OCL 2014, 21(4) D406
© C. Burel, F. Médale, Published by EDP Sciences 2014
DOI: 10.1051/ocl/2014013

OCL Oilseeds & fats Crops and Lipids
Disponible en ligne :
www.ocl-journal.org

Research Article – Dossier Open Access

Protein sources in animal feed
Les sources de protéines dans l'alimentation du bétail

Dossier

Quid de l'utilisation des protéines d'origine végétale en aquaculture ?

Christine Burel* et Françoise Médale

UR INRA1067 NuMéA (Nutrition, Métabolisme, Aquaculture), Aquapôle INRA, Quartier Ibarron, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France

Reçu le 7 février 2014 – Accepté le 17 mars 2014

Résumé – Au cours des 30 dernières années, l'aquaculture mondiale n'a cessé de croître pour répondre à la demande croissante de poisson pour la consommation humaine qui ne peut plus être satisfaite par les seules captures de pêche. En conséquence, la demande de matières premières pour les aliments aquacoles augmente, tandis que le volume disponible de farine de poisson, ingrédient traditionnellement majoritaire dans ces aliments, reste stable. Cela a conduit à une substitution des ressources marines par des produits végétaux comme ingrédients pour les aliments pour poissons. La proportion de farine de poisson dans les aliments piscicoles a été réduite d'un tiers et est remplacée par une combinaison de sources protéiques végétales qui fournissent les acides aminés indispensables en quantité suffisante pour répondre aux besoins des poissons. Une large gamme de produits végétaux a été prospectée pour remplacer la farine de poisson. Sur la base de leur composition et de leur disponibilité sur le marché, les produits végétaux les plus utilisés en Europe sont des graines d'oléagineux (soja, colza, tournesol) sous forme de tourteaux ou de concentrés protéiques, des protéagineux (lupin, féverole, pois), des céréales (maïs, blé) ou des extraits de protéines obtenus à partir de céréales, comme par exemple les glutens. Néanmoins, les études ayant porté sur des taux de substitution très élevés (peu ou pas de farine de poisson) ont mis en évidence des verrous physiologiques bien que les régimes contenaient tous les nutriments nécessaires : une baisse de la consommation alimentaire, de l'efficacité alimentaire et du taux de croissance des poissons, ainsi que des modifications métaboliques. Les travaux de recherche doivent être poursuivis afin d'améliorer l'efficacité nutritionnelle des produits végétaux *via* une réduction de leurs facteurs antinutritionnels et des toxines qu'ils contiennent, mais aussi par une meilleure adaptation des poissons à ces nouveaux aliments.

Mots clés : Aliments aquacoles / matières premières végétales / farine de poisson / besoins nutritionnels / facteurs antinutritionnels / mycotoxines

Abstract – What about the utilization of plant-proteins in fish feed? During the last 30 years global aquaculture has expanded continuously to meet the increasing demand of fish for human consumption, which can no longer be met by fisheries captures. One consequence is an increasing demand of raw materials for aquafeeds, while the volume of fish meal (FM), the traditional major ingredients of aquafeeds, remains stable. This has forced a shift from marine resources towards plant products as ingredients for fish feed. The proportion of FM in fish feeds has been reduced by one third and is replaced by a combination of plant protein sources providing the indispensable amino acids in sufficient quantity to meet the fish needs. A wide range of plant products has been prospected to replace fishmeal. On the basis of their composition and their availability on the market, plant products most used in Europe are oilseeds (soybeans, rapeseed, sunflower) as meals or protein concentrates, protein crops (lupins, faba beans, peas), cereals (corn, wheat) or protein extracts from cereals such as gluten. Nevertheless, trials using highly substituted (little or no FM) plant-based diets highlighted physiological bottlenecks despite the diets containing all the required nutrients: decreasing feed intake, feed efficiency and growth rate and metabolic changes. Research must continue to further improve the nutritional efficiency of plant products through a reduction of their antinutritional factors and toxins contents, but also by a better adaptation of the fish to these novel feeds.

Keywords: Aquafeed / plant products / fish meal / nutritional requirement / antinutritionnal factors / mycotoxines

* Correspondance : cburel@st-pee.inra.fr

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

1 Introduction

L'élevage de poissons était déjà pratiqué en Égypte et en Chine au IV^{e} millénaire avant J.-C. et concernait à la fois des espèces élevées pour l'alimentation (carpes et tilapia) et des poissons d'apparat (carpes Koï). En Europe, une aquaculture extensive existait au Moyen âge : les poissons étaient élevés dans une multitude de mares, de réseaux d'étangs, mais aussi dans les rivières, fournissant un complément alimentaire important à la population locale. Des viviers marins existaient également et on y conservait ou engraissait des poissons et crustacés. La première écloserie de truite en Europe semble dater de 1741, plus d'un siècle avant l'ouverture de la première écloserie aux États-Unis et au Japon. Mais l'élevage intensif de poissons ne s'est réellement développé qu'à partir des années 1960 avec l'apport de nourriture sous forme d'aliments composés. De nos jours, c'est la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) qui est la principale espèce élevée en France. Cette espèce, importée des États-Unis en Europe au début du 20^{e} siècle, supporte bien les conditions d'élevage à haute densité. Au niveau mondial, les cyprinidés (carpes principalement) dominent très largement la production aquacole avec 24 millions de tonnes (Mt) produites en 2010, suivis par les cichildés (dont les tilapias) avec 3,49 Mt, l'ensemble des siluriformes (dont le pangasius) avec 2,97 Mt et les salmonidés (truites, saumons) avec 2,36 Mt (Fig. 1). Selon la FAO (2012) plus de 80 % de la production mondiale de poisson dépend d'un apport d'aliment soit de façon exclusive soit comme complément à la nourriture du milieu.

Depuis 30 ans, du fait de la croissance de la population mondiale et de la hausse de la consommation par habitant, la consommation mondiale de poissons et de crustacés s'est accrue, passant de 50 Mt en 1980 à 131 Mt en 2011 (FAO, 2012). Comme les captures de pêche sont restées stables depuis 30 ans (autour de 90 Mt dont 60 à 67 Mt utilisées pour l'alimentation humaine, Fig. 2), la hausse de la demande en poisson et crustacés de consommation a été couverte par les produits d'élevage dont la production mondiale a connu un essor spectaculaire, passant de moins de 4 Mt en 1980 à 66,5 Mt en 2012 (Fig. 2), soit presque autant que les captures de pêche pour la consommation humaine. En France, le volume de production est modéré : 90 tonnes de crustacés et 47 000 tonnes de poissons ont été produites en 2010, dont 32 000 tonnes de truites arc-en-ciel (produites en Aquitaine et Bretagne principalement) et 9950 tonnes de poissons marins (Fig. 3). En revanche, l'aquaculture française est parmi les leaders mondiaux pour la production d'œufs et d'alevins, en grande partie exportés.

Au niveau mondial, c'est l'élevage de carpes qui est le plus fort consommateur d'aliments composés industriels (31 % des aliments produits), suivi de celui des crevettes (22 %). Les salmonidés (truites, saumons) n'arrivent qu'en 4^{e} position (10 %) et les poissons marins (bar, daurade, turbot…) à la 6^{e} (8 %) (FAO, 2012 ; Fig. 4a). La farine de poisson a longtemps été utilisée comme ingrédient majoritaire des aliments aquacoles, notamment pour les espèces de haut niveau trophique (carnivores). Les plus gros consommateurs de farine de poisson en 2008 étaient les crevettes (34 % de la farine de poisson), suivies des salmonidés (20 %) et des poissons marins (19 %).

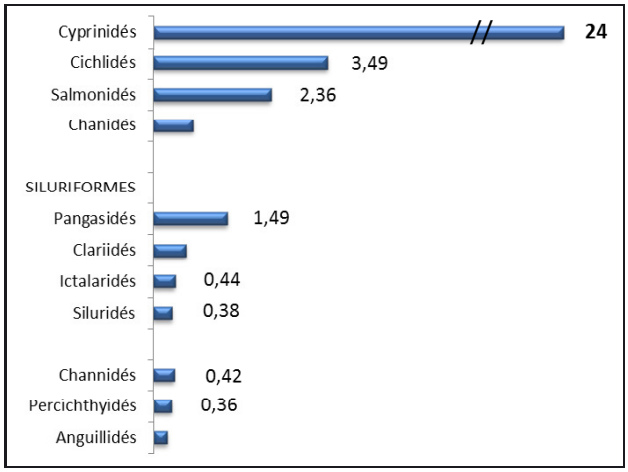


Fig. 1. Production mondiale de poissons d'élevage (millions de tonnes) d'après les données 2010 publiées par la FAO (FAO, 2012).

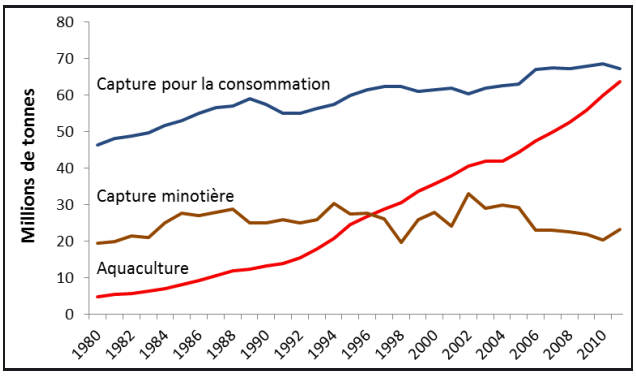


Fig. 2. Évolution mondiale des captures de pêche pour l'alimentation humaine et animale et des produits de l'aquaculture (hors plantes et mollusques) en millions de tonnes, entre 1980 et 2011 (données FAO, 2012).

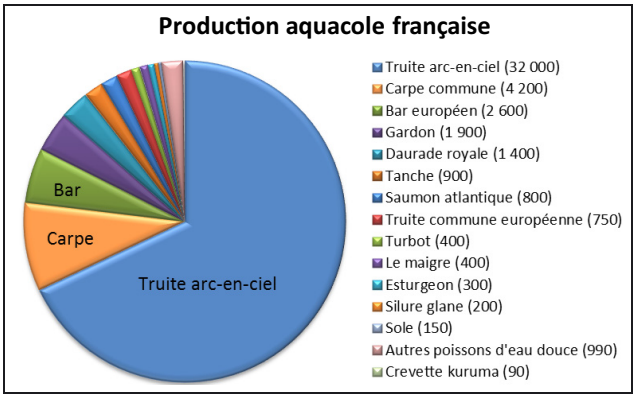
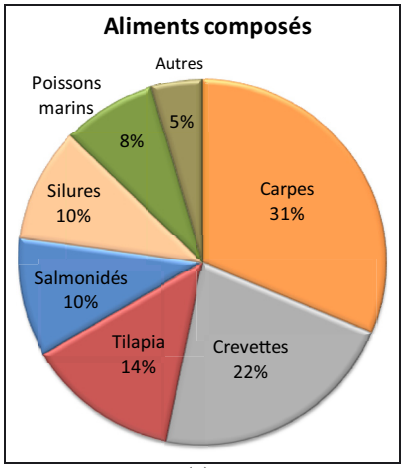


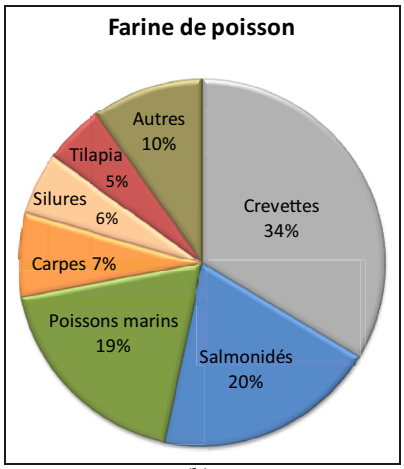
Fig. 3. Production française (en tonnes) par espèces (hors plantes et mollusques) en 2010 (données FAO, 2012).

