

Flore digestive des poissons : approche environnementale

François-Joël Gatesoupe, René Lésel

La pisciculture regroupe des activités très différentes concernant la plupart des biotopes aquatiques exploités par l'homme. De nos jours, on accorde une attention croissante à l'impact de ces élevages sur l'environnement [1]. Le rôle des bactéries est essentiel dans la chaîne alimentaire et le recyclage des déchets, mais certaines souches pathogènes représentent un danger pour les poissons, et quelquefois même pour l'homme. La flore du tube digestif peut jouer un rôle important à la fois pour le poisson et pour l'environnement, en favorisant une meilleure utilisation des aliments tout en s'opposant aux bactéries pathogènes.

Confronté à un milieu riche en germes, le poisson dispose de systèmes de défense qui le protègent contre des agents indésirables, bien que son système immunitaire soit moins efficace que celui des vertébrés supérieurs. Par ailleurs, son tube digestif subit directement l'influence du milieu extérieur, en raison de ses caractéristiques physiologiques et anatomiques. En particulier, la température de l'eau exerce une influence directe sur le milieu

intérieur des poïcilothermes. De plus, les poissons marins doivent boire continuellement une grande quantité d'eau pour équilibrer leur pression osmotique. Enfin, l'estomac, dont le pH acide est un facteur limitant très efficace contre les germes exogènes, n'existe pas chez certaines espèces, comme la carpe *Cyprinus carpio*.

Quelle que soit l'espèce de vertébré, les premiers stades de vie autonome constituent une phase particulièrement délicate où le tube digestif, jusqu'alors axénique, est mis en contact avec le milieu externe. Cette phase est d'autant plus périlleuse chez le poisson que sa larve est très peu développée à l'éclosion, et que son système immunitaire est peu efficace pendant les premiers stades. Chez la plupart des espèces, les jeunes doivent s'alimenter alors que leur tube digestif est encore très primitif, dépourvu d'estomac et pauvre en sécrétions digestives.

L'ensemble de ces facteurs limite considérablement la pression de sélection s'exerçant sur la flore du tractus digestif, de sorte que l'on peut se demander s'il y a réellement une flore associée, ou bien si les bactéries présentes dans le tube digestif ne sont que le reflet des populations présentes dans le milieu ou l'aliment. De nombreux travaux permettent d'apporter des éléments de réponse. Au-delà de la simple description de la flore, se pose le problème de son effet sur l'hôte. Là encore il est possible de répondre partiellement autant d'un point de vue nutritionnel que d'un point de vue sanitaire.

Bactéries et développement des larves de poissons

À l'intérieur même de l'ovaire, des bactéries sont attachées à la surface des ovules, et le chorion des œufs héberge une flore diversifiée ; par exemple, des *Pseudomonas*, *Alteromonas*, *Aeromonas* et *Flavobacterium* ont été observés sur des œufs de morue, *Gadus morhua*, et de flétan, *Hippoglossus hippoglossus* [2]. L'épiderme de la larve est lui-même stérile jusqu'à l'éclosion puisque l'élevage de larves axéniques est possible après décontamination des œufs [3]. L'ouverture de la bouche se produit généralement dans les premiers jours suivant l'éclosion (figure 1). À ce stade, il semble que les bactéries pénétrant dans le tube digestif présentent des dominances proches de celles observées sur les œufs, par exemple *Cytophaga*, *Flexibacter* et *Flavobacterium* chez les larves de flétan [4]. Les bactéries présentes dans l'eau peuvent cependant être ingérées et modifier ces dominances, comme le montre l'introduction expérimentale de *Lactobacillus plantarum* dans l'eau d'élevage de larves de morue, ce germe devenant alors dominant [5]. En introduisant dans l'eau d'élevage *Vibrio fischeri*, *Vibrio salmonicida* et *Flavobacterium* sp., il a été montré que, dès les premiers jours, la larve de morue était capable d'endocytose des corps bactériens au niveau des entérocytes de l'intes-

F.-J. Gatesoupe : INRA, Unité mixte de nutrition des poissons INRA-IFREMER, Centre IFREMER de Brest, BP 70, 29280 Plouzané cedex, France.
R. Lésel : INRA, Direction des relations internationales, 147, rue de l'Université, 75338 Paris cedex 07, France.

