Déterminisme génétique du nombre de cæca pyloriques chez la Truite fario (Salmo trutta, Linné) et la Truite arc-en-ciel (Salmo gairdneri, Richardson) II. - Effet du génotype du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la Truite arc-en-ciel

Bernard Chevassus, J.M. Blanc, Pierre Bergot

▶ **To cite this version:**

Bernard Chevassus, J.M. Blanc, Pierre Bergot. Déterminisme génétique du nombre de cæca pyloriques chez la Truite fario (Salmo trutta, Linné) et la Truite arc-en-ciel (Salmo gairdneri, Richardson) II. - Effet du génotype du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la Truite arc-en-ciel. Genetics Selection Evolution, 1979, 11 (1), pp.79-92. hal-02730157

HAL Id: hal-02730157
https://hal.inrae.fr/hal-02730157

Submitted on 2 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ann. Génét. Sél. anim., 1979, **11** (1), 79-92.

Déterminisme génétique du nombre de cæca pyloriques chez la Truite fario (*Salmo trutta*, Linné) et la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*, Richardson)

II. — Effet du génotype du milieu d'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la Truite arc-en-ciel

B. CHEVASSUS*, J. M. BLANC*** et P. BERGOT**

avec la collaboration technique de L. CASENAVE, A. M. ESCAFFRE, F. HÉRIOUX, N. KAUSHIK et R. LANNEBERRE

* *Laboratoire de Physiologie des Poissons, Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A., 78350 Jouy-en-Josas*
** *Laboratoire de Nutrition des Poissons,*
*** *Laboratoire d'Écologie des Poissons Centre de Recherches hydrobiologiques, I.N.R.A., Saint-Pée-sur-Nivelle, 64310 Ascain*

Résumé

Quatre facteurs pouvant rendre compte de la variabilité intra et inter-populations du nombre de cæca pyloriques de la Truite arc-en-ciel ont été examinés.

— Aucune variation liée à l'âge n'est décelable après 6 mois, même lorsque les individus sont soumis à un changement des conditions de milieu.

— L'élevage des individus depuis le stade œillé dans deux pisciculture ayant des moyennes thermiques très différentes (8 °C et 16 °C) conduit à une différence importante entre les moyennes du nombre de cæca (55, 5 à 8 °C, 51,0 à 16 °C).

— L'utilisation d'un aliment à forte teneur en polyholosides augmente le nombre de cæca (+ 2,7 p. 100 en moyenne) par rapport à un aliment riche en protéines dans la pisciculture à 8 °C, mais n'a pas d'effet dans l'autre pisciculture.

— La réalisation de croisements entre parents ayant un nombre connu de cæca pyloriques permet de mettre en évidence une forte corrélation ($r = 0{,}92$)entre le parent moyen et la moyenne des descendants. Une estimation assez élevée ($h^2 = 0{,}53 \pm 0{,}07$) est obtenue pour l'héritabilité (part de la variance génétique additive dans la variance phénotypique totale). Par contre les effets génétiques non additifs semblent de faible importance.

Le mode d'action conjoint de ces différents facteurs de variation a été examiné et obéit essentiellement à un modèle de type additif.

Il apparaît donc possible d'obtenir rapidement par sélection divergente des lots ayant des nombres moyens de cæca différents et de préciser ainsi la liaison de ce paramètre avec d'autres caractères quantitatifs comme la croissance ou les performances nutritionnelles.

Introduction

Chez les Salmonidés, la détermination des espèces est en partie basée sur un certain nombre de caractères numériques (nombre d'écailles sur la ligne latérale, nombre de branchiospines) qui, bien que caractérisant en moyenne l'espèce considérée, présentent une variabilité intraspécifique notable qui rend difficile l'identification d'un individu particulier. C'est notamment le cas des cæca pyloriques, évaginations de l'intestin antérieur présentes en nombre très variable d'une espèce à l'autre, mais présentant des variations intraspécifiques importantes (11 à 21 chez *Salvelinus pluvius*, 125 à 175 chez *Oncorhynchus keta*, SUSUKI et FUKUDA, 1973). Dans une publication antérieure (BERGOT *et al.*, 1976) nous avions décrit cette variabilité intraspécifique chez la Truite Fario (*Salmo trutta*) et la Truite Arc-en-Ciel (*Salmo gairdneri*) et montré qu'à la variabilité intrapopulation s'ajoutaient des différences significatives entre populations qui pouvaient éventuellement compromettre leur identification spécifique à partir de ce seul caractère.

