
- Choubert G., 1979. Tentative utilization of spirulin algae as a source of carotenoid pigments for rainbow trout. Aquaculture, 18, 135-143.
- Choubert G., 1982. Method for colour assessment of canthaxanthin pigmented rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). Sci. Ali., 2, 451-463.
- Choubert G., 1985. Effects of starvation and feeding on canthaxanthin depletion in the muscle of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). Aquaculture, 46, 293-298.
- Choubert G., Blanc J.-M., 1989. Dynamics of dietary canthaxanthin utilization in sexually maturing female rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) compared to triploids. Aquaculture, 83, 359-366.
- Choubert G., de la Noüe J., 1987. Utilization of invertebrate biomasses for rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) pigmentation : apparent digestibility of carotenoids. Arch. Hydrobiol., 110, 461-468.
- Choubert G., Guillou A., Fauconneau B., 1987. Absorption and fate of labelled canthaxanthin $15,15'-^3\text{H}_2$ in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). Comp. Biochem. Physiol., 87A, 717-720.
- Choubert G., Luquet P., 1975. Nature des caroténoïdes fixés au niveau de la peau et du muscle de la Truite arc-en-ciel ayant ingéré de l'huile rouge de capelan. Ann. Hydrobiol., 6, 123-130.
- Choubert G., Luquet P., 1979. Influence de l'agglomération et du stockage des aliments composés sur leur teneur en canthaxanthine : conséquences sur la digestibilité et la fixation de ce pigment chez la Truite arc-en-ciel. Ann. Zootech., 28, 145-157.
- Choubert G., Luquet P., 1982. Fixation et rétention musculaire de la canthaxanthine par la truite arc-en-ciel. Ann. Zootech., 31, 1-10.
- Choubert G., Luquet P., 1983. Utilization of shrimp meal for rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) pigmentation. Influence of fat content of the diet. Aquaculture, 32, 19-26.
- Choubert G., Storebakken T., 1989. Dose response to astaxanthin and canthaxanthin pigmentation of rainbow trout fed various dietary carotenoid concentrations. Aquaculture, 81, 69-77.
- Crozier G.F., 1970. Tissue carotenoids in prespawning and spawning sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd Can., 27, 973-975.
- Czeczuga B., 1974. Carotenoids in the fish milt. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol., 22, 211-214.
- Czeczuga B., 1975. Carotenoids in fish. IV. *Salmonidae* and *Thymallidae* from Polish waters. Hydrobiologia, 46, 223-239.
- Czeczuga B., 1979. Carotenoids in fish. XX. Carotenoids in *Salmo gairdneri* Rich and *Salmo trutta morpha fario* L. Hydrobiologia, 64, 251-259.
- De la Noüe J., Choubert G., Pagniez B., Blanc J.-M., Luquet P., 1980. Digestibilité chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) lors de l'adaptation à un nouveau régime alimentaire. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37, 2218-2224.
- Deobald H.J., McLemore T.A., 1964. The effect of temperature, antioxydant and oxygen on the stability of precooked dehydrated sweet potato flakes. Food Technol., 18, 739-742.