Tirés à part : F.-J. Gatesoupe

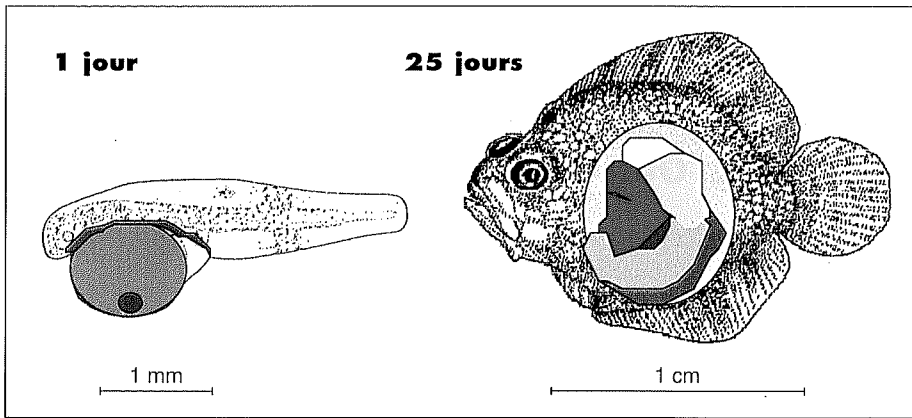


Figure 1. Représentation schématique de l'appareil digestif de la larve de turbot un jour après l'éclosion (à gauche), puis vers la fin de la métamorphose (25 jours, à droite). Les réserves vitellines (en rose) et le globule lipidique (en violet) sont épuisés en quelques jours, alors que l'alimentation exogène débute dès le troisième jour. Le tube digestif (en marron) est très peu différencié à ce stade. Au cours de la métamorphose, le tube digestif s'enroule chez les poissons plats, et se différencie (estomac en jaune, intestin antérieur en marron clair, intestin postérieur en marron foncé), tandis qu'apparaissent les glandes annexes (foie en rouge, pancréas exocrine en vert). La vessie natatoire (en blanc) disparaît lorsque le turbot devient benthique (dessin d'après Jones [52], Cousin *et al.* [53] et Sylvie Gros, Ifremer, Brest).

Figure 1. Diagram of the gut of turbot larvae one day after hatching (left), then by the end of metamorphosis (day 25, right). The yolk (pink) and oil globule (purple) are exhausted within a few days, while exogenous feedings start from day 3 onwards. The gut (brown) is poorly differentiated at this early stage. In metamorphosing flatfish, the gut is coiled, the stomach (yellow) is differentiated from the anterior intestine (light brown) and hindgut (dark brown), while afferent glands appear (liver in red, exocrine pancreas in green). The swim bladder (white) is resorbed at the beginning of benthic life in turbot.

tin antérieur, avec une affinité préférentielle pour *Vibrio* [6]. La larve n'est donc pas passive, et un processus de sélection existe dès le départ. Cependant la prise d'aliment intervient très rapidement après l'ouverture de la bouche et l'on observe alors une nette influence de la flore associée aux proies vivantes, où domine généralement le groupe *Vibrio-Aeromonas* [4]. Bien que la plupart des données se rapportent aux espèces des mers froides, il semble que la tendance observée soit assez générale. Ainsi, une espèce tropicale d'eau douce, *Clarias anguillaris*, a une flore dominée par *Pseudomonas* au jour 10, alors qu'*Aeromonas* domine aux jours 30-60 [7].

La quantité de germes présents dans le tractus digestif est faible le premier jour, de l'ordre de 10^2 unités formant colonie (UFC) par larve, mais elle atteint rapidement 10^4 UFC/larve dans des larves de morue maintenues à jeun [5]. Une population d'environ 10^4 - 10^5 UFC par larve est généralement estimée en phase de première alimentation, ce qui correspond à 10^7 - 10^8 UFC/g chez les larves de poissons marins qui ne pèsent que quelques dixièmes de milligramme. Chez des alevins de dorade japonaise, *Pagrus major*, pesant 12 milligrammes, la charge bactérienne a été évaluée à 10^7 - 10^8 UFC/g d'intestin

[8]. Un tel niveau de population met théoriquement les bactéries en mesure de manifester une activité métabolique chez le sujet hôte. Après l'adaptation à un aliment composé, la quantité de germes présents dans l'intestin diminue au-dessous de 10^3 UFC par alevin de 2 centimètres chez la dorade sébaste japonaise, *Sebastes schlegeli* [9]. À la différence des germes apportés par les proies vivantes, les germes présents dans l'aliment composé sont en majorité à Gram positif. Ils ne se retrouvent pas dans la flore du tube digestif [9], qui reste généralement dominée par le groupe *Vibrio-Aeromonas*. Cette flore désormais indépendante de l'alimentation peut être considérée comme établie... du moins tant que les conditions de milieu ne changent pas sensiblement.

Influence du milieu d'élevage

La température exerce une action directe sur la flore du tube digestif des poissons et la quantité de germes varie en fonction de ce paramètre en suivant la loi d'Arrhenius [10]. Cependant, les espèces tropicales n'hébergent pas nécessairement

une flore plus nombreuse que les espèces vivant en eau plus froide. Ainsi, un poisson-chat africain, *Clarias lazera*, héberge 10^6 - 10^7 UFC/g d'intestin à 32 °C, de même que la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, à 19 °C (figure 2). En outre, la température modifie de façon spectaculaire l'équilibre de la flore : à 17 °C, la flore anaérobie stricte dans l'intestin du poisson-chat *C. lazera* ne représente pas le dixième de la flore totale, alors qu'elle en représente plus de la moitié à 32 °C.

Le passage de l'eau douce à l'eau de mer se traduit généralement par une diminution des bactéries du genre *Aeromonas* au profit d'espèces halophiles appartenant au genre *Vibrio*, aussi bien chez l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* [11], que chez *Tilapia zillii* [12]. D'autres facteurs environnementaux peuvent influencer sur les caractéristiques de la flore : ainsi les poissons abyssaux hébergent des souches barophiles [13].