L'existence d'une variabilité intraspécifique pour un caractère peut être due a priori à deux influences non exclusives, l'action différentielle d'un facteur du milieu sur les individus ou les populations et l'existence d'une variabilité génétique sous-jacente entre les individus ou les populations. La première influence, notamment celle de la température sur le nombre de vertèbres, a plusieurs fois été mise en évidence chez les Salmonidés (GARSIDE, 1966; TANING, 1952). Cependant, un certain nombre d'indications comme l'observation d'une plus faible variabilité du nombre de cæca dans des familles de plein-frères (BERGOT *et al.*, 1976) et la persistance, pour plusieurs caractères numériques, de différences notables entre des populations maintenues dans le même milieu (BABUSKIN, 1974, MAC GREGOR et MAC CRIPMON, 1977), permettent de conclure à un rôle non négligeable des facteurs génétiques.

Nous nous proposons dans cette étude de préciser ces deux types d'influence et leur mode d'action conjoint en étudiant simultanément l'effet de variations des facteurs du milieu (qualité de l'eau et alimentation) et des facteurs génétiques sur le nombre de cæca pyloriques de la Truite Arc-en-ciel.

Matériel et méthodes

Matériel animal et conditions d'élevage

Les reproducteurs utilisés, âgés de 2 et 3 ans, ont été sacrifiés après prélèvement des gamètes. L'intestin antérieur est fixé dans le liquide de SERRA (éthanol 6V, formol 3V, acide acétique IV) et les cæca pyloriques sont dénombrés après une heure de fixation. Les croisements adéquats sont alors réalisés par insémination artificielle selon la méthode de BILLARD (1977). Ces croisements seront désignés en indiquant successivement le nombre de cæca de la femelle puis du mâle (74,88 = ♀ à 74 c.p. × ♂ à 88 c.p.). Toutes les lignées utilisées dans cette étude représentent donc des familles de plein-frères.

Trois installations d'élevage, dont les caractéristiques sont données ci-dessous ont été utilisées pour l'élevage des lignées.

Jouy-en-Josas : Installation en recyclage. Bacs en plein-air de 0,6 m × 0,8 m. Température moyenne d'incubation 10 °C.
Température d'élevage variant de 8 °C (janvier) à 22 °C (juillet).

Lees Athas : Pisciculture pyrénéenne sur résurgence. Bacs intérieurs de 0,5 × 0,6 m.
Température moyenne d'incubation et d'élevage 7 à 9 °C toute l'année.

Donzacq : Pisciculture des Landes sur source. Bacs en plein-air de 0,3 m × 1 m.
Température d'élevage 16 à 17 °C toute l'année.

Trois aliments différents ont été utilisés au cours de ces expériences :

— l'aliment S est un aliment commercial classique pour Salmonidés;

— les aliments A (riches en protéines) et B (riches en glucides) sont confectionnés pour l'expérience. Leur composition est donnée ci-dessous :

Composants (g pour 100 g)	A	B
Farine de poisson de Norvège	93	53
Amidon de Maïs	0	20
Cellulose	0	20
Huile de foie de morue	3	3
Complément minéral	2	2
Complément vitaminique	2	2

Le nombre de cæca des différents lots est déterminé lorsque les poissons atteignent au moins 40 mm, taille en dessous de laquelle les cæca sont difficilement dénombrables. L'âge indiqué pour les alevins sacrifiés est rapporté à la date de fécondation. Sur chaque animal, on relève en outre le sexe et la longueur standard.

Protocoles expérimentaux

Expérience 1 : la population de géniteurs utilisée provient de l'installation de Jouy. Ces caractéristiques sont données dans le tableau 1. Deux lignées extrêmes INF et SUP ont été créées (tabl. 2), incubées et élevées à Jouy en utilisant l'aliment S. La détermination du nombre de cæca a été faite à 104 jours (60 mm).

Expérience 2 : Les mâles utilisés, âgés de 2 ans, sont issus du mélange des deux lignées précédentes. Les femelles sont prélevées dans une population d'origine norvégienne élevée depuis le stade œuf à Lees-Athas. Les caractéristiques de ces populations sont données dans le tableau 1. Les lignées obtenues (tabl. 2) sont incubées et élevées à Lees-Athas, le dénombrement étant effectué entre 160 j (50 mm) et203 j (68 mm).

Expérience 3 : La population de géniteurs provient de l'installation de Jouy (tabl. 1); 4 mâles et 4 femelles, choisis aux deux extrêmes de la distribution du nombre de cæca, ont été utilisés dans un croisement factoriel incomplet pour

TABLEAU I

Caractéristiques des populations dont sont issus les reproducteurs utilisés
Population characteristics of the used reproducers

Population		Effectif	Moyenne du nombre c.p.	Variance	C p. 100	Étendue
Expérience I. . .	♂	82	65,0	128,2	17,4	38-101
	♀	29	64,4	103,9	15,8	54-100
	Total	111	64,9	121,9	17,0	38-101
Expérience II . .	♂	24	84,3	533,0	27,4	49-142
	♀	30	60,2	72,4	14,1	38- 80
Expérience III .	♂	37	58,3	107,5	17,8	37- 88
	♀	16	57,2	67,9	14,4	41- 74
	Total	53	57,8	92,7	16,7	37- 88