- Fauconneau B., Arnal M., 1985. Leucin metabolism in trout (*Salmo gairdneri* R.) : Influence of temperature. Comp. Biochem. Physiol., 82A, 435-445.
- Foss P., Storebakken T., Austreng E., Liaaen-Jensen S., 1987. Carotenoids in diets for salmonids. V. Pigmentation of rainbow trout and sea trout with astaxanthin and astaxanthin dipalmitate in comparison with canthaxanthin. Aquaculture, 65, 293-306.
- Foss P., Storebakken T., Schiedt K., Liaaen-Jensen S., Austreng E., Streiff K., 1984. Carotenoids in diets for salmonids. I. Pigmentation of rainbow trout with individual optical isomers of astaxanthin in comparison with canthaxanthin. Aquaculture, 41, 213-226.
- Gilchrist B.M., Green J., 1960. The pigment of *artemia*. Proc. Roy. Soc., B152, 118-136.
- Goodwin T.W., 1952. The Comparative Biochemistry of the Carotenoids. Chapman & Hall Ltd, London, 356p.
- Grangaud R., Dieuzeide R., Massonet R., Dooard T., 1952. Saumonisation de *Salmo irideus* Gibb par administration d'astaxanthine. C. R. Acad. Sci. Paris, 235, 213-214.
- Hata M., Hata M., 1975. Carotenoid pigments in rainbow trout, *Salmo gairdneri irideus*. Tohoku J. Agricult. Res., 26, 35-40.
- Haxo F., 1950. Carotenoids of the mushroom *Cantharellus cinnabarinus*. Botan. Gaz., 112, 228-232.
- Hirao S., 1967. Carotenoids in fish. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 33, 866-871.
- Hirao S., Kikuchi R., Arai K., Honsho T., 1962. Feeding test of β -apo-2-carotenal on rat and rainbow trout. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 28, 709-714.
- Isler O., Ofner A., Siemers G.F., 1958. Industrial synthesis of carotenoids for use as food colors. Food Technol., 12, 520-526.
- Isler O., Ruegg R., Schwieder U., 1967. Carotenoids as food colourants. Pure Appl. Chem., 14, 245-263.
- Johnson E.A., Conklin D.E., Lewis M.J., 1977. The yeast *Phaffia rhodozyma* as a dietary pigment source for salmonids and crusaceans. J. Fish. Res. Bd Can., 34, 2417-2421.
- Karrer P., Jucker E., 1950. Carotenoids. Elsevier, New York. 384 p.
- Kienzle F., Mayer H., 1978. Synthesis of optically active natural carotenoids and structurally related compounds. II. Synthesis of (3S,3'S)-astaxanthin. Helv. Chim. Acta, 61, 2609-2615.
- Krinsky N.I., 1971. Function of carotenoids. In : Carotenoids, pp.669-716, Isler O.(Editeur), Birkhauser Verlag, Basel.
- Kuhn R., Grundmann G., 1933. Cité par Karrer P., Jucker E., 1950. Carotenoids. Elsevier, New York. 384 p.
- Kuhn R., Sorensen N.A., 1938. Über Astaxanthin und ovooverdin. Ber. Dtsch. Chem. Ges., 71, 1879-1888.
- Kuo H.C., Lee T.C., Kamata T., Simpson K.L., 1976. Red crab processing waste as a carotenoid source for rainbow trout. Alimenta, 2, 2-6.
- Luquet P., Cravedi J.-P., Choubert G., Tulliez J., Bories G., 1983. Long-term ingestion by rainbow trout of saturated hydrocarbons : effects of n-paraffins, pristane and dodecylcyclohexane on growth, feed intake, lipid digestibility and canthaxanthin deposition. Aquaculture, 34, 15-25.
- Mainguy P., Rouques A., 1965. Le jaune de l'oeuf. I. Etude générale de sa couleur. Bull. Soc. Scient. Hyg. Aliment., 53, 83-116.
- Mathews-Roth M.M., Gulbrandsen C.L., 1974. Transport of