Rôle de la flore dans la nutrition des poissons

La flore du tube digestif peut jouer un rôle dans la nutrition des poissons-hôtes en produisant des enzymes au cours de la digestion. Pour que la quantité d'enzymes d'origine bactérienne puisse significativement agir sur le bol alimentaire, la charge bactérienne doit atteindre le seuil minimum de 10^7 UFC/g de tube digestif [14]. Chez la plupart des espèces de poisson, ce seuil n'est dépassé que lors des premiers stades de développement, et il n'est pas prouvé pour l'instant que les bactéries participent efficacement au processus de digestion chez la larve. En revanche, les poissons herbivores des eaux chaudes peuvent héberger, même après la métamorphose, des quantités de germes allant de 10^9 à 10^{11} UFC/g d'intestin (tableau). Il est alors possible d'observer une production importante d'acides gras volatiles due à la fermentation [15, 16], comparable à celle observée dans l'intestin d'une espèce carnivore, la perche truite *Micropterus salmoides* [17]. Le régime alimentaire ne semble donc pas un facteur déterminant à cet égard. La température de l'eau, au contraire, exerce une influence très nette sur l'activité fermentaire chez une espèce

Tableau

Comparaison de l'activité fermentaire dans le tube digestif de poissons adaptés à différents milieux et régimes alimentaires

Espèce de poisson	Milieu	Estomac	Caecums pyloriques	Régime	Bactéries (UFC/g)	Compartment	Température (°C)	AGV (mmol/l)	Référence
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Dulçaquicole	+	+	Carnivore	10 ⁶ -10 ⁷	Tube digestif	23	2	[16]
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Dulçaquicole	-	-	Herbivore	10 ⁹	Intestin postérieur	25	2-3	[16]
<i>Myleus ternetzi</i>	Dulçaquicole	+	-	Herbivore	10 ⁷	Intestin postérieur	28	5-18	[16]
<i>Hoplosternum littorale</i>	Dulçaquicole	+	-	Détritivore	10 ⁸	Tube digestif	28	6-13	[16]
<i>Kyphosus cornelii</i>	Marin	+	+	Herbivore	10 ¹¹	Poche cæcale	20-25	16-18	[15]
<i>Kyphosus sydneyanus</i>	Marin	+	+	Herbivore	10 ¹¹	Poche cæcale	20-25	38	[15]
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Marin	+	+	Herbivore	?	Intestin	?	12-18	[51]
<i>Carpoides cyprinus</i>	Dulçaquicole	?	?	Omnivore	?	Intestin	10-15	9	[17]
<i>Cyprinus carpio</i>	Dulçaquicole	-	-	Omnivore	?	Intestin	19-24 10-15 5	14 4-7 < 1,5	[17]
<i>Dorosoma cepedianum</i>	Dulçaquicole	+	+	Omnivore	?	Intestin	19-24 10-15 5	4 2-6 < 1,5	[17]
<i>Micropterus salmoides</i>	Dulçaquicole	+	+	Carnivore	?	Intestin	19-24 10-15	38 6-12	[17]
<i>Pomoxis annularis</i>	Dulçaquicole	+	?	Carnivore	?	Intestin	19-24 5	14 < 1,5	[17]

AGV : acides gras volatiles.

Comparison of fermentation activity in freshwater or marine fish with various feeding habits

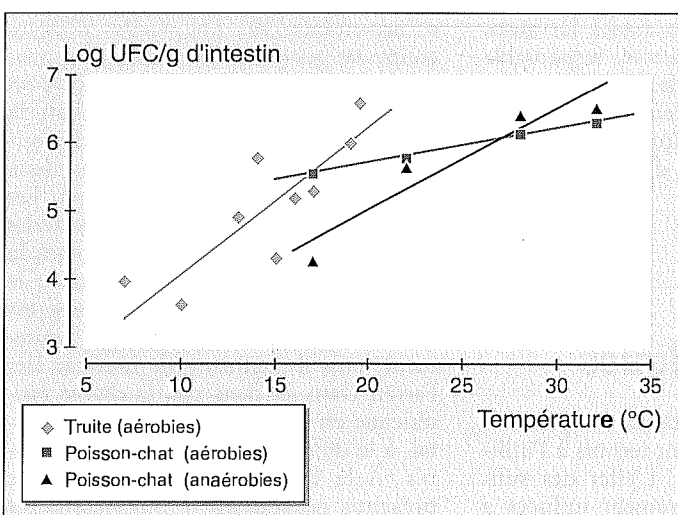


Figure 2. Relation entre la température d'élevage et l'importance de la flore associée chez la truite *Oncorhynchus mykiss* et le poisson-chat africain *Clarias lazera*. La flore anaérobie, absente chez la truite, n'a été étudiée que chez le poisson-chat (d'après Lésel [10]).

Figure 2. Relationship between rearing temperature and amount of associated bacteria in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and African catfish, *Clarias lazera*. Both aerobes and anaerobes were estimated in catfish, whereas anaerobes are absent in trout microbiota.

donnée, ce qui confirme le caractère général de l'effet de la température sur la flore anaérobie. La présence de souches à activité cellulolytique a été montrée chez un sparidé omnivore, *Lagodon rhomboides*, où elles peuvent représenter jusqu'à 50 % de la flore [18]. L'emploi de matières premières riches en fibres semble donc possible dans l'alimentation des poissons herbivores ou omnivores sans risque pour l'environnement, à condition qu'une flore adaptée puisse participer à leur digestion. Des amylases bactériennes pourraient aussi favoriser la digestion de l'amidon chez la carpe [19]. L'intervention d'enzymes chitinolytiques d'origine bactérienne est également probable chez les espèces d'eau chaude [12], mais la chitinase et la chitobiase d'une

espèce d'eau froide comme la morue sont d'origine endogène [20].

Par ailleurs, les bactéries peuvent apporter des nutriments à l'hôte. En particulier, la carpe et le tilapia *Oreochromis niloticus* n'ont pas besoin d'apport alimentaire de vitamine B₁₂ car leur flore anaérobie est dominée par des bactériodacées qui produisent cette vitamine [21]. L'importance réelle de l'apport bactérien d'autres nutriments est moins bien connue. C'est le cas de l'acide éicosapentaénoïque (EPA, 20:5, n-3), très abondant dans l'alimentation naturelle, mais également synthétisé par des souches bactériennes isolées dans des poissons des mers froides, le maquereau japonais *Pneumatophorus japonicus* par exemple [22]. Ces souches sont par ailleurs intéressantes pour la production d'EPA à des fins pharmaceutiques, car la purification en est beaucoup plus facile qu'à partir d'une huile de poisson où la présence d'un acide gras plus long peut être gênante (22: 6, n-3).