TABLEAU 2

Caractéristiques des lignées obtenues dans les expériences I et II
Caracteristics of lines from experiments I and II

Expériences	Lignée	C.P. parents			C.P. lignée				
		♀	♂	PM = $\frac{♂+♀}{2}$	Effectif étudié	Moyenne	Variance	C p. 100	Étendue
I . . .	Sup . . .	83	93	88	47	106,0	204,5	13,5	70-142
	Inf . . .	55	48	51,5	19	52,9	47,9	13,1	43- 65
II . . .	1	80	142	111	10	80,1	71,2	10,5	69- 92
	2	76	115	95,5	10	67,7	64,1	11,8	58- 82
	3	61		88	10	56,3	50,8	12,7	39- 62
	4		50	55,5	10	54,7	56,2	13,7	40- 65
	5	48		49	10	50,4	35,4	11,8	43- 55
	6	38	49	43,5	10	40,1	16,3	10,1	35- 46

créer 8 lignées incubées à Jouy-en-Josas (tabl. 2). Au stade œillé, ces lignées ont été transférées pour moitié à Donzacq et pour moitié à Lees-Athas puis subdivisées dans chaque pisciculture en deux lots recevant dès la fin de la résorption et jusqu'au premier échantillonnage l'un l'aliment A et l'autre l'aliment B. Trois échantillon-

nages ont été effectués, respectivement à 208 j (60 mm), 277 j (88 mm) et 376 j (120 mm) à Lees-Athas et 150 j (61 mm), 229 j (102 mm) et 405 j (250 mm) à Donzacq, En outre, 4 lots de Lees-Athas ont été transférés à Donzacq après le 2e échantillonnage et étudiés à 369 j (180 mm).

Méthodes statistiques

Compte tenu de la structure Log-Normale de la distribution du caractère (BERGOT *et al.*, 1976) les analyses ont été faites sur la variable Y = LnX.

Les techniques d'analyse de la variance sont décrites dans SNEDECOR et COCHRAN, 1971 : pour analyser les expériences à plusieurs facteurs de variation simultanés, un modèle factoriel à effets fixes a été utilisé; le test d'homogénéité des variances résiduelles est celui de BARTLETT; l'estimation des données manquantes utilise la méthode de YATES; dans le cas d'un dispositif déséquilibré, on a utilisé l'effectif harmonique comme estimateur de l'effectif moyen des lots pour se ramener au cas d'un dispositif équilibré.

L'analyse des régressions parents-enfants est faite en modèle linéaire. L'estimation de l'héritabilité comme pente de la régression parent moyen-moyenne des enfants est explicitée dans FALCONER (1960). Les incertitudes fournies représentent l'écart-type des estimations. Dans le cas de l'expérience 1, l'incertitude sur l'héritabilité réalisée est tirée de HILL (1971). Il n'a pas été tenu compte de la répétition éventuelle de certains reproducteurs dans plusieurs croisements et il convient donc dans ce cas de considérer les écarts-types fournis comme sous-estimés. Le modèle de décomposition de la variance génétique en effets additifs et non additifs est également tiré de FALCONER (1960).

Résultats

Expérience I : Les caractéristiques des deux lignées obtenues par sélection divergente sont données dans le tableau 2. On observe une différence hautement significative entre ces deux populations (T = 18,93 S 1 ‰), les distributions étant totalement disjointes (fig. 1), L'héritabilité réalisée est estimée à $h^2 = 1{,}29 \pm 0{,}12$.

Expérience II : Les caractéristiques des 6 lignées obtenues sont données dans le tableau 2. Si l'on considère que les parents mâles constituent une seule population on observe à nouveau une forte corrélation entre le nombre moyen de cæca de ces lignées et la moyenne parentale (R = 0,92 S 1 p. 100). L'analyse de la régression entre ces deux paramètres fournit une valeur élevée pour l'héritabilité $h^2 = 0{,}58 \pm 0{,}12$. Si l'on considère par contre que les parents mâles sont issus de deux populations différentes, du fait de la sélection divergente dont ils proviennent, et que l'on ramène les valeurs observées aux moyennes de ces populations, la valeur obtenue est notablement plus faible $h^2 = 0{,}37 \pm 0{,}32$.

Expérience III : Les valeurs moyennes du nombre de cæca des différents échantillons sont données dans le tableau 3. Dans toutes les analyses effectuées, nous n'avons pas décelé d'hétérogénéité des variances résiduelles, la valeur moyenne du coefficient de variation intralot étant de 11 p. 100.

