

Rôles et transformations des pigments caroténoïdes dans les réseaux trophiques marins*

Michel VINCENT**

Abstract: It has been established conclusively that fish and crustacean do not possess the ability to synthesize carotenoid pigments. The origin of these pigments is essentially vegetable. In the marine trophic webs they are present in all levels and they have many roles. In primary level, phytoplankton and algae, they have three functions: they have a photoreceptive function when chlorophyll is present in small quantities, they play a role in energy transfer between donor and acceptor of this energy, and they have a photoprotective function from the toxic effects of U.V. The carotenoid pigmentation pattern of fish and crustacean is the result of the pigments present in the diet which are stocked and metabolized. The common states of carotenoid pigments in superior levels are: in free state, linked with fatty acids or included in carotenoprotein and lipocarotenoprotein. These different forms, by their circadian and seasonal variations, can act on growth, reproduction and species survival. In this way, this multiplicity of forms and functions, in all levels of marine trophic webs, contributes to make them good bioindicators of marine populations at various physiological states. These studies on carotenoid pigments can help our understanding of the marine trophic webs functioning.

1. Introduction

Dans les réseaux trophiques marins, de nombreuses molécules énergétiques ou informatives sont transférées entre les différents niveaux d'organisation structurant les échanges, depuis la phase de production primaire jusqu'aux niveaux les plus élevés.

Les molécules de pigments caroténoïdes n'échappent pas à cette règle, et il est généralement admis qu'elles suivent des voies métaboliques similaires à celles des lipides. On considère que l'origine de ces pigments est végétale ou microbienne. Les caroténoïdes sont définis comme des pigments rouges ou jaunes possédant une structure aliphatique ou alicyclique, constituée dans la majorité des cas par huit unités isopréniques (KARRER et JUCKER, 1950). Tous les pigments caroténoïdes sont liposolubles, ce qui favorise leur intégration directe dans certaines membranes (OURISSON *et al.*, 1987). De ce fait, leur solubilité dans l'eau ne peut se produire

que lorsqu'ils sont liés à d'autres molécules ou à des macromolécules hydrosolubles. Par ailleurs, cette solubilité est conditionnée dans d'autres cas par la présence de fonctions acides permettant la formation de sels hydrosolubles.

On considère de façon classique que les animaux n'ont pas la capacité de synthétiser les molécules de caroténoïdes.

Au cours de leurs transferts entre les différents échelons des réseaux trophiques, les pigments caroténoïdes ne se présentent pas sous formes de molécules isolées: ils sont souvent liés à d'autres molécules qui permettent leur intégration dans les structures cellulaires de la matière vivante, et c'est ainsi qu'on les rencontre intégrés dans des lipoprotéines, des caroténoprotéines ou des caroténolipoprotéines. Ils jouent ainsi un rôle dans la pigmentation, la coloration, mais aussi dans la reproduction et semblent être à l'origine des pigments visuels (LENEL *et al.*, 1978).

Depuis la découverte du carotène par WACHENRODER (1881), la distribution des pigments caroténoïdes dans la nature a suscité de très nombreux travaux. Si ces pigments caroténoïdes sont présents à la fois dans le règne végétal et le règne animal, il n'y a pas de différences fondamentales dans leurs structures et dans leurs répartitions.

* Manuscrit reçu le 15 décembre 1987

** Laboratoire de Biochimie et Ecologie des Invertébrés Marins, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre d'Océanologie de Marseille, UA CNRS 41, Station marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

Les pigments caroténoïdes végétaux sont généralement peu oxygénés; ils ont le plus souvent des structures de carbures ou très proches de celles des carbures, tandis que les pigments animaux sont plus oxygénés, contenant notamment des fonctions hydroxyles et cétones. Cependant, la répartition des différents caroténoïdes entre végétaux et animaux n'est pas stricte: par exemple la canthaxanthine, pigment caroténoïde considéré comme caractéristique des animaux, se rencontre en forte proportion (18%) chez une algue *Stigeoclonium* sp. (KATAYAMA *et al.*, 1971). De plus, de nombreux pigments caroténoïdes sont abondants chez les végétaux comme chez les animaux, par exemple la lutéine ou la zéaxanthine. Ainsi la notion de pigment caroténoïde animal ou végétal a évolué depuis les travaux de KUHN et LEDERER (1933) qui décrivaient pour la première fois la présence d'astacine chez le homard comme "caroténoïde différent de ceux des végétaux."

2. Les pigments caroténoïdes chez les végétaux et dans l'échelon primaire des réseaux trophiques marins

Plus de 300 pigments caroténoïdes ont été identifiés chez les végétaux (STRAUB, 1976) et leurs rôles dans le règne végétal sont multiples.