Déséquilibre pathologique de la flore

La voie orale est l'une des principales routes d'infection chez les poissons. L'équilibre de la flore risque d'être perturbé par la prolifération de l'agent pathogène qui cause alors des désordres intestinaux considérables. Il existe de nombreux exemples d'infections pouvant se déclarer à partir du tube digestif : la vibriose des poissons élevés en mer et même en eau douce (*Vibrio anguillarum*), la furonculose des poissons élevés en eau douce (*Aeromonas salmonicida*), l'entérosepticémie hémorragique des salmonidés (*Yersinia ruckeri*), ainsi que des streptococcies chez la sériole japonaise, *Seriola quinqueradiata* [23]. Une autre entérosepticémie atteint le poisson-chat américain *Ictalurus punctatus* (*Edwardsiella ictaluri*) [24].

La pathologie infectieuse des stades larvaires est moins bien connue. *Vibrio anguillarum* semble pathogène dès les premiers stades de développement de la morue [25], du flétan et du turbot, *Scophthalmus maximus* [26], peut-être aussi de la dorade royale, *Sparus aurata*, et du bar, *Dicentrarchus labrax* [27].

Summary

An environmental approach to intestinal microflora in fish

F.-J. Gatesoupe, R. Lésel

The role of bacteria in fish culture is important for both fish health and environmental conservation. One unique feature of most fish relative to higher vertebrates is the larval form, which is obliged to swim and catch prey soon after hatching, even though its digestive tract is poorly developed (Figure 1). Bacteria may enter the fish gut through the open mouth, and the *Vibrio/Aeromonas*-group, borne by live food organisms, becomes dominant after the first feedings. This flora is estimated to account for ca. 10⁷-10⁸ colony forming units (CFU)/g of larva. After fish are weaned from live food onto a compound diet, their bacterial load decreases, but the same group generally remains dominant.

The flora population may change with environmental factors. There is a dominance shift from *Aeromonas* to *Vibrio* when fish migrate from freshwater to the sea. As fish are poikilothermic, their gut flora is temperature-dependent, i.e. there is an increase in total counts and in the proportion of anaerobic forms with temperature (Figure 2).

The effect of gut flora on digestion in cold water fish is probably negligible, as a minimum level of 10⁷ CFU/g of intestinal content seems necessary for significant bacterial enzyme activity. This bacterial load is reached during the larval stages, but so far no digestive role has been demonstrated. However, significant intestinal fermentation occurs in herbivorous and carnivorous species of warm-water fish (Table 1). Besides enzymes, bacteria may bring some nutrients to the host, e.g. vitamin B12.

Many bacterial diseases originate in the gut, and in such cases the normal flora is outbalanced by pathogens that may cause septicaemia. Antibiotics are often used to treat fish for these diseases. They generally have a temporary effect on the flora, with the increasing emergence of drug-resistant strains. There is a risk that plasmid-mediated resistance will be transferred to pathogens. Human pathogens may be hosted by fish, especially in case of faecal pollution, while some other strains may produce harmful toxins. These risks have prompted growing interest in probiotic strains that could hinder undesirable bacteria from colonising the fish gut. To date, the most promising results have been obtained with larval stages. For instance, the uptake of probiotics by rotifers may increase the resistance of fish larvae to pathogens (Figure 3).

The state of the art concerning probiotics is not as advanced in fish as it is in homoiothermic vertebrates, and further studies are thus required in this field to promote the environment-friendly development of fish culture.

Cahiers Agricultures 1998 ; 7 : 29-35.

D'autres souches semblent n'être pathogènes que pendant les stades larvaires, comme *Vibrio ichthyenteri*, responsable de la nécrose intestinale du poisson plat japonais *Paralichthys olivaceus* [28], ou d'autres *Vibrio* spp., attaquant l'intestin et le foie des larves de dorade royale [29].

Effet des antibiotiques

Pour traiter ces infections, les pisciculteurs ont le plus souvent recours à l'utilisation d'antibiotiques. L'effet des substances les plus couramment utilisées a

été étudié sur la flore digestive de la truite arc-en-ciel [30, 31]. Celles dirigées contre les germes à Gram négatif provoquent généralement une augmentation rapide de la flore aérobie pendant la période de traitement, puis une décroissance apparaît, qui se maintient deux semaines après l'arrêt du traitement. Les antibiotiques dirigés contre les bactéries à Gram positif, très minoritaires dans la flore normale, ont un effet inverse : le nombre total de germes aérobies est diminué pendant la période de traitement, puis il augmente de nouveau dès l'arrêt. Dans les deux cas, la charge bactérienne est maximale dans l'intestin distal, à la différence des poissons non traités. À la fin du traitement, la flore présente généralement une résistance

accrue à l'antibiotique utilisé. De nombreux gènes de résistance sont portés par des plasmides qui peuvent se transmettre d'une espèce bactérienne à l'autre. Le risque de sélectionner des souches pathogènes résistantes incite donc à limiter le recours aux antibiotiques [32].