Les carpes, de type omnivores, n'arrivent qu'en 4^{e} position des consommateurs de farine de poisson (7 %).

La farine de poisson contient tous les nutriments nécessaires pour couvrir les besoins nutritionnels de ces espèces, mais l'essor continu de l'aquaculture a accru la demande en aliments composés et donc en matières premières, alors que la disponibilité en farines et huiles de poisson reste limitée et



(a)



(b)

Fig. 4. (a) Répartition de la production d'aliments composés aquacoles industriels par groupe d'espèces élevées en 2008. (b) Répartition de l'usage des farines de poisson pour l'alimentation des différentes espèces d'élevage aquacole en 2008 (données FAO, 2012).

tend à diminuer. En effet, les captures de la pêche minotière (petits pélagiques non destinés à la consommation humaine) sont régulées par des quotas et sont de plus en plus transformées pour la consommation humaine. La transformation pour l'alimentation animale fournit 5 à 6 Mt de farine de poisson et 1 à 1,4 Mt d'huile de poisson par an. Ce n'est plus suffisant pour faire face à la demande. Il a fallu recourir à des matières premières alternatives et les régimes ont évolué vers davantage d'ingrédients végétaux (Naylor *et al.*, 2009). Le 14 février 2013, la Commission européenne a décidé que les farines issues de porc et volaille pouvaient, sous la dénomination de « protéines animales transformées » (PAT), être désormais utilisées (à partir du 1er juin 2013) en alimentation aquacole, en plus des farines de plumes hydrolysées et des farines de sang d'animaux non-ruminants qui étaient déjà autorisées. La Commission juge cette solution économiquement moins coûteuse et plus respectueuse de l'environnement en réduisant la pression sur la pêche minotière. Cependant, les professionnels de l'aquaculture restent réservés quant à l'introduction des ingrédients issus d'animaux terrestres dans les aliments aquacoles. De plus ces ingrédients, s'ils sont utilisés, ne représenteront qu'une faible proportion de la ration, aussi l'utilisation de protéines végétales issues des oléagineux, protéagineux et céréales reste-t-elle tout à fait d'actualité.

Cet article est consacré à la substitution de la farine de poisson par des protéines d'origine végétale dans les aliments des poissons d'élevage. Il concernera principalement les salmonidés et les poissons marins, qui sont, avec les crevettes, les espèces les plus fortes consommatrices de farine de poisson (Fig. 4b) mais aussi les espèces de type « omnivore » telles que la majorité des carpes et des tilapias dont l'élevage domine la production mondiale (Fig. 1). L'évolution de la composition des régimes alimentaires de ces espèces est particulièrement cruciale pour la durabilité de leur élevage. Dans la pratique, la farine et l'huile de poisson sont remplacées simultanément, mais nous traiterons seulement de la substitution de la farine de poisson.

2 Quel est le régime alimentaire « naturel » des poissons ?

Ce qu'il faut savoir en premier lieu, c'est que les espèces de poissons d'élevage sont très diverses et il en va de même de leurs habitudes alimentaires et de leurs besoins nutritionnels. Dans la nature, certaines espèces de poissons se nourrissent d'animaux morts (charognards), d'autres d'animaux vivants, certains se nourrissent uniquement de microorganismes, d'autres de plantes et d'animaux de plus grande taille, et enfin certaines espèces de poissons sont opportunistes, s'alimentant de tout ce qu'ils peuvent trouver dans leur milieu. L'alimentation des poissons sauvages comprend donc détritus, phytoplancton, zooplancton, micro- et macroalgues, plantes aquatiques, méiofaune, insectes, crustacés, mollusques, coquillages, poissons, graines et fruits et même des animaux incluant des mammifères (NRC, 2011). Une façon de classer les poissons est de se référer à l'ingrédient majeur de leur régime alimentaire naturel : herbivores (le chanos et quelques carpes), omnivores (la majorité des carpes, le poisson chat et quelques tilapias) et carnivores (les salmonidés, les poissons marins tels que dorade, bar, poissons plats, etc.). Les besoins nutritionnels (besoins qualitatifs et quantitatifs en protéines, énergie, minéraux, vitamines, etc.) varient également fortement d'une espèce de poisson à une autre, mais aussi selon le stade physiologique des animaux (alevins, juvéniles, reproducteurs) et les conditions environnementales (température de l'eau, oxygénation).

3 Les besoins nutritionnels des poissons d'élevage

Chez les poissons de haut niveau trophique (dits carnivores) ce sont les protéines et les lipides alimentaires qui leur permettent de couvrir leurs besoins énergétiques en raison de capacités limitées à utiliser efficacement l'énergie des glucides alimentaires (Médale et Guillaume, 1999). Leur ration doit donc être riche en protéines et en lipides. En condition de production, les protéines doivent représenter 38 à 44 % de la ration

Tableau 1. Quantité (% de la ration) de protéines recommandées dans l'aliment de différentes espèces de poisson d'élevage en fonction de leur poids.

Espèces	< 20 g	20–200 g	200–600 g	600–1500 g	> 1500 g
Truite arc-en-ciel	48	40	38	38	36
Saumon atlantique	48	44	40	38	34
Bar	55	50	45	45	–
Daurade	50	45	40	40	–
Carpe	45	38	32	28	28
Tilapia	40	34	30	28	26

Données NRC (2011).

Tableau 2. Besoin en acides aminés essentiels (% matière azotée totale) de différentes espèces de poisson d'élevage.

AAI	Truite arc-en-ciel	Saumon atlantique	Bar	Daurade	Carpe	Tilapia
ARG	3.5–4.2	4.1–4.8	3.9	7.7–8.1	4.3	4.0–4.2
HIS	1.0–1.2	ND	ND	ND	2.1	1.7
ILE	1.5–2.8	ND	ND	ND	2.5	3.1
LEU	2.3–9.2*	ND	ND	ND	3.3	3.4
LYS	3.0–8.4*	4.0–5.0	4.4	8.6	5.7	5.1–5.7
MET	0.7–1.9	1.7	1.8–1.9	ND	2.0	2.1–2.8
PHE	2.0	ND	ND	ND	3.3	3.8
THR	2.6	2.6	2.3–2.6	ND	3.9	3.8
TRP	0.3–0.9	ND	ND	ND	0.8	1.0
VAL	1.7–3.4	ND	ND	ND	3.6	2.8

Données NRC (2011). *Les valeurs les plus hautes correspondent aux besoins des alevins de truite.

pour les salmonidés durant la phase de croissance et 40 à 55 % pour les poissons marins contre 28–38 % pour les poissons de plus faible niveau trophique comme la carpe et le tilapia qui sont plus efficaces pour produire de l'énergie à partir des glucides alimentaires (Tab. 1). Les très jeunes stades nécessitent des contenus protéiques très élevés (de 40 à 55 % quelle que soit l'espèce de poisson), puis les besoins diminuent au fur et à mesure que grandit le poisson (Tab. 1). Les besoins protéiques des poissons sont bien plus élevés que ceux des mammifères et des oiseaux (le double chez les jeunes stades), mais ces différences concernent le besoin relatif global. En fait, le besoin énergétique d'entretien est plus faible chez les poissons que chez les mammifères. En effet, le caractère poïkilotherme des poissons leur permet de faire l'économie des dépenses d'énergie pour la thermorégulation. En revanche, le besoin de croissance est du même ordre de grandeur chez les poissons et les vertébrés supérieurs.

Les sources protéiques doivent apporter les 10 acides aminés indispensables (AAI) aux poissons, qui sont les mêmes que pour les autres animaux. Cependant, l'arginine est un AAI chez les poissons alors que chez les animaux uréotéliques elle peut être en partie fournie par le cycle de l'urée. On distingue aussi chez les poissons deux acides aminés semi-indispensables, qui ne peuvent être synthétisés qu'à partir d'AAI : la cystéine et la tyrosine qui dérivent respectivement du couple sérine-méthionine et de la phénylalanine. Les acides aminés dont la synthèse est lente sont parfois eux aussi qualifiés de semi-indispensables. Chez certaines espèces de poissons, la proline et la glutamine peuvent présenter ce caractère.

L'ensemble des besoins en AAI n'a été déterminé que pour peu d'espèces de poisson bien que ce sujet ait fait l'objet d'un très grand nombre de travaux de recherche (plus de 200 articles publiés). Ces études ont utilisé des méthodologies très diverses, ce qui peut expliquer une certaine variabilité dans les résultats (Tab. 2). Si les besoins en protéines totales des poissons présentent de grandes variations d'une espèce à l'autre, surtout si on compare les poissons carnivores aux omnivores, en revanche, les besoins quantitatifs en acides aminés, exprimés en pourcent de la matière azotée totale, sont assez similaires d'une espèce à l'autre. La principale différence concerne l'arginine qui est moins « indispensable » chez les quelques espèces de poisson dont le cycle de l'urée est réellement actif.

Les besoins en AAI, ainsi exprimés, sont hautement corrélés à la concentration en acides aminés des protéines des carcasses entières des poissons. Cependant, pour certains AAI précurseurs de molécules biologiquement actives, des conditions physiologiques spécifiques peuvent rendre le besoin réel sensiblement différent du besoin estimé d'après le profil en acides aminés corporels. La rétention azotée est généralement optimale lorsque l'apport est réparti à parts égales (ratio de 46/54) entre AAI et acides aminés non indispensables (AANI) (Green *et al.*, 2002). L'ingrédient alimentaire dont le profil en acides aminés répond le mieux à ces besoins est la farine de poisson. Lorsque l'apport en acides aminés est optimal, les protéines sont retenues dans le muscle avec une très grande efficacité : 50 à 70 % chez les poissons contre 25 à 40 % chez les mammifères (Mambrini et Guillaume, 1999). La rétention protéique élevée, corollaire de faibles besoins énergétiques, fait des poissons, en particulier les poissons d'eaux froides comme les salmonidés, des convertisseurs très efficaces des aliments.