Photoréception: Les pigments caroténoïdes absorbent l'énergie lumineuse lorsque la chlorophylle est présente en faible quantité, puis transmettent à celle-ci l'énergie lumineuse ainsi captée (KATAYAMA *et al.*, 1971).

Phototransmission: Les pigments caroténoïdes participent aux transferts d'énergie chez les organismes photosynthétiques, par de multiples interactions avec les donneurs et les accepteurs de cette énergie (COGDELL, 1978). On peut ainsi trouver des complexes de type caroténo-porphyrines ou caroténo-porphéophorbides, résultant de liaisons covalentes entre pigments caroténoïdes, porphyrines et dérivés de chlorophylles (MOORE et GUST, 1987).

Photoprotection: Les pigments caroténoïdes semblent jouer un rôle de photoprotection chez les végétaux (KRINSKY, 1978), ainsi leur accumulation chez un champignon *Ustilago violacea* protège les cellules de celui-ci des effets nocifs des rayons ultra-violetts (WILL et SCOVEL, 1987).

Plus de 60 pigments caroténoïdes différents ont été identifiés chez les algues (LIAAEN-JENSEN, 1977, 1979), mais seulement 4 ou 5 sont présents dans toutes les classes d'algues.

Les principaux pigments isolés dans les espèces constituant le phytoplancton (Tableau 1) sont:

Le β , β -carotène, le ϵ , β -carotène, l' ϵ , ϵ -caro-

Tableau 1. Pigments caroténoïdes ([1]-[23]) rencontrés le plus fréquemment dans les réseaux trophiques marins: phytoplancton, mollusques, zooplancton et crustacés décapodes. La composition de ces pigments est donnée par les symboles (A-P)-(X-X')-(A-P) (voir Fig. 1).

Réseaux trophiques Pigments	Composition des pigments	Réseaux trophiques Pigments	Composition des pigments
PHYTOPLANCTON		MOLLUSQUES	
[1] β , β -carotène	A-X-A	[1], [9], [11] et [12]	
[2] ϵ , β -carotène	A-X-B		
[3] ϵ , ϵ -carotène	B-X-B	ZOOPLANCTON	
[4] échinénone	F-X-A	[1], [4], [10], [11] et	
[5] mutachrome	I-X-A	[17] isocryptoxanthine	F-X-A
[6] β -cryptoxanthine	C-X-A	[18] isozéaxanthine	P-X-P
[7] allobétaxanthine	D-X-A	[19] astaxanthine	L-X-L
[8] crocoxanthine	D-X-B	[20] β -doradexanthine	D-X-C
[9] alloxanthine	D-X-D	[21] astacène	M-X-M
[10] lutéine	C-X-E	[22] canthaxanthine	F-X-F
[11] zéaxanthine	C-X-C	[23] phoénicoxanthine	L-X-F
[12] mutatoxanthine	H-X-C		
[13] violaxanthine	G-X-G	CRUSTACÉS DECAPODES	
[14] néoxanthine	J-X-G, R=H	[1], [4], [10], [11], [17], [18],	
[15] fucoxanthine	K-X-J, R=Ac	[19], [20], [22] et [23]	
[16] péridinine	J-X'-K		

tène, l'échinénone, le mutachrome, la β -cryptoxanthine, l'allobétaxanthine, la crocoxanthine, l'alloxanthine, la lutéine, la zéaxanthine, la mutaxanthine, la violaxanthine, la néoxanthine, la fucoxanthine et la péricidine ([1] à [16] dans le Tableau 1).

Les systèmes pigmentaires dans les algues sont multiples (JEFFREY, 1980). Sur la soixantaine de pigments caroténoïdes rencontrés chez les algues, la fonction de photoréception a été mise en évidence uniquement pour trois d'entre eux: la fucoxanthine [15], la péricidine [16] et la siphonaxanthine. Le rôle photorécepteur possible du β -carotène n'a été mis en évidence que chez les algues brunes (THRASH *et al.*, 1979). En ce qui concerne les activités non synthétiques des pigments caroténoïdes, la photoprotection n'a été mise en évidence expérimentalement que pour la péricidine [16], chez les dinoflagellés (KOKA et SONG, 1978).

En océanographie, la mesure de concentration de chlorophylle est utilisée pour estimer la biomasse phytoplanctonique dans la mesure où la synthèse organique d'origine végétale ne peut se faire qu'en passant par l'intermédiaire de la chlorophylle. Cependant il est admis que la concentration en chlorophylle peut varier indépendamment de la biomasse, en réponse à des variations de l'environnement comme l'intensité lumineuse (STEELE et BAIRD, 1965), ou sous l'influence du vieillissement des populations (MARGALEF, 1963). Ces calculs de biomasse tiennent rarement compte de l'influence des pigments caroténoïdes comme la fucoxanthine [15] chez les algues brunes ou la péricidine [16] chez les dinoflagellés sur la photosynthèse et la croissance cellulaire. Comme nous l'avons décrit précédemment, certains pigments caroténoïdes peuvent être les photorécepteurs majeurs pour certaines espèces du phytoplancton; ainsi leur concentration peut permettre une évaluation plus précise de la biomasse phytoplanctonique (LEHMAN, 1981).