Des germes dangereux pour la santé humaine

Certains germes sont pathogènes à la fois pour l'homme et le poisson, par exemple *Vibrio vulnificus* [33]. Ces cas semblent rares et le risque concerne surtout les pisciculteurs. Les germes inoffensifs pour le poisson mais pathogènes pour l'homme constituent une menace d'autant plus générale que les poissons vivant dans des eaux polluées peuvent héberger des streptocoques et des coliformes fécaux [34]. Plusieurs souches pathogènes pour l'homme ont été isolées chez des bars rayés, *Morone saxatilis*, issus d'élevage (*Listeria monocytogenes*, *Staphylococcus aureus*, *Shigella dysenteriae*, *Vibrio* spp. et *Yersinia pseudotuberculosis*) [35]. La qualité sanitaire des eaux d'élevage et celle du produit commercialisé doivent donc être strictement contrôlées. D'autres souches présentent un danger pour le consommateur, sans risque infectieux. C'est en particulier le cas de *Vibrio alginolyticus* présent dans l'intestin de *Fugu vermicularis*, espèce particulièrement renommée au Japon pour sa valeur gastronomique... et son danger mortel pour le consommateur si le poisson n'est pas préparé correctement. La tétrodoxine concentrée dans le foie, l'ovaire et les autres viscères est en effet produite par cette bactérie [36].

Vers une gestion probiotique de la flore

L'intérêt des traitements probiotiques est maintenant bien établi pour l'homme et les animaux terrestres [37], et les essais d'application aquacole se multiplient

depuis quelques années. Un procédé dit de « maturation microbienne de l'eau d'élevage » a été proposé pour favoriser l'implantation de germes non opportunistes s'opposant à l'invasion des germes opportunistes dans les larves. Le taux de croissance de larves de turbot a pu être ainsi amélioré [38].

La tendance générale est plutôt de rechercher des germes spécifiquement actifs, et les premiers essais ont concerné des souches destinées à l'alimentation du bétail. Des spores de *Bacillus toyoi* ajoutées dans l'aliment améliorent le taux de croissance de la sériole *S. quinqueradiata* et réduisent la mortalité d'anguilles *Anguilla japonica* atteintes par une edwardsiellose [39]. Ces spores améliorent aussi le taux de croissance de larves de turbot lorsqu'elles sont ajoutées dans le milieu des proies vivantes (le rotifère *Brachionus plicatilis*, figure 3) [40]. Ce résultat a été confirmé et précisé avec des spores d'une autre espèce de *Bacillus* : les spores sont rapidement ingérées puis digérées par les rotifères sans qu'elles puissent coloniser les larves ; la flore vibronacée normalement dominante est réduite à la fois dans les proies et les

larves ; la résistance des larves à l'infection par un pathogène est augmentée [41].

Des résultats comparables ont été obtenus avec des rotifères recevant des préparations commerciales de bactéries lactiques, qui améliorent le taux de croissance des larves du poisson plat *P. olivaceus* [42] et du turbot [43], tout en réduisant le nombre de germes apportés par les rotifères. Les souches isolées du tube digestif des poissons présentent un intérêt supplémentaire puisqu'elles sont en principe mieux adaptées à ce milieu. Un groupe assez homogène, *Lactobacillus plantarum* et/ou *Carnobacterium* sp., isolé dans le tube digestif du lieu noir *Gadus virens* [44], de la morue [5] et du saumon atlantique *Salmo salar* [45] inhibe la croissance de *Vibrio* spp. et *Aeromonas salmonicida*. Ces souches sont capables de coloniser en grand nombre le tube digestif des poissons, mais leur efficacité *in vivo* contre les agents pathogènes n'est pas démontrée. En particulier, une mortalité accrue a été observée chez des alevins de saumon atlantique recevant une souche de bactérie lactique dans leur alimenta-

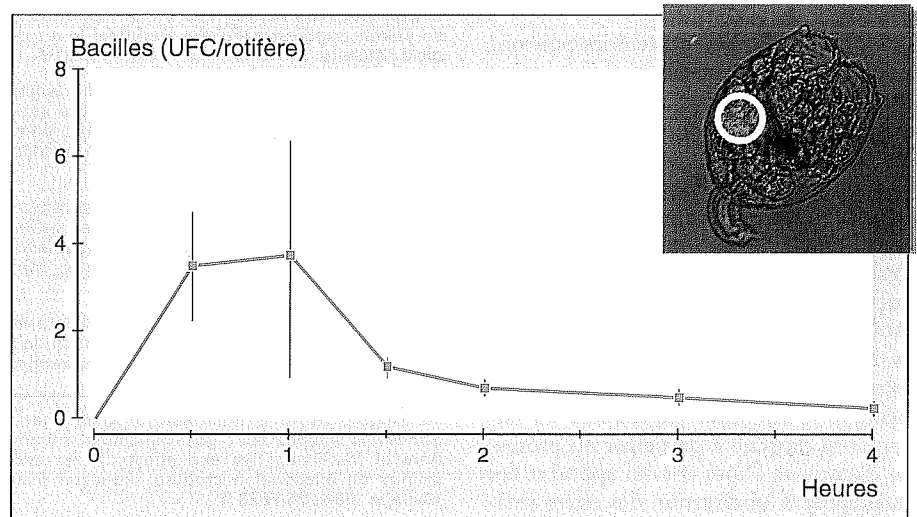


Figure 3. Ingestion de bactéries par le rotifère *Brachionus plicatilis*, première proie vivante utilisée pour l'alimentation des larves de poissons.