TABLEAU 3

Analyse des effets conjoints du génotype et du milieu (aliment et pisciculture) : moyennes (effectif) du nombre de C.P. des différents échantillonnages (expérience III)

Analysis of joint effect of genotype and environment (feed and pisciculture)

Prélèvement			Génotype								Moyenne aliment	Moyenne pisciculture
Pisciculture	Aliment	Prélèvement	74-88	67-80	74-37	67-42	46-80	41-88	41-42	41-37		
Lees-Athas	A	1 (208 j) . . .	65,3 (10)	65,3 (10)	51,5 (10)	56,9 (10)	57,3 (10)	55,3 (10)	42,2 (10)	46,9 (10)	54,73	55,49
		2 (277 j) . . .	63,9 (10)	64,2 (10)	53,1 (10)	57,6 (10)	59,3 (10)	55,7 (10)	47,7 (10)	45,9 (10)		
	B	1	63,8 (10)	69,3 (10)	60,4 (10)	60,5 (10)	55,6 (10)	54,4 (10)	49,3 (10)	51,8 (10)	56,26	
		2	65,0 (10)	66,8 (10)	58,3 (10)	53,6 (10)	55,5 (10)	57,9 (10)	45,7 (10)	46,3 (10)		
	A et B	3 (376 j) . . .	62,9 (11)	65,0 (10)	*	*	*	*	44,9 (10)	45,9 (10)		
Donzacq	A	1′ (150 j) . . .	58,6 (10)	59,2 (10)	49,8 (10)	56,3 (10)	53,0 (10)	49,4 (10)	46,4 (10)	*	50,57	50,96
		2′ (229 j) . . .	*	55,5 (10)	47,2 (10)	52,6 (10)	*	*	*	*		
		3′ (405 j) . . .	55,4 (5)	58,6 (5)	47,4 (5)	50,2 (5)	*	*	43,0 (5)	*		
	B	1′	59,5 (10)	63,5 (10)	48,3 (10)	52,2 (10)	50,7 (10)	53,4 (10)	45,4 (10)	45,2 (20)	51,34	
		2′	*	60,0 (10)	50,1 (9)	51,1 (10)	*	*	*	*		
		3′	59,0 (5)	59,2 (5)	50,8 (5)	51,0 (5)	*	*	44,0 (5)	*		
L.A→ DO.	A et B	4′ (369 j) . . .	66,5 (10)	62,5 (10)	*	*	*	*	50,5 (10)	46,6 (10)		
Moyenne génotype			60,91	62,50	51,83	54,47	54,05	53,05	45,32	45,77		53,18

(*) Données non recueillies.

Les facteurs de variation suivants ont été examinés :

— *Effet de la date de prélèvement :* Afin de vérifier la stabilité du nombre de cæca après le premier prélèvement, nous avons comparé (tabl. 4A) par analyse de variance à deux facteurs (effet prélèvement et effet lot) d'une part les deux premiers prélèvements pour l'ensemble des deux pisciculture et des deux aliments (analyse I), d'autre part les trois prélèvements séparément à Lees-Athas (analyse II, en considérant pour les deux premiers la moyenne des deux aliments) et à Donzacq (analyse III). Enfin (analyse IV) nous avons comparé le prélèvement 4' de Donzacq (animaux venant de Lees-Athas après le 2e prélèvement) et le prélèvement 3 de Lees-Athas, témoin resté sur place. Dans aucun cas, l'analyse ne décèle d'effet prélèvement ni d'interaction lot × prélèvement.

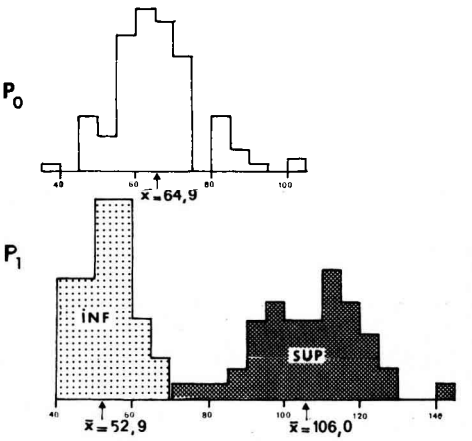

FIG. 1. — *Réalisation d'une sélection divergente : histogramme des fréquences.*

P_0 : population parentale.
P_1 : première génération de sélection.
INF : sélection descendante (♂ 48 × ♀ 55).
SUP : sélection montante (♂ 93 × ♀ 83).
(les caractéristiques biométriques des différentes populations sont données dans le tableau 1).

Realization of a divergent selection : histogram of frequencies

P_0 : Parent population.
P_1 : First generation of selection.
INF : descending selection.
SUP : ascending selection.