En fait, les pigments caroténoïdes varient aussi avec les fluctuations du milieu (SHIMURA et FUJITA, 1975) et ne sont pas de moins indicateurs de biomasse que la chlorophylle; mais ils pourraient donner la possibilité de mettre en évidence les variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique. Cette approche permettrait

une évaluation globale des constitutants du plancton et, dans une étude plus fine, de l'état physiologique de la plupart de ses constitutants.

3. Echelons supérieurs des réseaux trophiques marins

Comme l'ensemble des animaux, les poissons et les crustacés n'ont pas la potentialité de synthétiser les pigments caroténoïdes. Cependant ils sont capables d'assimiler et de stocker les pigments à partir des aliments qu'ils ont ingérés.

Dans les échelons supérieurs de ces réseaux trophiques, les pigments caroténoïdes que l'on retrouve en majorité (Tableau 1) sont:

Le β , β -carotène [1], la lutéine [10], la zéaxanthine [11], l'isocryptoxanthine [17], l'isozéaxanthine [18], l'astaxanthine [19], la canthaxanthine [22] et la phoénicoxanthine [23].

Ces observations ont été faites chez les crustacés aussi bien pour le zooplancton que pour les crustacés de grande taille (Tableau 1).

Il faut noter que l'on rencontre de nombreux autres pigments caroténoïdes, intermédiaires des voies métaboliques et que l'on peut considérer comme secondaires, et dont la durée de vie est courte.

On rencontre les pigments caroténoïdes sous diverses formes qui sont essentiellement:

- (a) l'état libre,
- (b) l'état lié à des acides gras, sous formes d'esters ou d'autres complexes, ou
- (c) l'état complexé à des macromolécules sous la forme de caroténoprotéines ou caroténo-lipoprotéines.

La notion d'état libre est difficile à cerner et peut prêter à confusion; elle définit en fait toutes les formes qui ne sont pas des esters ou des complexes caroténoprotéiques, par exemple des formes cristallisées ou liées à une trame de polymères. On peut ainsi citer le cas de l'échinénone [4] qui a la possibilité de se lier directement à la chitine des crustacés par l'intermédiaire de liaisons chimiques encore peu connues.

Les formes estérifiées, monoesters ou diesters, se rencontrent dans la plupart des tissus de l'organisme et en particulier dans l'intestin et le tube digestif des poissons ou l'hépatopancréas des crustacés.

Ce fait est à mettre en relation avec les observations montrant que cet organe est très riche

Tableau 2. Caractéristiques des complexes caroténoprotéiques de quatre espèces d'échinodermes (CZECZUGA, 1983).

Espèces	Couleur des spécimens	Couleur des caroténoprotéines	Groupement prosthétique
<i>Astropecten aurantiacus</i>	Jaune-Rouge	Orange	Astaxanthine
<i>Astropecten spinulosus</i>	Marron-Vert	Orange	Zéaxanthine et Canthaxanthine
<i>Echinaster sepositus</i>	Rouge-Orange	Bleue	Zéaxanthine et Canthaxanthine
<i>Paracentrotus lividus</i>	Violet-Noir	Jaune-Vert	Isozéaxanthine

en lipides et acides gras (GALOIS, 1982). Les esters de pigments caroténoïdes sont directement impliqués dans diverses transformations métaboliques qui s'opèrent au sein de l'animal. Ces formes estérifiées atteignant les tissus par l'intermédiaire de l'hémolymphe. De plus il existe certainement d'autres types de liaisons et d'affinités entre caroténoïdes et acides gras (VINCENT et CECCALDI, 1988).

Les caroténoprotéines ou complexes caroténoprotéiques sont à l'origine des variations importantes de la coloration chez la plupart des invertébrés marins. Cette grande variété de colorations est surtout visible au niveau des téguments des échinodermes, des mollusques et des crustacés.

La liaison entre le pigment caroténoïde et la protéine confère au complexe un caractère hydrosoluble particulier. De plus, la teinte de l'ensemble dépend de la nature du groupement prosthétique. Nous citerons en exemple une étude réalisée sur quatre espèces d'échinodermes (CZECZUGA, 1983) démontrant la multiplicité des formes des complexes caroténoprotéiques (Tableau 2).