Les spores du probiotique *Bacillus* IP 5832 sont ingérées pour la plupart en moins d'une heure, puis elles sont digérées dans l'heure suivante. L'ingestion rapide des bactéries par les rotifères peut être également visualisée par marquage fluorescent ; la photographie en insert montre un rotifère mis en contact depuis 20 minutes avec un vibron pathogène pour les larves de turbot, préalablement marqué ; le cercle entoure la zone où la fluorescence est la plus visible. Le traitement probiotique modifie la flore associée aux rotifères et augmente la résistance des larves de turbot ou vibron pathogène (d'après Gatesoupe [41] et données et clichés non publiés).

Figure 3. Uptake of bacteria by the rotifer, *Brachionus plicatilis*, used as first live food organism in larviculture.

Most spores of the probiotic *Bacillus* IP 5832 are ingested within the first hour and then digested during the following hour. This fast bacterial uptake was also revealed by fluorescent labelling, as shown in the inserted picture (rotifer that has been grazing for 20 min in the presence of a labelled vibrio, which is pathogenic for larval turbot ; the most fluorescent zone is indicated with a white circle. The probiotic treatment modified the rotifer flora and increased the resistance of turbot larvae challenged with the pathogenic vibrio).

tion, lorsqu'ils étaient infectés expérimentalement avec *Aeromonas salmonicida* [46]. À l'inverse, une souche de bactérie lactique isolée dans des rotifères ne semble pas diminuer la flore vibronacée associée aux larves de turbot, mais elle augmente leur résistance contre l'infection par un vibron pathogène [47].

Les bactéries à Gram négatif représentent également une source potentielle de probiotiques. Un grand nombre de souches isolées, en particulier dans l'intestin du turbot, présentent une activité inhibitrice contre *Vibrio anguillarum*, *Aeromonas salmonicida* ou *Aeromonas hydrophila* [48], et leur capacité d'adhérence au mucus intestinal est supérieure à celle du pathogène [49]. Chez la larve de flétan, les germes antagonistes d'un vibron pathogène sont absents dans les œufs ou les larves utilisant leurs réserves vitellines. Mais ils peuvent représenter jusqu'à 100 % de la flore associée lors de la phase de première alimentation [50].

Conclusion

L'analyse de la relation bactéries-poissons montre qu'il reste beaucoup à faire pour obtenir une vision d'ensemble de cet écosystème. Les notions tirées de l'étude des espèces terrestres homéothermes ne sont que très partiellement applicables dans ce cadre. Il importe dès lors de mieux comprendre les relations complexes entre le milieu aquatique, l'apport trophique, les capacités d'accueil de l'hôte et l'interaction entre le poisson et les bactéries hébergées. Par exemple, la flore anaérobie, encore assez peu étudiée, mérite une attention particulière en raison de sa capacité à participer au processus digestif de l'hôte et à lui apporter des nutriments. L'observation des effets antagonistes de certaines espèces bactériennes présentes dans le tube digestif à l'égard des agents pathogènes, ainsi que de leur capacité à adhérer au mucus intestinal ouvre une voie de recherche d'un grand intérêt prophylactique et s'accorde aux exigences modernes de production durable. Au-delà de l'intérêt cognitif des études entreprises, il s'agit d'aider au développement harmonieux de la production piscicole par une meilleure compréhension de l'impact de la flore des poissons aussi bien sur cette production

elle-même que sur la santé de l'homme et sur l'environnement ■

Références

1. Billard R. Les systèmes de production aquacole et leurs relations avec l'environnement. *Cahiers Agricultures* 1995 ; 4 : 9-28.
2. Hansen GH, Olafsen JA. Bacterial colonization of cod (*Gadus morhua* L.) and halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs in marine aquaculture. *Appl Environ Microbiol* 1989 ; 55 : 1435-46.
3. Nicolas JL, Ansquer D, Besse B. Influence of bacterial flora on performances of larval rearing in marine aquaculture. In : Lésel R, ed. *Microbiology in Pöcillotherms*. Amsterdam : Elsevier, 1990 : 177-80.
4. Bergh O, Naas KE, Harbø T. Shift in the intestinal microflora of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae during first feeding. *Can J Fish Aquat Sci* 1994 ; 51 : 1899-903.
5. Strom E, Ringo E. Changes in the bacterial composition of early developing cod, *Gadus morhua* (L.) larvae following inoculation of *Lactobacillus plantarum* into the water. In : Walther B, Fyhn HJ, eds. *Physiological and biochemical aspects of fish larval development*. Bergen : University of Bergen, 1993 : 226-8.
6. Hansen GH, Olafsen JA. Endocytosis of bacteria in yolk sac larvae of cod (*Gadus morhua* L.). In : Lésel R, ed. *Microbiology in Pöcillotherms*. Amsterdam : Elsevier, 1990 : 187-91.
7. Ogbondeminu FS. Bacteria of cultured mudfish *Clarias anguillaris* (Pisces: Clariidae) in a tropical hatchery. *Rev Biol Trop* 1993 ; 41 : 281-4.
8. Muroga K, Higashi M, Keitoku H. The isolation of intestinal microflora of farmed red seabream (*Pagrus major*) and black seabream (*Acanthopagrus schlegelii*) at larval and juvenile stages. *Aquaculture* 1987 ; 65 : 79-88.
9. Tanasomwang V, Muroga K. Intestinal microflora of rockfish *Sebastes schlegelii*, tiger puffer *Takifugu rubripes* and red grouper *Epinephelus akaara* at their larval and juvenile stages. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1989 ; 55 : 1371-7.
10. Lésel R. Thermal effect on bacterial flora in the gut of rainbow trout and African catfish. In : Lésel R, ed. *Microbiology in Pöcillotherms*. Amsterdam : Elsevier, 1990 : 33-8.
11. Ringo E, Strom E. Microflora of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) : gastrointestinal microflora of free-living fish and effect of diet and salinity on intestinal microflora. *Aquacult Fish Manage* 1994 ; 25 : 623-9.
12. Sakata T, Okabayashi J, Kakimoto D. Variations in the intestinal microflora of *Tilapia* reared in fresh and sea water. *Bull Jap Soc Sci Fish* 1980 ; 46 : 313-7.
13. Ohwada K, Tabor PS, Colwell RR. Species composition and barotolerance of gut microflora of deep-sea benthic macrofauna collected at various depths in the Atlantic Ocean. *Appl Environ Microbiol* 1980 ; 40 : 746-55.
14. Ducluzeau R, Raibaud P. *Écologie microbienne du tube digestif*. Paris : Masson, 1979 ; 95 p.
15. Rimmer DW, Wiebe WJ. Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes. *J Fish Biol* 1987 ; 31 : 229-36.
16. Lésel R. Does a digestive active bacterial