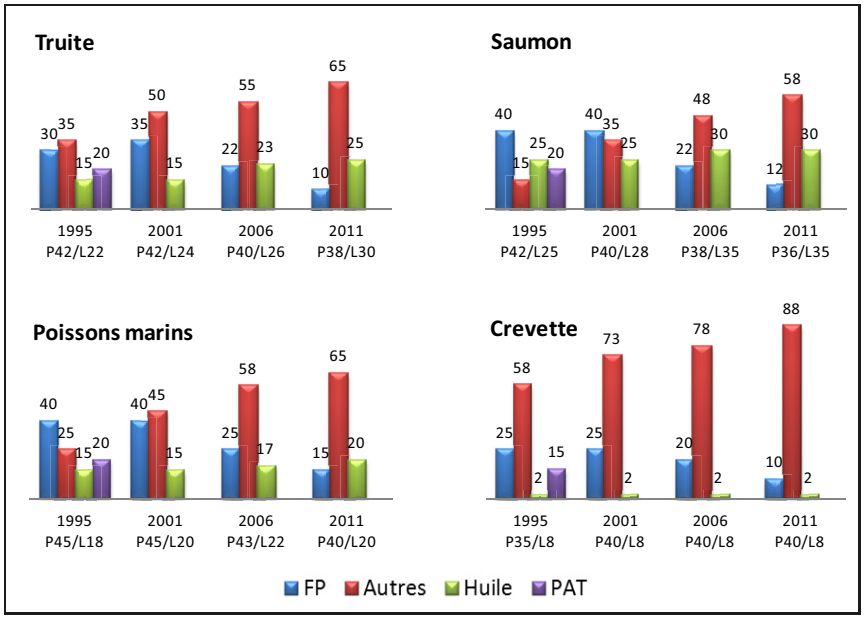


Fig. 5. Évolution des formulations des aliments composés industriels entre 1995 et 2011 chez différentes espèces aquacoles. Les proportions des différents groupes d'ingrédients sont indiquées près des barres et correspondent à des pourcentages. L'évolution de la composition proximale en protéines et lipides est également indiquée. P42/L22 indique que les aliments contiennent 42 % de protéines et 22 % de lipides. FP : farine de poisson. Autres : inclus des ingrédients d'origine végétale, des prémix de vitamine et minéraux, etc. PAT : Protéines animales transformées (source : fabricants d'aliments Le Gouessant et BioMar France).

4 La farine de poisson est-elle l'ingrédient idéal ?

La majorité des farines de poisson sont produites à partir de poissons entiers, présentant un faible intérêt pour le marché de consommation humaine (petite taille, présence d'arêtes). La pêche minotière (à partir de laquelle sont produites farines et huiles de poisson) concerne l'anchois du Pérou, le merlan bleu, l'anchois japonais et certaines espèces de maquereaux, de sardines et de harengs. Le Pérou produit près d'un tiers de toutes les farines de poisson utilisées dans le monde (majoritairement de la farine d'anchois) ; les autres principaux pays producteurs sont le Chili, la Thaïlande, la Chine, les États-Unis, le Danemark, l'Islande et la Norvège. Les procédés industriels de cuisson, de pressage, d'ajout de solubles et de séchage permettent de préserver la valeur biologique de la farine de poisson pour l'alimentation animale. Il faut quatre à cinq tonnes (selon la teneur en protéines corporelles des espèces) de poisson frais entier pour produire une tonne de farine de poisson. Les farines de poisson contiennent de 66 à 72 % de protéines (selon l'espèce et le procédé de fabrication) hautement digestibles et équilibrées en AANI et AAI. Elles peuvent aussi contenir jusqu'à 12 % d'huile (selon l'espèce et le procédé de fabrication), riche en acides gras longs polyinsaturés (AGPI) de la série oméga 3, ainsi que des minéraux (calcium, phosphore, magnésium), des oligo-éléments et des vitamines qui contribuent à couvrir les besoins des poissons. Enfin, la farine de poisson est pauvre en fibres et son contenu énergétique est élevé (20–22 kJ/g MS). Il faut également signaler que l'absence de facteurs antinutritionnels et l'impact positif de la farine de poisson sur l'appétence des aliments sont d'autres atouts pour cet ingrédient (NRC, 2011).

En plus des farines de poissons traditionnelles, sont disponibles sur le marché des concentrés de protéines solubles de poisson (CPSP), obtenus par hydrolyse enzymatique des protéines à partir de poissons broyés. Le produit d'hydrolyse est séché par atomisation après avoir été délipidé ou non (CPSPG). Ces traitements sont supposés améliorer la digestibilité des protéines en réduisant leur poids moléculaire. L'hydrolyse produit essentiellement des oligopeptides, di et tripeptides, ainsi que des acides aminés libres dont les propriétés attractantes sont reconnues. Il faut noter que ces concentrés contiennent des teneurs fortement réduites en matières minérales, en comparaison de la farine de poisson.

5 L'évolution des formulations aquacoles

Il n'existe pas d'autre ingrédient répondant aussi bien que la farine de poisson aux besoins nutritionnels des poissons. La solution pour la remplacer tout en répondant aux besoins des poissons est donc de mélanger des matières premières dont les apports nutritionnels se complètent. C'est le travail des formulateurs qui s'appuient sur la connaissance de la composition des substituts potentiels de la farine de poisson, incluant les sources protéiques végétales, pour produire de nouveaux aliments aquacoles, tout en cherchant à conserver les performances de croissance et de conversion alimentaire des poissons d'aquaculture ainsi que leurs qualités nutritionnelles et organoleptiques.

Les travaux en nutrition aquacole ont ainsi permis de diminuer la proportion de farines de poisson dans les aliments piscicoles si on compare la situation entre 1995 et 2011 (Fig. 5). L'interdiction d'utiliser les farines animales à partir de

Tableau 3. Caractéristiques (en % de la matière sèche) de la farine de poisson et des produits végétaux les plus utilisés comme sources protéiques dans les aliments aquacoles industriels en Europe.

Ingrédients	Origine principale	Protéines	Lipides	Amidon	Fibres
Farine d'anchois	Amérique du sud	71	8,2	–	–
Farine d'hareng	Europe	78	9,1	–	–
Oléagineux					
Soja (tourteau)	USA, Brésil	46–54	0,9	2,7	23
concentré protéique	USA, Brésil	63–69	0,5	–	–
Colza (tourteau)	Europe	41	4	1,5	23
Tournesol (tourteau)	Europe	36	1,9	–	43
Céréales					
Blé entier	Europe	11–15	1,8–2,0	65	14
gluten	Europe	81–90	1,7	–	–
Maïs (gluten)	Europe	63–70	2,4	–	–
Protéagineux					
Pois (dépelliculé extrudé)	Europe, Canada	28	1,6	45,4	7,7
Lupin (blanc doux)	Bassin méditerranéen, Australie	33	7,3	1,4	42
Féverole	Europe	29	1,7	43	9,3

Sources : NRC (2011) et Feedipedia (2013).

2000 associé à la croissance rapide de l'aquaculture mondiale et à la hausse du prix des farines de poisson a accéléré le changement : entre 1995 et 2001 le niveau d'incorporation des farines de poisson est resté similaire (environ 40 % de l'aliment pour le saumon et les poissons marins, 30–35 % pour la truite et 25 % pour la crevette), mais les protéines animales transformées (PAT) ont été remplacées par d'autres ingrédients, principalement des sources protéiques d'origine végétale. Ce n'est qu'ensuite qu'a été initiée la baisse du taux d'incorporation de farine de poisson dans les aliments industriels et cette diminution s'est accentuée au fil des années. En 2011, il ne restait plus que de 10 à 15 % de farine de poisson dans les aliments des espèces dites carnivores, alors que les taux d'incorporation des ingrédients végétaux ont explosé : ils sont maintenant les composants majoritaires des aliments commerciaux aquacoles.

6 Atouts et limites de la composition des sources protéiques végétales

Une large gamme d'ingrédients végétaux a déjà été prospectée pour remplacer la farine de poisson. Un ouvrage (Lim *et al.*, 2008) en présente une synthèse. De par leur composition et leur disponibilité sur le marché, les produits végétaux les plus utilisés en Europe sont des oléagineux (soja, colza, tournesol) sous forme de tourteaux ou de concentrés protéiques, des protéagineux (lupins, féverole, pois), des céréales (maïs, blé) ou encore des extraits protéiques de céréales comme le gluten (Tab. 3). Le potentiel de fourrages déshydratés (luzerne) est aussi exploré. Les chercheurs en nutrition aquacole les ont testés individuellement en les incorporant à différentes doses dans les aliments pour les poissons en phase de grossissement en remplacement de la farine de poisson, et ont ainsi déterminé leurs intérêts et inconvénients respectifs.

6.1 Le taux protéique et le profil en acides aminés

Comparée aux farines de poisson, la teneur en protéine des matières premières végétales est faible (Tab. 3). Afin de couvrir les besoins en protéines des poissons (Tabl. 1), il est souvent nécessaire d'ajouter des concentrés protéiques tels que les glutens de blé et de maïs ou les concentrés de soja qui contiennent de 60 à 90 % MS de protéines. Mais ces produits sont onéreux du fait du coût des traitements technologiques appliqués pour les produire et par conséquent, ils sont rarement incorporés à des taux supérieurs à 5 % dans les aliments commerciaux.

Le profil en acides aminés des produits végétaux diffère de celui des farines de poisson (Tab. 4). Les acides aminés qui semblent les plus limitants sont la lysine et la méthionine, car la grande majorité des sources protéiques végétales en contient de faibles quantités, à l'exception du gluten de blé pour la lysine et du gluten de maïs pour la méthionine. Mais d'autres acides aminés peuvent être limitants également chez certains poissons d'élevage : l'arginine dans le gluten de maïs, la thréonine dans le gluten de blé et le tryptophane dans le gluten de maïs (Tab. 4). Quand l'apport alimentaire en acides aminés ne répond pas parfaitement aux besoins de l'animal, le catabolisme azoté augmente, la rétention protéique est réduite et donc la croissance est ralentie et les rejets azotés accrus, ce qui participe à la pollution du milieu aquatique (Médale et Kaushik, 2009). Pour éviter les carences, les sources végétales sont mélangées et, si nécessaire, des acides aminés sous forme cristalline (AAC) sont ajoutés (Rodehutscord *et al.*, 1997), mais d'un point de vue économique, cela peut ne pas être rentable à cause du prix élevé de certains de ces AAC. On trouve de façon courante des aliments aquacoles formulés avec un ou deux AAC, le plus souvent la lysine, produite par fermentation, et la méthionine, produite par synthèse chimique. Il est à noter en outre, que plusieurs études conduites chez différentes espèces

Tableau 4. Teneurs en acides aminés indispensables (AAI).