Cependant, seuls certains pigments caroténoïdes possèdent les groupes carbonyles libres pouvant participer à la formation de complexes caroténoprotéiques. Les groupements cétoniques non énolisés de l'astaxanthine [19] et de la canthaxanthine [22] permettent des liaisons conjuguées avec les groupements amines terminaux des protéines.

Dans des essais de classification des caroténoprotéines (CECCALDI, 1968; MILICUA et GOMEZ, 1987) les auteurs distinguent deux classes principales: l'une regroupant les complexes caroténoïdes-protéines où n'existent seulement que caroténoïdes et protéines et l'autre incluant les caroténoprotéines où il existe très vraisemblable-

ment une interaction entre caroténoïdes et lipides.

Ces caroténolipoprotéines semblent jouer un rôle important dans les phénomènes de maturation sexuelle et de reproduction chez les mollusques et les crustacés.

Il est ici intéressant de noter le cas des crustacés des zones très profondes qui ont généralement une teinte rouge très marquée mais chez lesquels les conditions particulières de température et de hautes pressions paraissent inhiber la formation des caroténoprotéines (NADAKAL, 1963).

4. Importance de la quantité et de la qualité des pigments caroténoïdes apportés par la nourriture

Le transfert des pigments caroténoïdes de l'échelon primaire aux échelons secondaires des réseaux trophiques se fait par les relations nutritionnelles. Pour tous les animaux et en particulier pour les invertébrés marins, les seules sources de pigments caroténoïdes sont les aliments. La qualité et la quantité de pigments caroténoïdes contenus dans ceux-ci sont donc primordiales.

Les pigments caroténoïdes présents chez ces organismes sont distribués et accumulés dans les différents tissus après avoir été transportés dans l'hémolymphe par des lipoprotéines. La quantité et la nature des pigments intégrés dans les tissus sont différents et leurs propriétés changent au cours du cycle d'intermue (CASTILLO *et al.*, 1987) ainsi qu'au cours du cycle circadien de l'animal (OTAZU-ABRILL et CECCALDI, 1978; VALIN *et al.*, 1987).

La nature et la répartition des pigments caroténoïdes au sein de l'animal dépend donc de processus métaboliques oxydatifs complexes (Fig. 1).

On remarque, dans un tel schéma synthétique, que plus le degré d'oxydation des pigments caro-

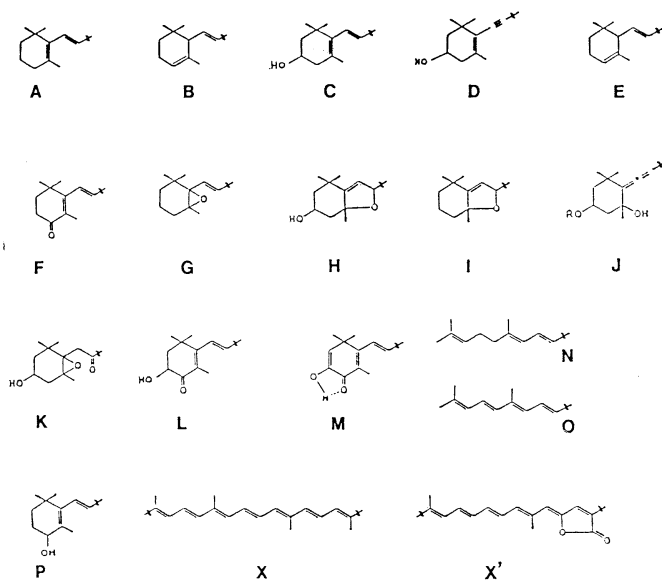


Fig. 1. Composants (A-P)-(X-X')-(A-P) des pigments caroténoïdes. Voir Tableau 1.

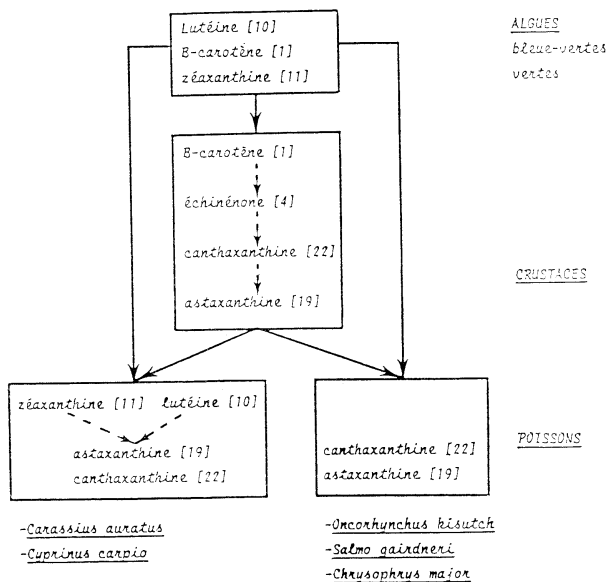


Fig. 2. Consommation des pigments caroténoïdes à l'origine de la pigmentation rouge des poissons marins (MEYERS et CHEN, 1982). Flèche de trait complet, consommation; flèche de trait discontinu, transformations métaboliques. Pour le chiffre dans les crochets, voir Tableau 1.

ténoïdes augmente, plus ceux-ci sont de façon caractéristique localisés chez les animaux; La figure 1 expose plus particulièrement le cas des crustacés.