17. Smith TB, Wahl DH. Volatile fatty acids and anaerobic fermentation in temperate piscivorous and omnivorous freshwater fish. *J Fish Biol* 1996 ; 48 : 829-41.
18. Luczkovich JJ, Stellwag EJ. Isolation of cellulolytic microbes from the intestinal tract of the pinfish, *Lagodon rhomboides* : size-related changes in diet and microbial abundance. *Mar Biol* 1993 ; 116 : 381-8.
19. Tang Fusheng, Zhu Xiaoyan, Zhang Xingzhong. The influences of common carp intestinal bacteria and its amylases on the host digestion. *J Fish China* 1994 ; 18 : 177-82.
20. Lindsay GJH, Gooday GW. Chitinolytic enzymes and the bacterial microflora in the digestive tract of cod *Gadus morhua*. *J Fish Biol* 1985 ; 26 : 255-65.
21. Sugita H, Miyajima C, Deguchi Y. The vitamin B₁₂-producing ability of the intestinal microflora of freshwater fish. *Aquaculture* 1991 ; 92 : 267-76.
22. Yazawa K, Araki K, Watanabe K, et al. Eicosapentaenoic acid productivity of the bacteria isolated from fish intestines. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1988 ; 54 : 1835-8.
23. Munro ALS. The pathogenesis of bacterial diseases of fishes. In : Roberts RJ, ed. *Microbial diseases of fish*. London : Academic Press, 1982 : 131-49.
24. Plumb JA, Schwedler TE. Enteric septicemia of catfish (ESC) : a new bacterial problem surfaces. *Aquacult Mag* 1982 ; 8 : 26-7.
25. Buchmann K, Larsen JL, Dalsgaard I. Diseases and injuries associated with mortality of hatchery reared Baltic cod (*Gadus morhua* L.) larvae. *Acta Vet Scand* 1993 ; 34 : 385-90.
26. Skiftesvik AB, Bergh O. Changes in behaviour of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) yolk-sac larvae induced by bacterial infections. *Can J Fish Aquat Sci* 1993 ; 50 : 2552-7.
27. Grisez L, Reyniers J, Ollevier FO. Microbial colonization of the intestine of seabream and seabass during larval development. In : Carillo M, Dahle L, Morales J, et al., eds. *From discovery to commercialization*. Oostende : European Aquaculture Society, 1993 : 382.
28. Ishimaru K, Akagawa-matsushita M, Muroga K. *Vibrio ichthyoenteri* sp. nov., a pathogen of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae. *Int J Syst Bacteriol* 1996 ; 46 : 155-9.
29. Sedano J, Zorilla I, Morinigo MA, et al. Microbial origin of the abdominal swelling affecting farmed larvae of gilt-head seabream, *Sparus aurata* L. *Aquacult Res* 1996 ; 27 : 323-33.
30. Austin B, Al-Zahrani MJ. The effect of antimicrobial compounds on the gastrointestinal microflora of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol* 1988 ; 33 : 1-14.
31. Lésel R, de la Noüe J, Choubert G. Fecal bacterial flora of rainbow trout under antibiotic treatment : effect of the number of pyloric caeca and the lipid content in food. In : De Pauw N, Jaspers J, Ackefors H, Wilkins N, eds. *Aquaculture - a biotechnology in progress*. Bredene : European Aquaculture Society, 1989 : 897-903.
32. Michel C. Intérêt pratique, dangers potentiels et règle d'emploi des thérapeutiques anti-

bactériennes chez les poissons. *Rev Sci Tech Off Int Epiz* 1986 ; 5 : 635-57.

33. Amaro C, Biosca EG. *Vibrio vulnificus* biotype 2, pathogenic for eels, is also an opportunistic pathogen for humans. *Appl Environ Microbiol* 1996 ; 62 : 1454-7.

34. Nuhi A, Khorasani Y. Bacterial pollution indicators in the intestinal tract of various fish species living in Amir-Kolayeh Lagoon. *Zentralbl Bakteriol Parasitenkd Infektionskr Hyg Abt 2* 1981 ; 136 : 566-71.

35. Nedoluha PC, Westhoff D. Microbiological flora of aquacultured hybrid striped bass. *J Food Prot* 1993 ; 56 : 1054-60.

36. Noguchi T, Hwang DF, Arakawa O, et al. *Vibrio alginolyticus*, a tetrodotoxin-producing bacterium, in the intestines of the fish *Fugu vermicularis vermicularis*. *Mar Biol* 1987 ; 94 : 625-30.