AAI (% matière azotée totale)	ARG	HIS	ILE	LEU	LYS	MET	PHE	THR	TRP	VAL
Farine d'anchois	5,6	2,4	4,7	7,6	7,8	3,0	4,1	4,3	1,2	5,4
Farine d'hareng	5,2	2,1	5,1	6,5	10,1	3,1	3,7	3,5	0,9	4,5
Oléagineux										
Soja (tourteau)	7,3	2,7	4,5	7,8	**6,4**	**1,4**	5,0	3,9	1,4	5,5
concentré protéique	7,3	2,5	4,6	7,7	**6,2**	**1,3**	5,2	3,9	1,3	4,8
Colza (tourteau)	6,0	2,6	4,0	6,7	**5,3**	**2,0**	3,9	4,3	1,2	5,1
Tournesol (tourteau)	8,1	2,6	4,0	6,4	**3,3**	**2,3**	4,6	3,7	1,2	4,8
Céréales										
Blé entier	4,8	2,2	3,6	6,8	**2,6**	**1,6**	4,9	2,9	1,1	4,3
gluten	4,7	2,5	4,6	7,8	6,1	**2,0**	5,6	**2,0**	1,3	5,0
Maïs (gluten)	**3,0**	1,9	3,6	14,8	**1,7**	3,0	6,0	3,1	**0,5**	4,2
Protéagineux										
Pois (dépelliculé extrudé)	7,4	2,1	3,4	6,0	**5,9**	**0,8**	3,9	3,1	0,8	3,9
Lupin (blanc doux)	11,1	2,5	4,5	8,0	**5,1**	**0,9**	4,0	3,9	0,9	4,2
Féverole	9,8	2,5	4,1	7,6	**6,4**	**0,7**	4,2	3,6	0,8	4,5

Sources : NRC (2011) et Feedipedia (2013). Les valeurs grisées correspondent à des teneurs en AAI qui peuvent être limitante pour les poissons.

de poisson et de crevette ont montré que les AAC semblent être absorbés légèrement plus rapidement et/ou de façon plus précoce au niveau du tractus digestif comparé aux acides aminés liés aux protéines. Cette apparition désynchronisée au niveau plasmatique et/ou tissulaire par rapport aux acides aminés ingérés sous forme de protéines entraîne une plus forte proportion d'AAC catabolisés. Afin de ralentir l'absorption des AAC, on a recours actuellement à des techniques d'enrobage, d'encapsulation, de polymérisation qui se sont montrées efficaces pour améliorer l'utilisation des AAC chez les poissons et la crevette (NRC, 2011).

6.2 Les glucides

La teneur en glucides des produits végétaux est élevée (Tab. 3). Le pois, la féverole et les farines de céréales sont riches en amidon, alors que les tourteaux de soja et de colza, ainsi que le lupin sont riches en glucides membranaires complexes (pectines, hémicellulose, pentosanes, cellulose, lignine, appelés « fibres » dans le Tab. 3). Les concentrés protéiques en sont exempts mais leur coût limite leur utilisation. Comme la digestibilité des glucides dépend fortement de leur source, du traitement qu'ils ont subi et de leur taux d'incorporation dans les régimes, les formulateurs doivent prendre en compte tous ces paramètres pour que les glucides des sources protéiques végétales ne soient pas un frein à l'utilisation de ces ingrédients en alimentation aquacole.

En raison de l'activité limitée de l'amylase, l'amidon cru est faiblement digéré par les poissons de haut niveau trophique. Son coefficient d'utilisation digestive (% de l'ingéré) varie de 30 à 40 % selon le taux d'amidon du régime, la température et l'espèce (NRC, 2011). La digestibilité de l'amidon est améliorée par des traitements hydrothermiques, tels que l'extrusion, qui permettent de modifier la structure de l'amidon (décrystallinisation et dépolymérisation des macromolécules de l'amidon). L'action de l'amylase pancréatique et intestinale est facilitée par la réduction de la cohésion des grains ainsi obtenue. Toutefois, l'ingestion de grandes quantités d'amidon digestible (plus de 20 % de l'aliment) entraîne une hyperglycémie postprandiale persistante et des perturbations métaboliques souvent associées à une baisse du taux de croissance chez les salmonidés et les poissons marins (Enes *et al.*, 2011, Panserat *et al.*, 2013). Tous les acteurs du métabolisme glucidique sont présents chez ces espèces mais leur régulation est atypique (Polakof *et al.*, 2012). Les matières premières doivent donc être choisies par rapport à la digestibilité de leur amidon (extrudé ou prégélatinisé plutôt que cru) et doivent être incorporées de façon à limiter les quantités d'amidon dans la ration en deçà du seuil de 20 % de la MS.

Les fibres, elles, ne sont pas digérées par les poissons quelles que soient les espèces. Elles comprennent un groupe hétérogène de composés différant considérablement dans leur composition chimique et leurs propriétés physiques. On distingue cependant deux sous-groupes : les fibres hydrosolubles (pectines) qui augmentent la viscosité du bol alimentaire dans le tractus digestif, ce qui peut affecter la digestion et l'absorption des nutriments, et les fibres insolubles (cellulose, hémicellulose, lignine…) qui ont comme caractéristique principale d'augmenter la vitesse du transit intestinal (stimulation du péristaltisme), réduisant ainsi le temps de contact des composants alimentaires avec les enzymes digestives et les cellules de la muqueuse intestinale, mais aussi d'emprisonner les lipides et les protéines de l'aliment dans un réseau qui gêne l'accès des enzymes digestives à leur substrat. Les fibres en quantité raisonnable dans l'aliment (< 8 % MS) peuvent cependant améliorer la croissance des poissons, car elles constituent un lest dans le bol alimentaire qui régule la vitesse du transit intestinal (NRC, 2011). Les essais de traitement par des enzymes pour pré-digérer les fibres se sont révélés peu efficaces et les poissons se montrent intolérants aux sucres simples tels que le xylose et le galactose qui sont libérés (Stone, 2003). Comme les nouvelles formules d'aliments aquacoles contiennent de plus en plus de végétaux, le taux des polysaccharides non amylacés dans les aliments augmente de plus en plus, une meilleure compréhension des caractéristiques physico-chimiques de ces

Tableau 5. Principaux facteurs antinutritionnels (FAN) présents dans les matières premières d'origine végétale couramment utilisées en alimentation aquacoles.

FAN	Matières premières concernées	Effets délétères sur :	Réduction par :
Inhibiteurs de protéinases	Tourteau de soja, tourteau de colza, tourteau de tournesol, lupin, pois, blé, maïs	Digestion des protéines	Traitement thermique, micronisation, extrusion, agents réducteurs (sulfites, thiols)
Inhibiteur de l'amylase	Blé	Digestion des glucides	
Inhibiteur de l'invertase	Maïs	Digestion des glucides	
Acide phytique	Tourteau de soja, tourteau de colza, pois, blé, maïs	Digestion du phosphore et des protéines	Ajout de phytase, trempage et chauffage simultanés, lavage avec des acides
Polyphénols (tannins, isoflavonoïdes…)	Tourteau de colza, tourteau de tournesol, pois, féverole	Digestion	Sélection végétale, Dépelliculage, traitement thermique, lavage avec des solvants organiques
Oligosaccharides	Lupin, pois	Digestion	Sélection végétale, dépelliculage, extrusion, trempage et chauffage simultanés
Cellulose	Tourteau de soja, tourteau de colza, tourteau de tournesol, lupin, pois, blé, maïs	Digestion	Dépelliculage, extrusion, lavage avec des solvants organiques
Inhibiteur de l'arginase	Tourteau de tournesol	Métabolisme	
Alcaloïdes	Lupin	Appétit, métabolisme, santé (neurotoxique)	Sélection végétale
Glycoside cyanogène	Pois	Métabolisme	Chauffage, trempage
Glucosinolates	Tourteau de colza	Appétit, hyperthyroïdie, métabolisme	Sélection végétale, extrusion, lavage avec des solvants organiques
Lectines	Tourteau de soja, pois, blé	Absorption, immunité, santé (entéropathies)	Chauffage, extrusion, trempage, radiations infra-rouges
Saponines	Tourteau de soja, lupin, pois	Santé (entéropathies), digestion	Chauffage
Vicine, convicine	Féverole	Santé (anémie)	Sélection végétale
Phytoestrogènes	Tourteau de soja, lupin, blé, maïs	Reproduction	
Allergènes	Tourteau de soja	Immunité, santé (entéropathies)	Dépelliculage

composés et de la tolérance des poissons à leur incorporation dans l'aliment devient cruciale.

6.3 Les lipides

Les produits végétaux utilisés en alimentation aquacole contiennent peu de lipides, à l'exception de la farine de lupin (Tab. 3). Parmi les lipides contenus dans la farine de poisson, on trouve des AGPI-LC n-3, des phospholipides et du cholestérol. Il n'y a pas d'EPA ni de DHA dans les produits végétaux et leur teneur en phospholipides est très faible, à l'exception des graines de soja non délipidées. La lécithine de soja apporte souvent les phospholipides dans les aliments aquacoles à base de végétaux. Le cholestérol est le stérol prédominant dans les lipides d'origine animale, alors qu'il représente moins de 5 % des stérols totaux dans les huiles végétales. Les plantes contiennent des phytostérols dont les effets sur le métabolisme des poissons ne sont pas encore complètement connus et qui peuvent affecter la reproduction de certaines espèces (Nakari et Erkomaa, 2003). Si de l'huile de poisson est incorporée aux aliments aquacoles riches en ingrédients végétaux, les besoins en acides gras essentiels des poissons sont couverts et la qualité nutritionnelle des poissons d'élevage reste comparable à celle des poissons sauvages. Mais dans la pratique, la farine et l'huile de poisson sont remplacées simultanément. Le formulateur doit également avoir recours à des mélanges d'huiles végétales afin d'obtenir un profil en acides gras dans les aliments satisfaisant, comme décrit dans la revue de Médale *et al.* (2013).

6.4 Les facteurs antinutritionnels

Les végétaux contiennent des substances qui peuvent impacter négativement l'appétit, la digestion, l'absorption des nutriments et le métabolisme : ils sont de diverse nature et sont appelés facteurs antinutritionnels (FAN) (Tab. 5). Comme ces FAN peuvent affecter la croissance et parfois la santé des poissons, ils ont un impact économique important en production aquacole. Les mécanismes d'action de la plupart d'entre eux ne sont pas connus chez les poissons. Les effets qui leur sont attribués (voir Tab. 5) découlent d'observations expérimentales ou sont déduites par analogie avec ce qui est connu chez d'autres animaux d'élevage et chez l'homme. Chez le saumon atlantique, la présence de soja dans le régime provoque fréquemment l'apparition d'entérites (Refstie *et al.*, 2000). Il est encore difficile de savoir lequel des FAN du soja est responsable de telles inflammations. Selon les travaux de Van den Ingh *et al.* (1996) qui ont testé l'effet de différentes substances

indésirables isolées du soja, aucune n'induit d'entérites, ce qui suggère que l'entérite résulte de l'effet conjugué de différents facteurs antinutritionnels présents dans cet ingrédient.