En ce qui concerne les poissons, deux cas sont

possibles (Fig. 2):

(a) Un premier groupe, comportant la plupart des poissons d'eau douce comme le poisson rouge, *Carassius auratus*, et la carpe commune, *Cyprinus carpio*, possède la potentialité métabolique

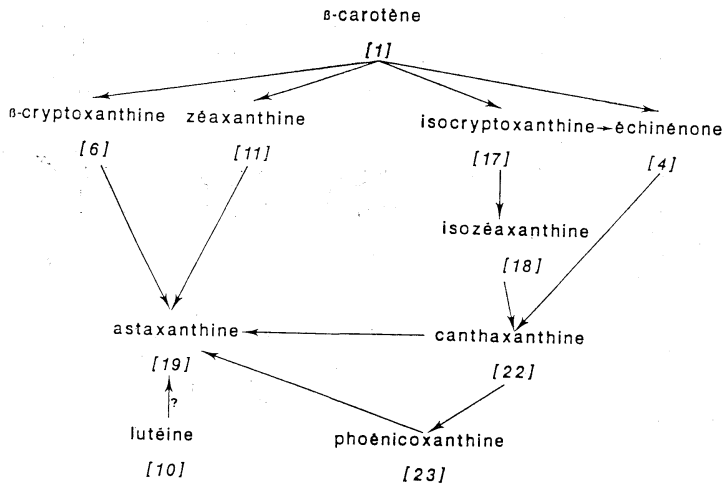


Fig. 3. Séquence d'oxydation théorique dans le métabolisme des pigments caroténoïdes chez les crustacés décapodes. Pour le chiffre dans les crochets, voir Tableau 1.

Tableau 3. Rétention de l'astaxanthine par la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*, à partir de différentes sources pigmentaires (MEYERS et CHEN, 1982).

Source pigmentaire	Rétention des pigments (%)	Référence
<i>Calanus</i> sp. cru (diester 41%, monoester 36%, libre 23%)	12,7	TORRISSEN et BRAEKKAN (1979)
Crevette norvégienne (diester 88%, monoester 12%)	1,4-2,7	CHOUBERT et LUQUET (1983)
Déchets de crevettes	6,0-10,0	UGLETVEIT (1974)
Astaxanthine libre	18,0	} TORRISSEN et BRAEKKAN (1979)
Astaxanthine monoester	10,3	
Astaxanthine diester	2,2-4,5	

d'oxyder la lutéine [10] ou la zéaxanthine [11] des aliments en astaxanthine [19]. Cependant, à l'inverse de la plupart des crustacés, ils n'ont pas la capacité d'utiliser le β, β-carotène [1] et la canthaxanthine [22] comme précurseur de l'astaxanthine [19].

(b) Le second groupe, qui inclut la plupart des poissons marins d'intérêt commercial comme le saumon coho, *Oncorhynchus kisutch*, la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*, ou la daurade, *Chrysophrys major*, est incapable de convertir le β, β-carotène [1], la zéaxanthine [11] ou la canthaxanthine [22] en astaxanthine [19]. Cependant ils peuvent transporter tous ces pigments caroténoïdes vers leurs tissus et les y déposer sans modification moléculaires (MEYERS et CHEN, 1982).

Tous ces résultats sont extrêmement importants pour aider à définir les modalités d'en-

richissement en pigments caroténoïdes des aliments complémentés utilisés dans les divers élevages de crustacés et de poissons.

L'influence sur l'organisme et l'importance des pigments caroténoïdes ajoutés à des aliments sont démontrés chez les poissons (CHOUBERT et LUQUET, 1975, 1982, 1983; CHOUBERT, 1983) et chez les crustacés (OTAZU-ABRILL et CECCALDI, 1984).

Du point de vue nutritionnel, il est donc important de mettre en évidence la forme optimale d'assimilation des pigments caroténoïdes: est-ce une forme libre, une forme plus ou moins estérifiée ou un complexe de type caroténoprotéique? Une récapitulation des travaux réalisés chez la truite, *Salmo gairdneri* (Tableau 3) semble indiquer que pour l'astaxanthine [19], la forme optimale permettant la meilleure rétention soit la forme libre. Il serait cependant nécessaire de

compléter cette étude en expérimentant à l'aide d'esters ou des caroténoprotéines spécifiques (acides gras, lipoprotéines ou apoprotéines de structure déterminées).