- beta-carotene in serum of individuals with carotenemia. Clin. Chem., 20, 1578-1579.
- Mathews-Roth M.M., Krinsky N.I., 1970. Studies on protective function of carotenoid pigments of *Sarcina lutea*. Photochem. Photobiol., 11, 419-428.
- Meyers S.P., Rutledge J.E., 1971. Economic utilization of crustacean meals. Feedstuffs, 43, 46.
- Neamtu G., Weaver C.M., Wolke R.E., Simpson K.L., 1976. The pigmentation of rainbow trout with extracts of floral parts from *Aesculus*. Rev. Roum. Biochem., 13, 25-30.
- Peterson D.H., Jäger H.K., Savage G.H., Washburn G.N., Westers H., 1966. Natural coloration of trout using xanthophylls. Trans. Ann. Fish Soc., 95, 408-414.
- Phillips A.M., Tunison A.U., Shaffer H.B., White G.K., Sullivan M.W., Vincent C., Brockway D.R., McCay C.M., 1945. The use of paprika to color trout. The nutrition of trout. Cortland Hatchery Report N.14.N.Y. Conserv. Dept. Fish. Res. Bull., 29p.
- Saito A., Regier L.W., 1971. Pigmentation of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by feeding dried crustacean waste. J. Fish. Res. Bd Can., 28, 509-512.
- Savolainen J.E.T., Gyllenberg H.G., 1970. Feeding of rainbow trouts with *Rhodotorula sanguinii* preparations. III. Amounts and qualities of carotenoids. Lebensm.-Wiss. u. Technol., 3, 18-20.
- Schäperclaus W., 1962. Traité de pisciculture en étang. Vigot frères ed., Paris, 620 p.
- Schiedt K., Leuenberger F.J., Vecchi M., 1981. Natural occurrence of enantiomeric and meso-astaxanthin. 5. Ex. wild salmon (*Salmo salar* and *Oncorhynchus*). Helv. Chim. Acta, 64, 449-457.
- Schiedt K., Vecchi M., Glinz E., 1986. Astaxanthin and its metabolites in wild rainbow trout (*Salmo gairdneri* R). Comp. Biochem. Physiol., 83B, 9-12.
- Spinelli J., Lehman L., Weig D., 1974. Composition, processing and utilization of red crab *Pleuroncodes planipes* as an aquaculture feed ingredient. J. Fish. Res. Bd Can., 31, 1025-1029.
- Spinelli J., Mahnken C., 1978. Carotenoid deposition in pen-reared salmonids fed diets containing oil extracts of red crab (*Pleuroncodes planipes*). Aquaculture, 13, 213-223.
- Stephen T.S., McLemore T.A., 1969. Preparation and storage of dehydrated carrot flakes. Food Technol., 23, 1600-1602.
- Steven D.M., 1947. Carotenoid pigmentation of trout. Nature, 160, 540-541.
- Steven D.M., 1948. Studies on animal carotenoids. I. Carotenoids of the brown trout (*Salmo trutta* Linn.). J. Exp. Biol., 25, 369-387.
- Steven D.M., 1949. Studies on animal carotenoids. II. Carotenoids in the reproductive cycle of the brown trout. J. Exp. Biol., 26, 295-303.
- Storebakken T., Foss P., Austreng E., Liaaen-Jensen S., 1985. Carotenoids in diets for salmonids. II. Epimerization studies with astaxanthin in Atlantic salmon. Aquaculture, 44, 259-269.
- Storebakken T., Foss P., Huse I., Wandsvik A., Berg Lea T., 1986. Carotenoids in diets for salmonids. III. Utilization of canthaxanthin from dry and wet diets by Atlantic salmon, rainbow trout and sea trout. Aquaculture, 51, 245-255.
- Storebakken T., Foss P., Schiedt K., Austreng E., Liaaen-Jensen S., Manz U., 1987. Carotenoids in diets for salmonids. IV. Pigmentation of Atlantic salmon with astaxanthin, astaxanthin dipalmitate and canthaxanthin. Aquaculture, 65, 279-292.
- Thommen H., Gloor U., 1965. Zum Vorkommen von Keto-Carotinoiden in der Forelle. Naturwissenschaften, 52, 161-162.
- Torrissen O.J., 1985. Pigmentation of salmonids : factors affecting carotenoid deposition in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Aquaculture, 46, 133-142.
- Torrissen O.J., Braekkan O.R., 1979. The utilization of astaxanthin forms by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). In : Proc. World Symp. on Finfish Nutrition and Fish Feed Technology, pp. 377-382, Halver J.E., Tiews K. (Editeurs), Hamburg 20-23 june 1978. Vol.II, Berlin.
- Torrissen K.R., Torrissen O.J., 1985. Protease activities and carotenoid levels during the sexual maturation of atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 50, 113-122.
- Toyomitsu M., Kawasaki K., Tomiyasu Y., 1963. Effect of dietary oil on the fatty acid composition of rainbow trout oil. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 29, 957-961.
- Trust T.J., Sparrow R.A.H., 1974. The bacterial flora in the alimentary tract of fresh water salmonid fishes. Can. J. Microbiol., 20, 1219-1228.
- Valdeboze P., Levy B.R., 1972. Influence de l'agglomération et du stockage des aliments composés sur leur teneur en vitamine A. Ind. Alim. Anim., 2, 49-54.
- Weedon B.C.L., 1967. Some studies on carotenoid synthesis. Pure Appl. Chem., 14, 265-278.
- Ugletveit S., 1974. Pigmentering av lakse-og orretkjøtt. Fisken Hav., 9B, 31-60.
- Wornick R.C., 1960. L'agglomération des aliments composés et ses effets sur les substances auxiliaires. Ind. Alim. Anim., 105, 31-48.

Summary

Salmonid pigmentation : Dynamics and factors of variation. A review.

For less demanding animals, such as two year-old cattle winter Carotenoid pigments are wide-spread in fish. These liposoluble pigments colour the fish teguments and different tissues or organs yellow, orange or red (in particular muscles and gonads). These pigments occur in fish in different forms and various states.

Carotenoid fixation by salmonids depends on many factors linked in part to the fish and to the food. Fish are unable to synthesize carotenoids de novo and must obtain them from food. In nature, the red colour of trout and salmon comes from a food rich in inverte-

brates, the dominant pigment of which is astaxanthin. In intensive salmon rearing, it is necessary to complement or supplement diets with various raw or synthetic products. However, the stability of such products in food is questionable. Indeed the carotenoid structure itself makes these compounds very labile. Moreover, the duration and conditions of storage may bring about slight modifications which can hardly be anticipated owing to the diversity of feed formulae, manufacture and delivery conditions.

CHOUBERT G., 1992. La pigmentation des Salmo-nidés : Dynamique et facteurs de variation. INRA Prod. Anim., 5 (4), 235-246.