— *Effet traitement :* Pour préciser l'influence des différentes sources de variation, nous avons réalisé sur les données du premier prélèvement (afin d'obtenir un dispositif équilibré) une analyse de variance à 3 facteurs. Les résultats (tabl. 4B) indiquent un effet significatif au seuil 1 p. 100 de la pisciculture (augmentation de 8,8 p. 100 du nombre de cæca à Lees-Athas par rapport à Donzacq) et du génotype (variation totale de 32 p. 100 par rapport à la moyenne générale) et deux interactions significatives au seuil 5 %, l'une aliment × pisciculture, l'autre aliment × pisciculture × génotype. Pour comprendre la signification de ces interactions,

TABLEAU 4

Analyse des sources de variation
Analysis of sources of variation

4A : Prélèvement

Analyse	Source de variation	dl	Carré moyen	Test F
I	Prélèvement	1	0,028	NS
	Lot	21	0,277	S 1 p. 100
	Interaction	21	0,018	NS
	Résiduelle	396	0,0139	—
II	Prélèvement	2	0,0175	NS
	Lot	3	1,7256	S 1 p. 100
	Interaction	6	0,0071	NS
	Résiduelle	189	0,0139	—
III	Prélèvement	2	0,0211	NS
	Lot	5	0,1909	S 1 p. 100
	Interaction	10	0,0084	NS
	Résiduelle	138	0,0130	—
IV	Prélèvement	1	0,0323	NS
	Lot	3	0,6510	S 1 p. 100
	Interaction	3	0,0229	NS
	Résiduelle	73	0,0116	—

4B : Aliment, pisciculture, génotype (1er prélèvement)

Source de variation	dl	Carré moyen	Test F
Aliment	1	0,0526	NS
Pisciculture	1	0,4576	S 1 p. 100
Génotype	7	0,5560	S 1 p. 100
Aliment × pisciculture	1	0,0689	S 5 p. 100
Pisciculture × génotype	7	0,0154	NS
Aliment × génotype	7	0,0153	NS
Aliment × pisciculture × génotype	7	0,0316	S 5 p. 100
Résiduelle	278	0,0137	—

4C : Aliment × génotype

Analyse	Source de variation	dl	Carré moyen	Test F
I : Lees-Athas (P_1, P_2)	Aliment	1	0,0605	S 5 p. 100
	Génotype	7	0,6502	S 1 p. 100
	Interaction	7	0,0262	NS
	Résiduelle	304	0,0149	—
II : Donzacq (P_1', P_2', P_3')	Aliment	1	0,0143	NS
	Génotype	7	0,3488	S 1 p. 100
	Interaction	7	0,0156	NS
	Résiduelle	254	0,0121	—

TABLEAU 4 (*suite*)

4D : Effets parentaux (moyenne des génotypes sur l'ensemble des traitements)

Source de variation	dl	Carré moyen	Test F
Mère	2	1,034	S 1 p. 100
Père	2	0,814	S 1 p. 100
Interaction	2	0,0205	NS
Résiduelle	312	0,0139	—

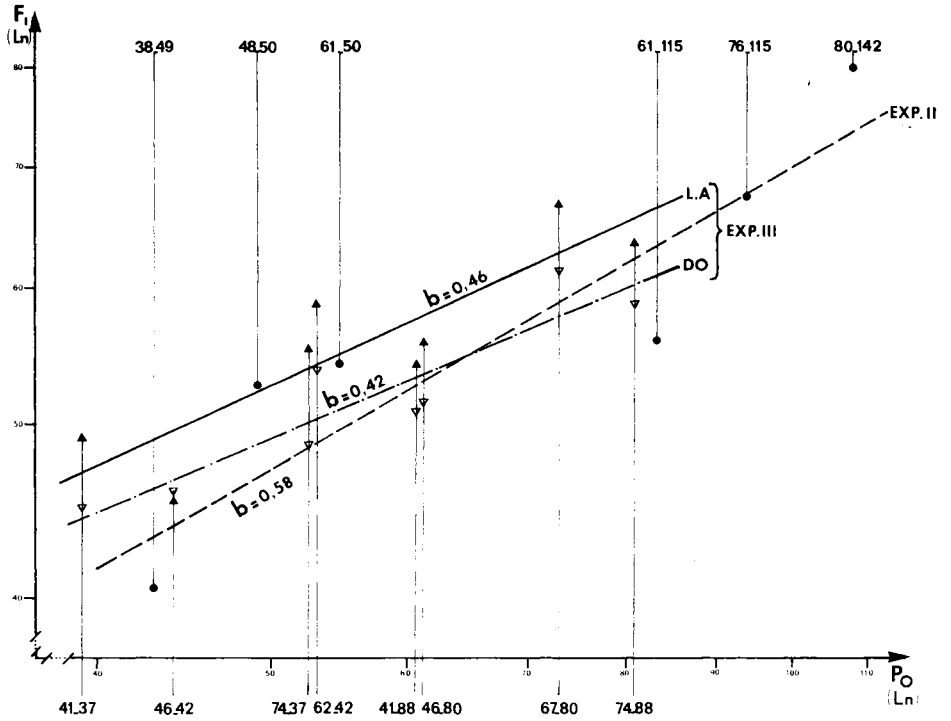

FIG. 2. — *Étude de la régression parent moyen-enfant moyen.*

▲ Familles élevées à Lees-Athas
▽ Familles élevées à Donzacq } Expérience III
● Expérience II (élevage à Lees-Athas).