Cependant, s'il est certain que le métabolisme des pigments caroténoïdes est étroitement lié à celui des lipides, il est très important de noter également les fortes corrélations qui existent avec celui des acides aminés. En effet, la présence de 8% de méthionine dans un aliment composé destiné à des crustacés permet une meilleure accumulation des pigments caroténoïdes. L'ajout simultané de méthionine et d'isoleucine donne encore de meilleurs résultats. De plus, certains acides aminés comme la méthionine, l'isoleucine, la phénylalanine ou l'arginine sont, lorsqu'ils sont présents en trop fortes quantités, un facteur limitant l'accumulation des pigments caroténoïdes (OTAZU-ABRILL *et al.*, 1982).

En conclusion, la présence des pigments caroténoïdes dans les réseaux trophiques marins n'est pas négligeable (Tableau 1). Ils ont été recensés par exemple au nombre de 60 chez les algues (LIAAEN-JENSEN, 1977, 1979), de 42 chez les éponges (LIAAEN-JENSEN *et al.*, 1982), de 15 chez les mollusques dont la moule (CAMPBELL, 1970) et d'une trentaine chez les crustacés (LENEL *et al.*, 1978).

Si les interactions entre les pigments caroténoïdes et le métabolisme de l'animal sont très complexes, il ne faut pas oublier que les variations circadiennes et saisonnières de différents constituants biochimiques dans les échelons inférieurs des réseaux trophiques affectent directement le métabolisme des pigments caroténoïdes animaux constituant les échelons supérieurs de ces réseaux.

Ainsi, nous pouvons introduire ici la notion de biotraceur, puisque la nature qualitative et quantitative de pigments caroténoïdes peut permettre d'apprécier l'état d'un animal, voire d'une population. En outre, les acides gras étant, semble-t-il, de bons bioindicateurs dans les réseaux trophiques marins, leur association classique aux pigments caroténoïdes sous forme d'esters pourrait être un bon facteur indicatif des transferts entre les divers échelons de ces réseaux trophiques.

L'étude de l'évolution qualitative et quantitative des pigments caroténoïdes dans les réseaux trophiques peut permettre d'apprécier l'état physiologique des animaux à différents niveaux. Les

phénomènes d'adaptations chromatiques peuvent impliquer divers processus. Chez la majorité des crustacés à téguments mous et minces, ils n'impliquent que des migrations de granules pigmentaires à l'intérieur des chromatophores. Par contre, pour la plupart des crustacés à téguments durs et épais, ils sont directement liés à la formation des caroténoprotéines dont la couleur générale est bleue. Il paraît évident que ces complexes caroténoprotéiques ne peuvent pas se former s'il y a une carence en pigments caroténoïdes dans l'organisme. Le β , β -carotène [1] étant un facteur provitaminique A, ces fluctuations peuvent entraîner des variations dans la croissance des animaux.

L'accumulation des pigments caroténoïdes dans les ovaires des crustacés durant leur maturation n'est plus à démontrer (ESTABLIER, 1966; VINCENT *et al.*, 1988). Les pigments caroténoïdes semblent être indispensables à la maturation ovarienne, et leur présence dans les oeufs pourrait indiquer qu'ils y jouent un rôle de photoprotection, puis qu'ils sont à l'origine des pigments visuels des larves.

Ainsi, dans leurs interactions avec le métabolisme général de l'animal, les pigments caroténoïdes influent indirectement sur la croissance, la reproduction et la survie des espèces, et leur étude en tant que bioindicateur de ces paramètres peut permettre de mieux connaître leurs modalités d'action, et de leurs transferts au sein des réseaux trophiques marins.

Remerciements: L'auteur remercie le Professeur Hubert J. CECCALDI pour l'intérêt soutenu qu'il a manifesté au cours de ce travail, pour ses encouragements et pour ses fructueuses discussions.