De nombreuses études ont été entreprises avec pour objectif d'identifier les FAN contenus dans les matières premières végétales candidates à la substitution de la farine de poisson, d'évaluer leurs effets délétères chez les poissons, d'élucider les mécanismes responsables des effets observés et de déterminer la teneur maximale acceptable de FAN dans les aliments aquacoles (Krogdahl *et al.*, 2010). Cependant, la grande majorité de ces études a été réalisée avec un seul composé à la fois. Pourtant, les végétaux contiennent rarement un seul FAN et des interactions entre différentes substances sont soupçonnées (*cf.* les entérites provoquées par le soja). Il est donc possible que l'impact des FAN chez les poissons soit sous-estimé. Le Tableau 5 résume l'état des connaissances actuelles sur les FAN contenus dans les ingrédients végétaux utilisés en alimentation aquacole et leur impact chez les poissons en général. Parmi les facteurs antinutritionnels les plus courants, on peut citer les facteurs antitrypsiques, inhibiteurs de protéases, l'acide phytique qui complexe le phosphore et le rend indisponible, des phyto-estrogènes (daidzéine et génistéine) qui peuvent éventuellement perturber la reproduction des poissons, des alcaloïdes qui affectent l'appétit, des glucosinolates, dont les métabolites affectent l'appétit et perturbent la synthèse des hormones thyroïdiennes, des lectines ou hémagglutinines, glycoprotéines qui se lient aux glucides, interfèrent avec l'absorption des nutriments et provoquent des phénomènes inflammatoires, des composés phénoliques comme les tannins qui inhibent les enzymes digestives, des oligosaccharides (fibres) tels que le raffinose et le stachyose non digestibles en raison du manque d'alpha-glucosidase dans le tube digestif des poissons. Les poissons sont généralement plus sensibles à ces substances que les animaux terrestres et certaines espèces de poissons sont plus sensibles que d'autres. De plus, l'effet délétère des FAN chez les poissons peut être différent selon l'espèce considérée. Par exemple, les poissons marins sont moins sensibles aux glucosinolates contenus dans le colza que les poissons d'eau douce, sans doute en raison de la richesse en iode de l'eau de mer, cet élément étant capable de réduire la toxicité de certains métabolites des glucosinolates (Burel *et al.*, 2001).

Les FAN constituent donc un frein majeur à l'utilisation des produits végétaux en alimentation aquacole. Pour limiter les effets négatifs, différentes stratégies sont adoptées. Lorsque la substance indésirable pour l'alimentation animale n'est pas indispensable à la plante, des variétés à faible taux de cette substance peuvent être sélectionnées. Pour l'alimentation des poissons, on peut utiliser du colza à faible teneur en glucosinolates et en acide érucique (variétés 00), du lupin doux sans alcaloïdes, du pois et de la féverole sans tannins, de la féverole sans vicine-convicine, et du pois et du soja à teneur réduite en facteurs antitrypsiques. Lorsque les FAN sont présents dans l'enveloppe des graines, le retrait de l'enveloppe permet d'en éliminer une partie. Le dépelliculage des graines de pois et le décorticage des graines de tournesol améliorent ainsi fortement leur digestibilité chez les poissons, grâce à l'abaissement de leur teneur en fibres (cellulose surtout). Des traitements thermiques et/ou des procédés d'extrusion peuvent également réduire les contenus en FAN thermo-sensibles comme les antiprotéases ou les lectines. Cependant, certains composés aux propriétés anti-nutritionnelles, comme l'acide phytique, sont nécessaires à la plante, ils ne peuvent pas être éliminés par sélection génétique et résistent aux traitements physiques. Il faut alors contrecarrer leurs effets. Par exemple, pour rendre disponible le phosphore séquestré par l'acide phytique présent dans les végétaux, l'addition de phytase qui dégrade la liaison du phosphore phytique se révèle efficace pour augmenter la biodisponibilité du phosphore (Cao *et al.*, 2007). Il faut noter que grâce aux traitements technologiques appliqués au cours de leur production, les concentrés protéiques végétaux comme le concentré protéique de soja, le gluten de blé et le gluten de maïs contiennent moins de FAN que les tourteaux ou les graines entières.

Tableau 6. Effets des principales mycotoxines chez les mammifères.

Mycotoxine	Effets
Aflatoxine B1 et M1	Hépatotoxicité Génotoxicité Cancérogénicité Immunomodulation
Ochratoxine A	Néphrotoxicité Génotoxicité Immunomodulation
Trichothécènes (groupe A et B)	Hématotoxicité Immunomodulation Toxicité cutanée
Zéaralénone	Fertilité et reproduction
Fumonisine B1	Lésion du système nerveux central Hépatotoxicité Génotoxicité immunomodulation

D'après le rapport AFSSA (2009).

7 Des contaminants biologiques à ne pas oublier : les mycotoxines

L'utilisation d'ingrédients végétaux augmente le risque d'introduire des mycotoxines dans l'alimentation des poissons (Spring et Burel, 2008) et ce risque n'est pas toujours suffisamment pris en compte en production aquacole. Les mycotoxines sont des produits du métabolisme secondaire de moisissures (champignons microscopiques) pouvant se développer sur la plante au champ ou en cours de stockage et sont douées de potentialités toxiques à l'égard de l'homme et des animaux (rapport AFSSA, 2009). Ces toxines se retrouvent à l'état de contaminants naturels dans de nombreuses matières premières végétales destinées à l'alimentation humaine et animale. Parmi les centaines de mycotoxines connues, les plus préoccupantes sont les aflatoxines, l'ochratoxine A, les trichothécènes (DON, T-2 toxin), la zéaralénone et les fumonisines. Le Tableau 6 résume les effets des principales mycotoxines, identifiés principalement chez les mammifères.

Les travaux de recherche qui se sont intéressés à l'impact des mycotoxines chez les espèces piscicoles ont démontré des effets délétères sur les performances et la santé des poissons et des crevettes. La plupart des symptômes d'une mycotoxicose

sont non-spécifiques, d'où la difficulté de diagnostiquer correctement les problèmes qui y sont liés. Des symptômes généraux (réduction des performances et des défenses immunitaires) sont observés avec des doses modérées de toxines, alors que des symptômes causés par des niveaux d'exposition plus élevés sont plus spécifiques. Le diagnostic se complique encore à cause de symptômes secondaires résultant de maladies opportunistes liées à l'affaiblissement du système immunitaire causé par l'exposition aux mycotoxines.

7.1 L'aflatoxine

Les aflatoxines B1, B2, G1 et G2 sont produites au champ ou durant le stockage des matières premières par des champignons du genre *Aspergillus*, surtout sous des climats chauds et humides. Elles sont souvent trouvées sur le maïs, le coton, le soja, le tournesol et l'arachide (rapport AFSSA, 2009). Compte tenu du climat européen, l'alimentation des poissons est plus susceptible d'être contaminée *via* l'incorporation de matières premières végétales d'importation. Comme chez les autres espèces animales, l'aflatoxine exerce, chez les poissons, des effets carcinogènes (Wolf et Jackson, 1963). Dans la plupart des cas rapportés d'aliments piscicoles contaminés, les doses mesurées étaient inférieures à celles nécessaires pour entraîner des symptômes d'une toxicité aigüe chez les autres animaux d'élevage. En général on observe sur le terrain une suppression immunitaire et donc une susceptibilité accrue aux maladies. Des études expérimentales ont montré que la truite arc-en-ciel est tout particulièrement sensible à une exposition aux aflatoxines, alors que le saumon coho, la carpe indienne et le poisson chat sont plus résistants (Hendricks, 1994 ; Gallagher et Eaton, 1995 ; Sahoo et Mukherjee, 2001). L'intensité des symptômes d'une aflatoxicose est influencée par la concentration alimentaire en aflatoxine, mais aussi par la durée de l'exposition. En général les jeunes stades de poissons sont plus sensibles que leurs aînés, avec l'apparition de mortalités au lieu d'une simple incidence sur les performances. Des signes cliniques extrêmement variés peuvent être observés sur tous les organes clés : opacité des yeux, cataracte, lésions sur la peau, nageoires abimées, nage anormale, faible appétit, etc. Des études pharmacocinétiques ont montré un faible potentiel d'accumulation d'aflatoxine et de ses métabolites dans les tissus du poisson chat et de la crevette, alors qu'il est bien plus élevé chez la truite (Plakas *et al.*, 1991 ; Larsson *et al.*, 1992 ; Bintvihok *et al.*, 2003).

7.2 Ochratoxine A

L'ochratoxine peut être présente dans les grains de céréales et les graines d'oléagineux et peut se former durant le stockage des matières premières ou des aliments composés. Sous des climats froids et tempérés (Europe du nord et Canada), l'ochratoxine A est produite par *Penicillium verrucosum* et est spécifiquement associé aux céréales stockées (dont le blé et le maïs). En régions chaudes et tropicales l'ochratoxine A est produite par *Aspergillus carbonarius* et par *Aspergillus ochraceus* et est trouvé, entre autres, sur le soja et le maïs (rapport AFSSA, 2009). Les aliments pour poissons peuvent donc être contaminés par cette toxine *via* l'incorporation de céréales et produits dérivés locaux ou d'importation et de tourteaux de soja importés. Les nécroses typiquement observées sur les tubules rénaux des mammifères et oiseaux exposés à l'ochratoxine A n'ont pas été retrouvées chez les poissons, mais une résistance plus faible aux maladies et une baisse des performances ont été rapportées avec des concentrations alimentaires de 1 ppm d'ochratoxine A (Manning *et al.*, 2003, 2005). D'autres effets ont été également observés sur le métabolisme des poissons. Par ailleurs, les poissons semblent très efficaces pour métaboliser l'ochratoxine A : elle est rapidement excrétée par voie biliaire (Fuchs *et al.*, 1986). Il y a donc peu de risque de retrouver de l'ochratoxine ou ses métabolites dans les tissus comestibles.