Study of the mid parent-mid sid regression

▲ Families bred at Lees-Athas
▽ Families bred at Donzacq } Expérience III.
● Experiment II (bred at Lees-Athas).

nous avons réalisé (tabl. 4C) séparément dans chaque pisciculture une analyse de variance à deux facteurs utilisant l'ensemble des données recueillies au cours des différents prélèvements. Les résultats montrent :

— à Lees-Athas un effet significatif de l'aliment, l'aliment B conduisant en

TABLEAU 5

Analyse de parallélisme des régressions
Analysis of regression parallelism

5A : *Caractéristiques des régressions* (X = parent moyen; Y = moyenne des descendants

Régression	Composantes de la régression				Pente	Corrélation	Variance résiduelle	S.E. pente
	Variance X	Variance Y	COV. XY	dl				
Expérience II	0,1427	0,0573	0,0836	5	0,585	0,924	0,0104	0,121
Expérience III Lees Athas	0,0594	0,0162	0,0271	7	0,456	0,871	0,0046	0,105
Expérience III Donzacq .	0,0594	0,0121	0,0248	7	0,417	0,922	0,0021	0,071
Commune	0,0813	0,0255	0,0411	19	0,505	0,903	0,0050	0,057

5B : *Test de parallélisme*

Analyse	Source de variation	dl	Carré moyen	Test F
Lees-Athas / Donzacq	Interpentes	1	0,0003	NS
	Résiduelle	13	0,0033	—
Expérience II / Expérience III	Interpentes	1	0,0062	NS
	Résiduelle	11	0,0060	—

5C : *Estimations communes*

Source	dl	Pente	Corrélation	Variance résiduelle	S.E. pente
Lees-Athas + Donzacq	7	0,432	0,903	0,0029	0,085
Expérience II + Expérience III .	12	0,529	0,909	0,0059	0,073

moyenne à une augmentation du nombre de cæca de 2,7 p. 100 par rapport à l'aliment A. Par contre, aucune interaction génotype × aliment n'est décelée;

— à Donzacq, seul l'effet génétique est significatif. Cet effet différent de l'aliment dans les deux pisciculture explique donc en partie les interactions observées dans l'analyse globale.

— *Effet génétique:* L'analyse des effets parentaux (tabl. 4D) indique une influence sensiblement égale des variations d'origine paternelle et maternelle sans interaction entre ces effets. Le calcul de la régression parent moyen-enfant moyen (fig. 2) séparement à Lees-Athas et à Donzacq fournit deux estimations de l'héritabilité $h^2 = 0{,}46 \pm 0{,}10$ (Lees-Athas) et $h^2 = 0{,}42 \pm 0{,}07$ (Donzacq).

L'analyse du parallèlisme des trois droites de régression obtenues dans les expériences II et III (tabl. 5) permet de calculer pour l'ensemble de ces droites une estimation commune de l'héritabilité $h^2 = 0{,}53 \pm 0{,}07$.

Discussion et conclusions

Stabilité du nombre de cæca au cours de la croissance

Nous n'avons mis en évidence aucune variation du nombre de cæca pyloriques postérieure au premier échantillonnage, réalisé à une taille moyenne de 60 mm, y compris dans le cas d'un changement ultérieur du milieu d'élevage. Ce résultat est en accord avec nos résultats antérieurs (BERGOT *et al.*, 1976), et confirme ceux de NORTHCOTE et PATERSON (1960) qui montrent que la croissance numérique du nombre de cæca est terminée chez la Truite Arc-en-Ciel lorsque les poissons atteignent 40 mm et indiquent que les traitements visant à modifier ce caractère doivent être réalisés avant ce stade.

Influence du milieu sur le nombre de cæca

Notre étude permet de déceler deux influences nettes de facteurs du milieu sur le nombre de cæca pyloriques :

Le facteur « pisciculture » peut sans doute s'interpréter en partie comme une influence de la température. Dans cette optique, les eaux froides tendraient à augmenter le nombre de cæca pyloriques. L'influence de la température sur les caractères numériques, notamment le nombre de vertèbres, a plusieurs fois été montrée chez les Salmonidés (TANNING, 1952; MARCKMANN, 1954; GARSIDE, 1966). Cependant, le caractère linéaire de la réponse semble controversé et des facteurs éventuellement liés à la température (oxygène et gaz carbonique dissous) peuvent parfois être incriminés. D'autre part, l'existence d'une période sensible à l'action du facteur externe, qui dépend à la fois du facteur et du caractère numérique étudié, a été plusieurs fois mis en évidence chez les poissons (TANNING, 1952; ALI et LINDSEY, 1974). Pendant cette période, des chocs thermiques peuvent donner lieu à des effets paradoxaux, dépassant en étendue les variations observées sous l'effet de températures constantes extrêmes. Or dans notre cas, l'action différentielle de la température n'a pu s'effectuer qu'à partir du stade œillé (22 jours à 10 °C) et donc éventuellement sur une partie seulement de la période sensible.