37. Gournier-Chateau N, Larpent JP, Castellanos MI, Larpent JL. *Les probiotiques en alimentation animale et humaine*. Paris : Tec & Doc Lavoisier, 1994 ; 192 p.

38. Skjermo J, Salvesen I, Ole G, Olsen Y, Vadstein O. Microbially matured water : a technique for selection of a non-opportunistic bacterial flora in water that may improve performance of marine larvae. *Aquac Int* 1997 ; 5 : 13-28.

39. Kozasa M. Toyocerin (*Bacillus toyoi*) as growth promotor for animal feeding. *Microbiol Aliments Nutr* 1986 ; 4 : 121-35.

40. Gatesoupe FJ. Further advances in the nutritional and antibacterial treatments of rotifers as food for turbot larvae, *Scophthalmus maximus* L. In : De Pauw N, Jaspers J, Ackefors H, Wilkins N, eds. *Aquaculture - a biotechnology in progress*. Bredene : European Aquaculture Society, 1989 : 721-30.

41. Gatesoupe FJ. *Bacillus* sp. spores as food additive for the rotifer *Brachionus plicatilis* : improvement of their bacterial environment and their dietary value for larval turbot, *Scophthalmus maximus* L. In : Kaushik SJ, Luquet P, eds. *Fish nutrition in practice*. Paris : INRA, 1993 : 561-8.

42. Gatesoupe FJ, Arakawa T, Watanabe T. The effect of bacterial additives on the production rate and dietary value of rotifers as food for Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture* 1989 ; 83 : 39-44.

43. Gatesoupe FJ. The effect of three strains of lactic bacteria on the production rate of rotifers, *Brachionus plicatilis*, and their dietary value for larval turbot, *Scophthalmus maximus*. *Aquaculture* 1991 ; 96 : 335-42.

44. Schroder K, Clausen E, Sandberg AM, Raa J. Psychrotrophic *Lactobacillus plantarum* from

fish and its ability to produce antibiotic substances. In : Connell JJ, ed. *Advances in fish science and technology*. Farnham : Fishing News Books Ltd, 1980 : 480-3.

45. Olsson C. *Bacteria with inhibitory activity and Vibrio anguillarum in the fish intestinal tract*. Thèse, Göteborg University, 1995 ; 141 p.

46. Gildberg A, Johansen A, Bogwald J. Growth and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry given diets supplemented with fish protein hydrolysate and lactic acid bacteria during a challenge trial with *Aeromonas salmonicida*. *Aquaculture* 1995 ; 138 : 23-34.

47. Gatesoupe FJ. Lactic acid bacteria increase the resistance of turbot larvae, *Scophthalmus maximus*, against pathogenic vibrio. *Aquat Living Resour* 1994 ; 7 : 277-82.

48. Westerdahl A, Olsson JC, Kjelleberg S, Conway PL. Isolation and characterization of turbot (*Scophthalmus maximus*)-associated bacteria with inhibitory effects against *Vibrio anguillarum*. *Appl Environ Microbiol* 1991 ; 57 : 2223-8.

49. Olsson JC, Westerdahl A, Conway PL, Kjelleberg S. Intestinal colonization potential of turbot (*Scophthalmus maximus*) - and dab (*Limanda limanda*) - associated bacteria with inhibitory effects against *Vibrio anguillarum*. *Appl Environ Microbiol* 1991 ; 58 : 551-6.

50. Bergh O. Bacteria associated with early life stages of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., inhibit growth of a pathogenic *Vibrio* sp. *J Fish Dis* 1995 ; 18 : 31-40.

51. Titus E, Ahearn GA. Short-chain fatty acid transport in the intestine of a herbivorous teleost. *J Exp Biol* 1988 ; 135 : 77-94.

52. Jones A. Studies on egg development and larval rearing of turbot, *Scophthalmus maximus* L., and brill, *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory. *J Mar Biol Ass UK* 1972 ; 52 : 965-86.

53. Cousin JCB, Baudin Laurencin F. Morphogénèse de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse du turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture* 1985 ; 47 : 305-19.

Résumé

Les bactéries piscicoles exercent une influence importante à la fois sur la santé des poissons et sur la qualité de l'environnement. À la différence des vertébrés supérieurs, la plupart des poissons doivent s'alimenter alors que leur développement larvaire est loin d'être achevé. Dès l'ouverture de la bouche, le tube digestif rudimentaire est colonisé par des germes du groupe *Vibrio-Aeromonas* apportés par les proies vivantes. Cette population bactérienne peut atteindre une grandeur de l'ordre de 10^7 à 10^8 unités formant colonie (UFC)/g de larve. Puis elle décroît lorsque la nourriture des jeunes alevins passe des proies vivantes aux aliments composés. Le même groupe de bactéries reste généralement dominant avant et après ce changement de régime. Des facteurs environnementaux peuvent cependant modifier l'équilibre de la flore, qui est particulièrement dépendant de la température chez ces espèces poïcilothermes. Cette flore participe activement au processus de digestion, du moins chez les poissons élevés en eau chaude, dans l'intestin desquels une activité fermentaire importante peut être observée. D'autres germes sont pathogènes pour le poisson et peuvent provoquer des septicémies d'origine intestinale. Certains germes pathogènes pour l'homme peuvent également être recyclés par les productions piscicoles. Le recours aux antibiotiques entraîne un risque de propagation des facteurs de résistance, et une attention croissante est portée à de possibles traitements probiotiques. Cependant, beaucoup d'études restent à mener sur la microflore associée aux poissons pour parvenir à un développement piscicole plus respectueux de l'environnement.