7.3 Les trichothécènes

Parmi les nombreuses trichothécènes connues, le déoxynivalénone (DON), la toxine T-2 et le diacétoxycripénol (DAS) ont fait l'objet d'attentions particulières. Les trichothécènes sont produites au champ par *Fusarium graminearum* et *Fusarium culmorum*. Le premier facteur de risque de production de trichothécènes, notamment le DON dans le blé tendre et les céréales, est la pluie au moment de la floraison, voire dans les semaines qui suivent la floraison. La toxine T-2 se retrouve principalement sur des céréales ayant reçu de la pluie et moissonnées en période froide. Des contaminations peuvent aussi survenir lors d'un stockage des céréales en conditions humides, avant séchage des grains. Toutes les régions du monde sont concernées par ces contaminations, mais le risque est plus grand dans les régions à climat tempéré d'Amérique du nord, d'Europe et d'Asie (rapport AFSSA, 2009). Aucune région ni aucun type de culture céréalière ne semblent être épargnées, les aliments aquacoles contenant des céréales sont donc susceptibles d'être contaminés par des trichothécènes. Leur toxicité est bien connue chez les mammifères et les oiseaux, en revanche peu de données sont disponibles chez les poissons. Chez la truite arc-en-ciel, la croissance est réduite à partir d'un contenu alimentaire de 1 ppm de DON, résultant d'un effet délétère sur la consommation d'aliment et l'efficacité alimentaire (Woodward *et al.*, 1983). La truite arrête de s'alimenter à partir de 20 ppm de DON. Le poisson chat semble moins sensible, car ses performances ne sont réduites qu'à partir d'une contamination alimentaire de 15 ppm de DON (Manning, 2004). En revanche, le poisson chat semble plus sensible à la toxine T-2 (à partir de 625 ppb) que la truite (1 ppm) (Manning *et al.*, 2003). Chez les deux espèces, la toxine T-2 provoque des lésions intestinales. Les performances de la crevette sont réduites à partir d'une concentration alimentaire de 0,2 ppm de DON (Trigo-Stockli *et al.*, 2000). Il a été montré un effet délétère de la toxine T-2 sur le système immunitaire du tilapia (Gogal *et al.*, 2000).

7.4 La Zéaralénone

La zéaralénone (ZEA) est une mycotoxine produite par des champignons du genre *Fusarium* dans les céréales dont le maïs et le blé. Elle apparaît au cours de la maturation des grains de

céréales lorsque les conditions climatiques sont mauvaises (exposition des épis aux intempéries) dans les régions tempérées d'Europe, d'Amérique et d'Asie. Elle est produite principalement au champ, mais elle peut aussi être synthétisée au cours du stockage (rapport AFSSA, 2009). Les aliments pour poissons contenant du blé et du maïs ou des produits dérivés sont donc susceptibles d'être contaminés par la ZEA. Cette toxine a des effets de type œstrogénique qui altèrent la fertilité des mammifères. Le poisson pourrait être encore plus sensible, car une étude a montré une plus forte affinité de ZEA pour les récepteurs à œstrogène chez la truite arc-en-ciel par rapport à ce qui a été mesuré chez les mammifères et les oiseaux (Matthews *et al.*, 2000). La plupart des études menées chez les poissons ont concerné les capacités reproductives des femelles (Arukwe *et al.*, 1999), mais il semble que la fertilité des mâles puisse également être affectée : le nombre et la qualité des spermatozoïdes est réduite chez la carpe (Sandor et Vanyi, 1990).

7.5 Les fumonisines

Les fumonisines (FB1) semblent être produites quasi-exclusivement au champ, sur maïs et sorgho, par des espèces de *Fusarium verticillioides* (maintenant appelé *Fusarium moniliforme*) et *F. proliferatum*. La présence importante de fumonisines est liée à des températures estivales élevées. Les maïs cultivés en Europe du Sud seraient particulièrement exposés à la contamination par les fumonisines (rapport AFSSA, 2009). Il y a donc un risque de contamination des aliments aquacoles *via* l'incorporation de maïs et de produits dérivés comme le gluten de maïs. Le peu de travaux de recherche portant sur l'impact des fumonisines en aquaculture concernait la carpe, le tilapia et le poisson chat. La sensibilité de ces poissons est fonction de leur âge, les plus jeunes étant plus sensibles (Brown *et al.*, 1994 ; Yildirim *et al.*, 2000). Le plus gros problème posé par les fumonisines chez les poissons est leur capacité à altérer leur fonction immune ce qui les rend plus sensibles aux maladies : 20 ppm de fumonisine provoquent une baisse de la production d'anticorps. La même dose affecte la croissance des jeunes stades chez le poisson chat alors qu'il faut 80 ppm chez les plus grands (Lumlertdacha et Lovell, 1995 ; Lumlertdacha *et al.* 1995). Le métabolisme est impacté à des doses bien plus faibles. Par exemple, le ratio shinganine/shingosine (biomarqueur d'une exposition aux fumonisines) est modifié à partir de 5 ppm de fumonisines dans l'aliment de la truite arc-en-ciel (Meredith *et al.*, 1998).

7.6 Contaminations multiples et traitements possibles

Les études expérimentales ont la plupart du temps porté sur l'impact de mycotoxines isolées, alors que sur le terrain les matières premières végétales peuvent présenter des multi-contaminations (rapport AFSSA, 2009). Des expositions multiples entraînent des effets synergiques, antagonistes ou additifs chez les espèces d'élevage terrestres comme les volailles et le porc. Il semble que ce soit également le cas chez les espèces aquacoles car des effets interactifs ont été observés (Yildirim *et al.*, 2000).

Comme le risque de mycotoxicose est très difficile à prévoir, des stratégies préventives doivent être utilisées afin de minimiser la formation de mycotoxines dans les champs ou durant le stockage et ainsi de réduire leur impact si elles atteignent l'animal. Chez les animaux terrestres, des agents adsorbants sont utilisés afin de limiter la quantité de mycotoxines absorbés par les animaux au niveau de leur tube digestif, ou alors des agents détoxifiants qui sont supposés dégrader les mycotoxines en métabolites non toxiques. Les effets de ces produits (agents adsorbants et détoxifiants) doivent encore être évalués en production aquacole.

8 Bilan actuel sur l'incorporation de sources protéiques végétales dans les aliments piscicoles

Les limites de la substitution de la farine de poisson ont été repoussées chez toutes les espèces à condition d'utiliser différents produits végétaux de bonne qualité (haute valeur nutritionnelle, faible teneur en FAN) en mélange (Collins *et al.*, 2013). Dans les aliments pour salmonidés et poissons marins, 80 à 95 % de la farine de poisson peut ainsi être substituée sans impact négatif. Mais le remplacement total de la farine de poisson par des produits végétaux provoque une diminution du taux de croissance et de l'efficacité alimentaire chez les espèces de haut niveau trophique, même si tous les éléments nutritifs nécessaires sont présents dans l'aliment (Gómez-Requeni *et al.*, 2004 ; Vilhelmsson *et al.*, 2004 ; Panserat *et al.*, 2008 ; Dupont-Nivet *et al.*, 2009 ; Alami-Durante *et al.*, 2010 ; Le Boucher *et al.*, 2012, 2013a).

8.1 Ingestion des aliments réduite ?

Chez les poissons de haut niveau trophique alimentés avec des aliments végétaux dépourvus de farine de poisson, la première cause du ralentissement de la croissance est la baisse de consommation d'aliment. Cet effet a été observé avec différents produits végétaux et il est probablement causé à la fois par des substances indésirables (FAN) apportées par les végétaux et par l'absence de composés attractifs normalement présents dans la farine de poisson. L'incorporation de 5–10 % de produits marins dans le régime suffit souvent à rendre l'aliment attractif et à restaurer l'appétit des poissons. Les déterminants de la prise alimentaire sont très peu connus chez les poissons. La diminution de l'appétit pourrait résulter de phénomènes orosensoriels (goût ou texture de l'aliment) ou de rétrocontrôles post-absorptifs, le poisson réduisant sa prise alimentaire pour diminuer l'ingestion de produits « toxiques » présents dans l'aliment. Des recherches sont en cours actuellement afin d'améliorer l'ingestion des aliments végétaux. Il a été ainsi montré récemment (Geurden *et al.*, 2013) qu'une exposition précoce de courte durée d'alevins de truites à un aliment végétal améliore la consommation et l'utilisation du même aliment plus tard dans la vie de ces poissons (au stade juvénile). Des travaux complémentaires sont nécessaires afin de déterminer la persistance de cet effet positif d'une exposition précoce et d'en comprendre les mécanismes.

8.2 Digestion perturbée ?

La digestibilité des protéines est généralement haute chez les poissons, qu'elles soient d'origine animale ou végétale (supérieure à 90 % ; NRC, 2011). Cependant, lorsque l'ingrédient végétal contient certains FAN, elle peut être réduite. C'est le cas par exemple des facteurs anti-protéasiques, tannins, fibres…qui inhibent l'activité des enzymes digestives et/ou la vitesse du transit intestinal (Tab. 5). Des perturbations de l'absorption des acides aminés et du glucose ont aussi été observées chez la truite et la daurade nourries avec des aliments végétaux dépourvus de farine de poisson (Santigosa *et al.*, 2011).

8.3 Métabolisme affecté ?

Les effets des aliments riches en végétaux et pauvres ou dépourvus de farine de poisson sur le métabolisme des poissons varient fortement selon les produits végétaux utilisés et les quantités incorporées. Les chercheurs en nutrition des poissons ont mis en évidence les voies métaboliques perturbées (métabolisme azoté, glucidique, lipidique, minéral, etc.), ce qui a permis d'améliorer les formules « végétales ». Les effets délétères récurrents concernent les dépôts lipidiques et le cholestérol plasmatique.

L'incorporation de mélanges d'ingrédients végétaux en forte quantité dans les aliments piscicoles se traduit par une augmentation des dépôts adipeux périviscéraux chez les poissons, même lorsque la croissance n'est pas modifiée (Panserat *et al.*, 2008 ; Torstensen *et al.*, 2011). L'apport en acides aminés pourrait être impliqué dans la stimulation de la synthèse hépatique, mais le changement d'orientation des dépôts (plutôt vers la cavité abdominale que vers le muscle) reste inexpliquée.

La substitution de la farine de poisson par des végétaux provoque une diminution du taux de cholestérol plasmatique chez toutes les espèces de poisson (Kaushik *et al.*, 1995 ; Gómez-Requeni *et al.*, 2004), vraisemblablement causée à la fois par la diminution de l'apport en cholestérol normalement fourni par la farine de poisson et par les phytostérols apportés par les végétaux (Phillips *et al.*, 2002).