Enfin, plusieurs auteurs (ALI et LINDSEY, 1974; FONDS *et al.*, 1974; MAC CRIMMON et KWAIN, 1969) mettent en évidence l'influence d'autres facteurs de variation possibles comme les chocs mécaniques, l'éclairement ou la densité d'élevage, ces facteurs n'étant qu'imparfaitement standardisés entre nos deux milieux d'élevage. Il conviendrait donc de poursuivre l'étude de ces différents aspects (définition du facteur efficace, forme de la réponse, localisation plus précise

de la période sensible, effet des chocs thermiques) pour pouvoir définir plus précisément les relations entre température et nombre de cæca pyloriques.

Le facteur « alimentation » semble induire des variations minimes, un régime de faible digestibilité conduisant néanmoins à Lees-Athas à un nombre significativement plus élevé de cæca. L'absence d'un tel effet à Donzacq est peut-être à mettre en relation avec l'existence d'apports de nourriture naturelle (gammares) pouvant complémenter qualitativement la nourriture distribuée. En outre, il n'est pas possible de préciser si l'effet observé à Lees-Athas est dû à la composition des régimes ou à un taux d'ingestion différent, les quantités ingérées n'ayant pu être mesurées chez les alevins. La compréhension de l'interaction pisciculture-aliment nécessiterait donc une approche complémentaire en milieu mieux contrôlé sur le plan des apports alimentaires. D'autre part l'existence d'un effet de l'alimentation pose le problème de l'influence des réserves vitellines, à la fois sur le plan quantitatif et qualitatif, sur la réalisation du caractère. FONDS *et al.* (1976) considèrent en effet que tout facteur externe modifiant la vitesse de croissance par l'intermédiaire du métabolisme en particulier est susceptible d'agir sur les caractères numériques. Les valeurs sensiblement équivalentes des variations d'origine paternelle et maternelle conduisent à penser qu'un tel effet maternel est sans doute faible dans notre cas. JOHNSON et BARNETT (1975) en font néanmoins l'une des causes majeures des variations observées *in situ* pour plusieurs caractères numériques d'espèces marines tropicales, alors que LINDSEY et ALI (1971) minimisent cette influence chez *Oryzias latipes*. Ces auteurs considèrent cependant les réserves vitellines sous l'angle quantitatif (taille des œufs) alors que les aspects qualitatifs mériteraient également d'être abordés.

Comment les facteurs du milieu peuvent-ils agir sur le phénotype? l'un des premiers auteurs à aborder ce problème, SCHMIDT (1919) considèrait que le phénotype était essentiellement déterminé par les gènes. Il interprétait ses propres travaux sur l'action de la température sur le nombre de vertèbres de la Truite Fario comme une mortalité sélective de certains génotypes au cours des stades précoces, et non comme une action directe du milieu modifiant l'ontogenèse. Ultérieurement, YUBBS (1926) et de nombreux autres auteurs (GARSIDE, 1966; ALI et LINDSEY, 1974) ont critiqué cette hypothèse. En effet, l'action de la température a pu être montrée chez *Oryzias latipes* malgré des mortalités minimes (ALI et LINDSEY, 1974) et dans des clones génétiquement homogènes chez *Rivulus marmoratus* (LINDSFY et HARRINGTON, 1972). L'existence d'une action directe des facteurs du milieu est donc généralement admise même si l'éventualité d'une élimination sélective ne peut être totalement exclue dans le cas où des mortalités notables sont intervenues avant l'observation du caractère.

Influence du génotype

Dans les différentes études que nous avons réalisées, le facteur génétique semble la cause majeure des fluctuations observées, l'écart maximum entre les moyennes de lignées élevées dans le même milieu étant respectivement de 53, 40 et 17 cæca dans les expériences 1, 2 et 3. L'estimation moyenne $h^2 = 0{,}53 \pm 0{,}07$ obtenue pour l'héritabilité indique en effet qu'environ la moitié de la variance phénotypique totale est constituée par la variance génétique additive. L'estimation élevée obtenue dans l'expérience II peut cependant être critiquée du fait de l'utilisation de mâles et de femelles provenant de populations différentes. L'absence d'interaction mâle-femelle, qui mériterait d'être confirmée sur un échantillon plus vaste, indique en outre que ces effets additifs constituent l'essentiel de la

variance génétique. L'existence d'un déterminisme génétique notable pour des caractères numériques semble un fait assez général chez les poissons et a déjà été montré dans le cas des épines inter-musculaires et du nombre de vertèbres chez la carpe *Cyprinus carpio* (KOSSMAN, 1972; LOAV *et al.*, 1975) et suggéré pour plusieurs caractères chez *Oryzias latipes* (ALI et LINDSEY, 1974).