Bibliographie

- CAMPBELL, S.A. (1970): The carotenoid pigments of *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **32**, 97-115.
- CASTILLO, R., G. NEGRE-SADARGUES et R. LENEL (1987): Effect of moulting cycle on the metabolism of carotenoid pigments of the hermit crab *Clibanarius erythropus*. *Abstr. 8th Int. Symp. Carotenoids*, Boston, USA, July 27-31, 1987, p. 41.
- CECCALDI, H. J. (1968): Contribution à l'étude de la biologie des pigments de *Aristeus antennatus*

- (Risso, 1826). Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume, **43**, 365-381.
- CHOUBERT, G. (1983): La canthaxantine: ses effets sur la pigmentation de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* (Richardson). Bull. Soc. Zool. Fr., **108**, 267-276.
- CHOUBERT, G. et P. LUQUET (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. et P. LUQUET (1982): Fixation et rétention musculaire de la canthaxanthine par la truite arc-en-ciel. Ann. Zootech., **31**, 1-10.
- CHOUBERT, G. et P. LUQUET (1983): Utilization of meal for rainbow trout (*S. gairdneri*) pigmentation. Influence of fat content of the diet. Aquaculture, **32**, 19-26.
- COGDELL, R.J. (1978): Carotenoids in photosynthesis. Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B, **384**, 569-579.
- CZECZUGA, B. (1983): Carotenoprotein complexes in four species of Echinodermata from the Adriatic. Biochem. Syst. Ecol., **11**, 123-125.
- ESTABLIER, R. (1966): Estudio sobre los carotenoides de plantas y animales marinos. II. Variaciones del contenido en carotenoides de los ovarios y hepatopancreas del crustaceo *Plesiopeanaeus edwardsianus*. Invest. Pesq., **30**, 223-232.
- GALOIS, R. (1982): Aspects du métabolisme lipidique chez quelques crustacés décapodes natantia. Thèse, Univ. Aix Marseille II, 273 p.
- JEFFREY, S.W. (1980): Algal pigment system. p. 33-58. In: P.G. FALKOWSKI, ed., Primary Productivity in the Sea. Plenum Press, N. Y.
- KARRER, P. et E. JUCKER (1950): Carotenoids. Elsevier, N. Y. 384 p.
- KATAYAMA, T., H. TSUCHIYA et C.O. CHICHESTER (1971): Mecanism of the interconversion of plant carotenoids into fish carotenoids. Proc. 7th Int. Seaweed Symp., Sapporo, Japan, August 8-12, 1971, p. 580-583.
- KOKA, P. et P.S. SONG (1978): Protection of chlorophyll *a* by carotenoid from photodynamic decomposition. Photochem. Photobiol., **28**, 509-515.
- KRINSKY, N.I. (1978): Non-photosynthetic functions of carotenoids. Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B, **284**, 581-590.
- KUHN, R. et E. LEDERER (1933): Über die Farbstoffe des Hummers (*Homarus gammarus*) und ihre Stammsubstanz das Astacin. Ber. Dtsch. Chem. Ges., **66**, 488-495.
- LEHMAN, P.W. (1981): Comparison of chlorophyll *a* and carotenoid pigments as predictors of phytoplankton biomass. Mar. Biol., **65**, 237-284.
- LENEL, R., G. NEGRE-SADARGUES et R. CASTILLO (1978): Les pigments caroténoïdes chez les crustacés. Arch. Zool. Exp. Gén., **119**, 297-334.
- LIAAEN-JENSEN, S. (1977): Algal carotenoids and chemosystematics. p. 239-259. In: D.J. FAULKNER et W.H. FENICAL, ed., Marine Natural Products Chemistry. NATO Conference Series 4, Vol. 1. Plenum Press, N. Y.
- LIAAEN-JENSEN, S. (1979): Carotenoids: a chemosystematic approach. Pure Appl. Chem., **51**, 661-675.
- LIAAEN-JENSEN, S., B. RENSTROM, T. RANDAHL, N. HALLENSTEVET et P. BERQUIST (1982): Carotenoids of marine sponges. Biochem. Syst. Ecol., **10**, 167-174.
- MARGALEF, R. (1963): Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesion y distribucion del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. Invest. Pesq., **23**, 11-53.
- MEYERS, S.P. et H.-M. CHEN (1982): Astaxanthin and its role in fish culture. Proc. Warmw. Fish Cult. Workshop, **3**, 21-23.
- MILICUA, J.-C.G. et R. GOMEZ (1987): A tentative classification of the carotenoprotein. Abstr. 8th Int. Symp. Carotenoids, Boston, USA, July 21-31, 1987. p. 17.
- MOORE, T.A. et D. GUST (1987): Energy transfer to and from carotenoids. Abstr. 8th Int. Symp. Carotenoids, Boston, USA, July 27-31, 1987. p. 10.
- NADAKAL, A.M. (1963): Chromatology of crustacea parasite. J. Sci. Indust. Res. India, **22**, 401-408.
- OTAZU-ABRILL, M. et H.J. CECCALDI (1978): Variations circadiennes des pigments caroténoïdes dans les yeux et l'hépatopancreas de *Penaeus japonicus* (Crustacé décapode). C. R. Sci. Soc. Biol., Sér. A, **2**, 684.
- OTAZU-ABRILL, M. et H.J. CECCALDI (1984): Influence de caroténoïdes purifiés ajoutés dans les aliments composés sur la pigmentation de *Penaeus japonicus*. Aquaculture, **36**, 217-228.
- OTAZU-ABRILL, M., B.J. MARTIN et H.J. CECCALDI (1982): Influence des acides aminés purifiés ajoutés dans les aliments composés sur le métabolisme des pigments caroténoïdes chez *Palaemon serratus* (Crustacea: Decapoda). Aquaculture, **28**, 303-309.
- OURISSON, G., Y. NAKATANI, T. LAZRAC, A. MILON, G. WOLF, Y. DIYIZOU, A. GENEVOIS, B. CHAPPE et H. MUSIKAS (1987): Membranes properties of carotenoids: a phylogenetic hypothesis. Abstr. 8th Int. Symp. Carotenoids, Boston, USA, July 27-31, 1987. p. 28.
- SHIMURA, S. et Y. FUJITA (1975): Changes in the