8.4 Qualités nutritionnelles et organoleptiques réduites ?

La substitution de la farine de poisson par des produits végétaux dans l'aliment a peu d'effets sur les qualités organoleptiques du filet si le taux de croissance n'est pas affecté (de Francesco *et al.*, 2004, 2007 ; Adamidou *et al.*, 2009). Cependant, les pigments contenus dans certains produits végétaux peuvent affecter la pigmentation de la chair des salmonidés. La lutéine du maïs, par exemple, donne une teinte jaune à la chair. Quand la quantité de produits végétaux dans l'aliment augmente, la proportion d'AGPI n-6 dans la chair augmente aussi, mais les modifications restent faibles si les lipides sont majoritairement apportés par de l'huile de poisson. Toutefois la baisse de croissance résultant du remplacement total de la farine de poisson par des produits végétaux chez la truite est accompagnée d'une diminution du taux de lipides du muscle ; la chair est alors plus ferme avec une odeur de poisson moins prononcée (de Francesco *et al.*, 2004).

8.5 Conséquences sur la santé des poissons ?

L'intégrité du tractus gastro-intestinal peut être affectée par les fibres présentes dans certaines sources protéiques végétales ou par d'autres FAN car c'est le premier organe exposé à l'aliment ingéré (Knudsen *et al.*, 2007 ; Krogdalh *et al.*, 2010). Par exemple, les produits issus du soja altèrent l'intégrité des entérocytes et des muqueuses de l'intestin avec une augmentation des inflammations des couches inférieures chez les salmonidés (Van den Ingh *et al.*, 1996 ; Merrifield *et al.*, 2009). Le saumon atlantique se montre plus fortement affecté que la truite pour un même taux d'incorporation (Refstie *et al.*, 2000). Les populations microbiennes intestinales sont aussi modifiées par les régimes contenant des végétaux (Merrifield *et al.*, 2009 ; Desai *et al.*, 2012 ; Gatesoupe *et al.*, 2014). On soupçonne qu'elles participent aux perturbations observées, mais leur rôle reste à être démontré.

La substitution de la farine de poisson par des produits végétaux provoque des modifications des marqueurs du système immunitaire au niveau du foie et de l'intestin chez toutes les espèces de poisson (Sitjà-Bobadilla *et al.*, 2005 ; Panserat *et al.*, 2009 ; Tacchi *et al.*, 2012). Des travaux de recherche sont nécessaires pour évaluer les conséquences sur la santé et la résistance des poissons aux pathogènes.

8.6 Une alimentation végétale pour tout le cycle de production ?

Une étude très récente conduite dans le cadre d'un programme FUI (projet VégéAqua, pôles Aquimer, Mer Bretagne et Mer Paca) a démontré la possibilité d'élever la truite arc-en-ciel durant un cycle de vie complet avec un régime totalement dépourvu d'ingrédients d'origine marine (ni farine ni huile de poisson) de leur premier repas (stade alevin émergent) jusqu'à leur seconde reproduction, sans altérer fortement la survie et sans augmenter significativement les taux de malformations dans la descendance (Médale, communication personnelle). Ces résultats très encourageants démontrent les progrès réalisés dans la formulation des aliments aquacoles à base de végétaux.

9 Conclusions et perspectives

Comme l'illustre la Figure 5, les résultats de la recherche internationale dans le domaine de la nutrition des poissons ont été utilisés par l'industrie pour faire fortement évoluer la composition des aliments aquacoles. Les ingrédients végétaux sont maintenant devenus majoritaires dans les régimes de toutes les espèces aquacoles. Le choix des ingrédients et la formulation des aliments ont été affinés à partir des réponses des différentes espèces aux différents substituts végétaux et l'adaptation des procédés technologiques a permis d'améliorer les qualités nutritionnelles des composés végétaux. Toutefois, les taux de substitution très élevés restent associés à une dégradation de la croissance et dans certains cas, de la survie. Ces dernières années l'INRA a poursuivi son effort de recherche et reste fortement impliqué dans les projets menés au niveau national (projet VégéAqua) ou international (projets européens PEPPA, AQUAMAX et ARRAINA) concernant cette thématique. Le projet Végé-Aqua a démontré que des truites sont

capables d'effectuer un cycle de vie complet nourries avec des aliments 100 % végétaux sans effet dramatique ni sur leur performance de reproduction et ni sur leur descendance. Un nouveau projet européen (ARRAINA, coordonné par l'INRA), lancé en 2012, met l'accent sur les étapes critiques de la vie des poissons (stocks de géniteurs pour la reproduction) et les stades de développement spécifiques (géniteurs, stades précoces d'alimentation…). Des stratégies d'alimentation innovantes pouvant améliorer l'utilisation des régimes végétaux sont étudiées, incluant l'exposition précoce des alevins à des aliments végétaux, la programmation nutritionnelle et leurs conséquences sur les modifications épigénétiques. Par ailleurs, l'origine, sans doute multiple, des réductions de performances reste mal comprise, mais on observe au sein des lots de truites nourries avec ces aliments à base de végétaux une importante variabilité des performances individuelles, certains individus s'adaptant mieux que d'autres. D'où l'idée qu'il pourrait exister au sein des populations d'élevage une variabilité génétique à l'origine de ces écarts, variabilité susceptible d'être exploitée par sélection pour accélérer l'adaptation des cheptels à des environnements alimentaires contraignants (Le Boucher *et al*., 2013b). C'est dans le but d'explorer cette nouvelle piste que vient de débuter le projet de recherche ANR Agreenfish, coordonné par M. Dupont-Nivet. Le principal objectif de ce projet est d'acquérir des connaissances sur les mécanismes sous-jacents aux différences observées dans les capacités de lignées de truites à s'adapter à des régimes alimentaires à base de végétaux. L'accent sera mis sur les problèmes majeurs identifiés avec des taux élevés de remplacement de la farine de poisson :

- réduction de la prise alimentaire et de l'efficacité alimentaire conduisant à un taux de croissance plus faible et l'augmentation des rejets,
- altérations de l'intégrité de l'intestin et de ses fonctions, du système immunitaire, du métabolisme hépatique,
- modifications de la composition des communautés bactériennes associées à la muqueuse intestinale.

Pendant de nombreuses années les chercheurs se sont efforcés d'améliorer les aliments composés d'ingrédients végétaux afin qu'ils soient mieux acceptés et utilisés par les poissons de type carnivore ; aujourd'hui cette approche est complétée par la sélection génétique dont l'objectif est « d'améliorer » les poissons carnivores en sélectionnant des lignées plus adaptées à un régime « végétarien ».

Références

Adamidou S, Nengas I, Henry M, Grigorakis K, Rigos G, Nikolopoulou D, *et al*. 2009. feed utilization, health and organoleptic characteristics of European seabass (*Dicentrarchus labrax*) fed extruded diets including low and high levels of three different legumes. *Aquaculture* 293: 263–271.

AFSSA. 2009. Évaluation des risques liés à la présence de mycotoxines dans les chaînes alimentaires humaine et animale. Rapport final du groupe de travail AFSSA.

Alami-Durante H, Médale F, Cluzeaud M, Kaushik SJ. 2010. Skeletal muscle growth dynamics and expression of related genes in white and red muscles of rainbow trout fed diets with graded levels of a mixture of plant protein sources as substitutes for fishmeal. *Aquaculture* 303: 50–58.

Arukwe A, Grotmol T, Haugen TB, Knudsen FR, Goksoyr A. 1999. Fish model for assessing the *in vivo* estrogenic potency of the mycotoxin zearalenone and its metabolites. *Sci. Total Environ.* 236: 3–161.

Bintvihok A, Ponpornpisit A, Tangtrongpiros J, Panichkriangkrai W, Rattanapanee R, Doi K, Kumagai S. 2003. Aflatoxin contamination in shrimp feed and effects of aflatoxin addition to feed on shrimp production. *J. Food Protection* 66: 882–885.

Brown DW, McCoy CP, Rottinghaus GE. 1994. Experimental feeding of *Fusarium monoliforme* culture material containing fumonisin B1 to channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Vet. Diagn. Invest.* 6: 123–124.

Burel C, Boujard T, Kaushik, SJ, Boeuf G, Mol KA, Van Der Geyten S, *et al.* 2001. Effects of rapeseed meal-glucosinolates on thyroid metabolism and feed utilization in rainbow trout. *Gen. Comp. Endocrinol.* 124: 343–358.

Cao L, Wang W, Yang C, Yang Y, Diana J, Yakupitiyage A, Luo Z, Li D. 2007. Application of microbial phytase in fish feed. *Enzyme Microbial. Technol.* 40: 497–507.

Collins SA, Overland M, Skrede A, Drew MD. 2013. Effect of plant protein sources on growth rate in salmonids: Meta-analysis of dietary inclusion of soybean, pea and canola/rapeseed meals and protein concentrates. *Aquaculture* 400: 85–100.

De Francesco M, Parisi G, Médale F, Lupi P, Kaushik S, Poli BM. 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, Perez-Sanchez J, Gomez-Requeni P, Médale F, Kaushik SJ, Mecatti M, Poli BM. 2007. Effect of high level fish meal replacement by plant proteins in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) on growth and body/fillet quality traits. *Aquacult. Nutr.* 13: 361–372.

Desai AR, Links MG, Collins SA, Mansfield GS, Drew MD, Van Kessel AG, Hill JE. 2012. Effects of plant-based diets on the distal gut microbiome of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 350: 134–142.

Dupont-Nivet M, Médale F, Leonard J, Le Guillou S, Tiquet F, Quillet E, *et al*. 2009. Evidence of genotype-diet interactions in the response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) clones to a diet with or without fishmeal at early growth. *Aquaculture* 295: 15–21.

Enes P, Panserat S, Kaushik S, Oliva-Teles A. 2011. Dietary carbohydrate utilization by European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) juveniles. *Rev. Fish. Sci.* 19: 201–215.

FAO. 2012. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Rome, Italy. Disponible sur : http://www.fao.org/docrep/016/i2727f/i2727f00.htm.

Feedipedia. 2013. Animal Feed Resources Information System. Disponible sur : http://www.feedipedia.org/.

Francis G, Makkar HPS, Becker K. 2001. Antinutritional factors present in plant derived alternate fish feed ingredients and their effect in fish. *Aquaculture* 199: 197–227.

Fuchs R, Appelgren LE, Hult K. 1986. Distribution of 14C-ochratoxin A in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Acta. Pharmacol. Toxicol.* 59: 220–227.

Gallagher EP, Eaton DL. 1995. In vitro biotransformation of aflatoxin B1 (AFB1) in channel catfish liver. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 132: 82–90.

Gatesoupe FJ, Huelvan C, Le Bayon N, Sévère A, Aasen IM, Degnes KF, *et al.* 2014. The effects of dietary carbohydrate sources and forms on metabolic response and intestinal microbiota in sea bass juveniles, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* 422–423: 47–53

Geurden I, Borchert P, Balasubramanian MN, Schrama JW, Dupont-Nivet M, Quillet E, *et al*. 2013. The positive impact of the early-feeding of a plant-based diet on its future acceptance and utilisation in rainbow trout. *PloS One* 8: e83162.