- activity of fucoxanthin-excited photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum* grown under different culture conditions. Mar. Biol., **33**, 185-194.
- STEELE, J.H. et I.E. BAIRD (1965): The chlorophyll *a* content of particulate organic matter in the North Sea. Limnol. Oceanogr., **10**, 261-267.
- STRAUB, O. (1976): Key to carotenoids. Chemische Reihe, **24**, 164 p.
- THRASH, R.J., M.L.B. FANG et G. E. LEROI (1979): Research note on the role of forbidden low-lying excited states of light harvesting carotenoids in the energy transfer in photosynthesis. Photochem. Photobiol., **29**, 1049-1050.
- TORRISSEN, O. et O.R. BRAEKKAN (1979): The utilization of astaxanthin forms by rainbow trout (*S. gairdneri*). Proc. World Symp. Fish Nutr. Fishfeed Technol., **2**, 378-381.
- VGLTVEIT, S. (1974): Trials with red herring oil in trout feed. Transl. Ser. Fish. Mar. Serv., **3608**, [from Meld. SSF, **55F**, 12-14]
- VALIN, A., R. CASTILLO, G. NEGRE-SADARGUES et R. LENEL (1987): Quantitative aspects of carotenoid pigment circadian variation in the crawfish *Astacus leptodactylus*. Biochem. Syst. Ecol., **15**, 607-610.
- VINCENT, M. et H.J. CECCALDI (1988): Relation entre acides gras et pigments caroténoïdes chez un crustacés copépode *Calanipeda aquaedulcis* (Kritschagin, 1873). Biochem. Syst. Ecol., **16**, 317-324.
- VINCENT, M., L. RAMOS et M. OLIVA (1988): Variations de pigments caroténoïdes totaux dans l'ovaire et l'hépatopancréas de *Penaeus schmitti* Burkenroad (1936) (Crustacea: Decapoda) au cours de la maturation ovarienne. Biochem. Syst. Ecol., **16**, 431-436.
- WACKENRODER, H. (1881): Uber das oleum radices aetheum, das carotin den carotensucher und den officinellen suceus danci. Geigers Mag. Pharm., **33**, 141-172.
- WILL, O.M. et C.A. SCOVEL (1987): Photoprotective function of carotenoids. Abstr. 8th Int. Symp. Carotenoids, Boston, USA, July 27-31, 1987. p. 21A.

海洋の食物連鎖におけるカロテノイド色素の転換と役割

Michel VINCENT

要旨: 魚類や甲殻類はカロテノイド色素を合成する能力をもたない。これらの動物のカロテノイド色素の起源は植物にある。海洋生物の場合、カロテノイド色素は全ての栄養段階の生物に含まれており、多くの役割をになっている。一次生産者段階の植物プランクトンおよび海藻では、カロテノイド色素は3つの働きをしている。すなわち、光受容体として、エネルギーの共与体と受容体の間に介在するエネルギー伝達体として、紫外線の有害作用に対する防護体として働く。魚類および甲殻類に含まれるカロテノイド色素は、それらの餌に含まれる色素が体内に蓄積されたり代謝されたりした結果である。高次栄養段階におけるカロテノイド色素は、一般に、遊離の状態、脂肪酸と結合した状態、またはカロテン蛋白やリポカロテン蛋白に含まれた状態で存在する。このような形のカロテノイド色素は、日周期的および季節的変動により、成長、生殖、ならびに種の生存に影響を及ぼす。従って、カロテノイド色素の海洋における食物網の全てのレベルでの形態と機能の多様性は、それらが種々の生理状態にある海洋個体群の優れた生物指標となるのに役立つと考えられる。カロテノイド色素に関するこのような研究は、海洋における食物網の機能に関する我々の理解の助けになるであろう。