Gogal RM Jr, Smith BJ, Kalnitsky J, Holladay SD. 2000. Analysis of apoptosis of lymphoid cells in fish exposed to immunotoxic compounds. *Cytometry* 39: 310–318.

Gómez-Requeni P, Mingarro M, Calduch-Giner JA, Médale F, Martin SAM, Houlihan DF, *et al*. 2004. Protein growth performance, amino acid utilisation and somatotropic axis responsiveness to fish meal replacement by plant protein sources in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Aquaculture* 232: 493–510.

Green JA, Hardy RW. The optimum dietary essential amino acid pattern for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), to maximize nitrogen retention and minimize nitrogen excretion. *Fish. Physiol. Biochem.* 27: 97–108.

Hendricks JD. 1994. Carcinogenicity of aflatoxins in nonmammalian organisms. In: Eaton DL, Groopman JD, Eds., The Toxicology of Aflatoxins: Human Health, Veterinary and Agricultural Significance. New York: Academic Press.

Kaushik SJ, Cravedi JP, Lalles JP, 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 (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 133: 257–274.

Knudsen D, Uran P, Arnous A, Koppe W, Frokler H. 2007. Saponin-containing subfractions of soybean molasses induce enteritis in the distal intestine of Atlantic salmon. *J. Agric. Food. Chem.* 55: 2261–2267.

Krogdahl A, Penn M, Thorsen J, Refstie S, Bakke AM. 2010. Important antinutrients in plant feedstuffs for aquaculture: an update on recent findings regarding responses in salmonids. *Aquacult. Res.* 41: 333–344.

Larsson P, Ngethe S, Ingebrigtsen K, Tjälve H. 1992. Extrahepatic disposition of 3H-aflatoxin B1 in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Pharmacol. Toxicol.* 71: 262–271.

Le Boucher R, Dupont-Nivet M, Vandeputte M, Kerneïs T, Goardon L, Labbé L, *et al*. 2012. Selection for adaptation to dietary shifts: towards sustainable breeding of carnivorous fish. *PloS One* 7: e44898.

Le Boucher R, Vandeputte M, Dupont-Nivet M, Quillet E, Ruelle F, Vergnet A, *et al*. 2013a. Genotype by diet interactions in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): Nutritional challenge with totally plant-based diets. *J. Anim. Sci.* 91: 44–56.

Le Boucher R, Dupont-Nivet M, Laureau S, Labbé L, Geurden I, Médale F, *et al*. 2013b. Amélioration génétique et utilisation des aliments à base de végétaux en pisciculture. *INRA Prod. Anim.* 26: 317–326.

Lim C, Webster CD, Lee CS, Eds. 2002. Alternative protein sources in aquaculture diets. New-York: The Haworth Press, Taylor & Francis Group.

Lumlertdacha S, Lovell RT. 1995. Fumonisin-contaminated dietary corn reduced survival and antibody production by channel catfish challenged with *Edwardsiella ictaluri*. *J. Aquat. Anim. Health* 7: 1–8.

Lumlertdacha S, Lovell RT, Shelby RA, Lenz SD, Kemppainen BW. 1995. Growth, hemathology, and histopathology of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, fed toxins from *Fusarium monoliforme*. *Aquaculture* 130: 201–218.

Mambrini M, Guillaume J. Nutrition protéique. In: Guillaume J, Kaushik S, Bergot P, Métailler R, eds. Nutrition des poissons et des crustacés. Paris: INRA, 1999, pp. 113–146.

Manning B. 2004. Mycotoxin problems in aquaculture. In: Alltech's 2nd Aquaculture Workshop, Dunboyne, Ireland, November 29.

Manning BB, Li MH, Robinson EH, Gaunt PS, Camus AC, Rottinghaus GE. 2003a. Response of Channel Catfish to Diets Containing T-2 Toxin. *J. Aquat. Anim. Health* 15: 229–238.

Manning BB, Ulloa RM, Li MH, Robinson EH, Rottinghaus GE. 2003b. Ochratoxin A fed to channel catfish causes reduced growth and lesions of hepatopancreatic tissue. *Aquaculture* 219: 739–750.

Manning BB, Terhune JS, Li MH, Robinson EH, Wise DJ, Rottinghaus GE. 2005. Exposure to Feedborne Mycotoxins T-2 Toxin or Ochratoxin A Increased Mortality of Channel Catfish Challenged with *Edwardsiella ictaluri*. *J. Aquat. Anim. Health* 17: 147–152.

Matthews J, Celius T, Halgren R, Zacharewski T. 2000. Differential estrogen receptor binding of estrogenic substances: a species comparison. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* 74: 223–234.

Médale F, Guillaume JC. 1999. Nutrition énergétique. In : Guillaume J, Kaushik S, Bergot P, Métailler R, Eds. Nutrition des poissons et des crustacés. Paris (France): INRA, pp. 87–111.

Médale F, Kaushik S. 2009. Les sources protéiques dans les aliments pour les poissons d'élevage. *Cah. Agric.* 18: 103–111.

Médale F, Le Boucher R, Dupont-Nivet M, Quillet E, Aubin J, Pansérat S. 2013. Des aliments à base de végétaux pour les aliments d'élevage. *INRA Prod. Anim.* 26: 303–316.

Meredith FI, Riley RT, Bacon CW, Williams DE, Carlson DB. 1998. Extraction, quantification, and biological availability of fumonisin B1 incorporated into the Oregon test diet and fed to rainbow trout. *J. Food Prot.* 61: 1034–1038

Merrifield DL, Dimitroglou A, Bradley G, Baker RTM, Davies SJ. 2009. Soybean meal alters autochthonous microbial populations, microvilli morphology and compromises intestinal enterocyte integrity of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) (Walbaum). *J. Fish. Dis.* 32: 755–766.

Nakari T, Erkomaa K. 2003. Effects of phytosterols on zebrafish reproduction in multigeneration test. *Environ Pollut.* 123: 267–273.

NRC. 2011. (National Research Council). *Nutrition Requirements of Fish*. Washington D.C. (USA): National Academy Press.

Panserat S, Kolditz C, Richard N, Plagnes-Juan E, Piumi F, Esquerré D, *et al*. 2008. Hepatic gene expression profiles in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed fish meal or fish oil free diets. *Br. J. Nutr.* 100: 953–967.

Panserat S, Hortopan GA, Plagnes-Juan E, Kolditz C, Lansard M, Skiba-Cassy S, *et al.* 2009. Differential gene expression after total replacement of dietary fish meal and fish oil by plant products in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) liver. *Aquaculture* 294: 123–131.

Panserat S, Kaushik S, Médale F. Rainbow trout as a model for nutrition and nutrient metabolism studies. In: Polakof S, Moon TW. eds. *Trout: from physiology to conservation*. Nova Science Publishers, 2013, pp. 131–153.

Phillips KM, Ruggio DM, Toivo JI, Swank MA, Simpkins AH. 2002. Free and esterified sterol composition of edible oils and fats. *J. Food Comp. Anal.* 15: 123–142.

Plakas SM, Loveland PM, Bailey GS, Blazer VS, Wilson GL. 1991. Tissue disposition and excretion of 14C-labeled aflatoxin B1 after oral administration in channel catfish. *Food Chem. Toxicol.* 29: 805–808.

Polakof S, Panserat S, Soengas J, Moon TW. 2012. Glucose metabolism in fish: a review. *J. Comp. Physiol. B* 182: 1015–1045.

Refstie S, Korsøen ØJ, Storebakken T, Baeverfjord G, Lein I, Roem AJ. 2000. Differing nutritional responses to dietary soybean meal in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 190: 49–63.

Rodehutscord M, Becker A, Pack M, Pfeffer E. 1997. Response of rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) to supplements of individual essential amino acids in a semi purified diet, including an estimate of the maintenance requirement for essential amino acids. *J. Nutr.* 127: 1166–1175.

Sahoo PK, Mukherjee SC. 2001. Effect of dietary beta-1,3 glucan on immune responses and disease resistance of healthy and aflatoxin B1-induced immunocompromised rohu (*Labeo rohita* Hamilton). *Fish Shellfish Immunol.* 11: 683–695.

Sandor G, Vanyi A. 1990. Mycotoxin research in the Hungarian Central Veterinary Institute. *Acta. Vet. Hung.* 38: 61–68.

Santigosa E, García-Meilán I, Valentin JM, Pérez-Sánchez J, Médale F, Kaushik S, *et al.* 2011. Modifications of intestinal nutrient absorption in response to dietary fish meal replacement by plant protein sources in sea bream (*Sparus aurata*) and rainbow trout (*Onchorynchus mykiss*). *Aquaculture* 317: 146–154.

Sitjá-Bobadilla A, Peña-Llopis S, Gómez-Requeni P, Médale F, Kaushik S, Pérez-Sánchez 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.

Spring P, Burel C. Effect of mycotoxins in aquaculture. In: Oswald IP, Taranu I. Eds. *Mycotoxins in farm animals*. Kerala (India): Transworld Research Network, 2008, pp. 71–90.

Stone DAJ. 2003. Dietary carbohydrate utilization by fish. *Rev. Fish. Sci.* 11: 337–369.

Tacchi L, Secombes CJ, Bickerdike R, Adler MA, Venegas C, Takle H, *et al.* 2012. Transcriptomic and physiological responses to fishmeal substitution with plant proteins in formulated feed in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *BMC Genomics* 13: 1–21.

Torstensen BE, Espe M, Stubhaug I, Lie O. 2011. Dietary plant proteins and vegetable oil blends increase adiposity and plasma lipids in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Br. J. Nutr.* 106: 633–647.

Trigo-Stockli DM, Obaldo LO, Dominy WG, Behnke KC. 2000. Utilisation of DON-contaminated hard red winter wheat for shrimp feeds. *J. World Aqua. Soc.* 31: 247–254.

Van den Ingh TSGAM, Olli JJ, Krogdahl A. 1996. Alcohol-soluble components in soybeans cause morphological changes in the distal intestine of Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *J. Fish. Dis.* 19: 47–53.

Vilhelmsson OT, Martin SAM, Médale F, Kaushik SJ, Houlihan DF. 2004. Dietary plant-protein substitution affects hepatic metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Br. J. Nutr.* 92: 71–80.

Wolf H, Jackson EW. 1963. Hepatomas in rainbow trout : Descriptive and experimental epidemiology. *Science* 142: 676–678.

Woodward B, Young LG, Lun AK. 1983. Vomitoxin in diets for rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture* 35: 93–101

Yildirim M, Manning B, Lovell RT, Grizzle JM, Rottinghaus GE. 2000. Toxicity of moniliformin and fumonisin B1 fed singly and in combination in diets for channel catfish. *J. World Aqua. Soc.* 31: 599-608.

Cite this article as: Christine Burel, Françoise Médale. Quid de l'utilisation des protéines d'origine végétale en aquaculture ? OCL 2014, 21(4) D406.