Le mode d'action conjoint des effets génétiques et des effets du milieu semble relativement simple dans notre cas puisqu'il a été possible de décrire l'ensemble des résultats à l'aide d'un modèle additif, si l'on excepte un terme d'interaction génotype × pisciculture × aliment peu important dont la signification serait à préciser. Des modes d'action plus complexes ont cependant été décrits dans d'autres cas. Ainsi, GABRIEL (1944) observe chez *Fundulus heteroclitus* des lignées « labiles et non labiles » à l'action de la température et ALI et LINDSEY (1974) définissent en fonction de ce même paramètre des courbes de variation du nombre de vertèbres qui semblent différer d'un génotype à l'autre.

En ce qui concerne les observations *in situ*, la mise en évidence d'un important effet génétique sur le nombre de cæca conduirait à imputer en partie les différences observées entre des populations vivant dans des milieux différents (MARTIN et SANDERCOCK, 1967; MAC CART et BRAIN, 1974) à une différenciation génétique sous-jacente de ces populations. Sans retenir pour les effets à court terme la thèse de SCHMIDT citée précédemment, on pourrait voir dans cette différenciation une résultante à long terme des effets du milieu dans la mesure où le nombre de cæca constituerait une des composantes de la valeur sélective d'un individu. Pour étayer cette hypothèse, il conviendrait maintenant de préciser les relations déjà mises en évidence par certains auteurs (BERGOT *et al.*, 1976) entre le nombre de cæca pyloriques et d'autres caractères quantitatifs comme la croissance et les performances alimentaires qui la conditionnent (vitesse du transit intestinal, indice de transformation).

Reçu pour publication en mai 1979.

Summary

Genetic analysis of the number of pyloric caeca in brown Trout (Salmo trutta, LINNÉ) *and rainbow Trout* (Salmo gairdneri, RICHARDSON)

II. — *Effect of the genotype, rearing environment and feeding on the realization of the character in rainbow Trout*

Four factors liable to affect the within and between-population variability of the number of pyloric caeca in Rainbow Trout were studied.

After six months, no variation due to age was observed even after transferring the fishes from one fish farm to another.

Rearing of fishes from the eyed-stage in two fish farms with very different mean temperatures (8 °C and 16 °C) induced a large difference between the mean number of pyloric caeca (55,5 at 8 °C; 51,0 à 16 °C).

At 8 °C, a diet with a hight level of polyholosids slightly increased the number of cæca (+ 2,7 p. 100 in average) as compared to one with a high level of proteins. No effect was detected at 16 °C.

Study of the progenies of crosses between parents having a known number of caeca showed a high correlation ($r = 0{,}92$) between the mean parent and the mean of progenies. A quite high estimate was obtained for heritability ($h^2 = 0{,}53 \pm 0{,}07$), the non-additive genetic variance being quite low.

The conjoined effect of those different factors was analysed and described by a linear additive model.

Therefore, it seems to be possible to obtain, by a two way selection, strains with different numbers of caeca and to analyse the effect of this trait on other quantitative ones like growth rate or nutritional parameters.

Références bibliographiques

ALI M. Y., LINDSEY C. C., 1974. Heritable and temperature induced meristic variation in the medaka, *Oryzias latipes*. *Can. J. Zool.*, **52**, 959-976.

BABUSHKIN Y. P., 1974. A comparative morphological description of male rainbow trout (*Salmo irideus*) from different groups. *J. Ichthyol.*, **14**, 717-726.

BERGOT P., CHEVASSUS B., BLANC J. M., 1976. Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la Truite fario (*Salmo trutta* Linné) et la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson). I. — Distribution du caractère et variabilité phénotypique intra et interfamilles *Ann. Hydrobiol.*, **7**, 105-114.

BILLARD R., 1977. Utilisation d'un système tris-glycocolle pour tamponner le dilueur d'insémination de la truite. *Bull. Fr. Piscic.*, **264**, 102-112.

FALCONER D. S., 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd Edinburgh.

FONDS M., ROSENTHAL H., ALDERDICE D. F., 1974. *Influence of temperature and salinity on embryonic development, larval growth and number of vertebrae of the garfish* Belone belone. *In: The early life history of fish*, Springer Verlag, Blaxter J. H. S. Ed., 509-525.

GABRIEL M. L., 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.*, **95**, 105-147.

GARSIDE E. T., 1966. Developmental rate and vertebral number in salmonid. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23**, 1537-1551.

HILL W. G., 1971. Design and efficiency of selection experiments for estimating genetic parameters. *Biometrics*, **27**, 293-311.

HUBBS C. L., 1926. The structural consequences of modification of the development rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution. *Am. Nat.*, **60**, 57-81.

JOHNSON R. K., BARNETT M. A., 1975. An inverse correlation between meristic characters and food supply in mid water fishes: evidence and possible explanation. *Fish Bull.*, **73**, 284-298.

KOSSMANN H., 1972. Untersuchungen über die genetische varianz der Zwischenmuskel gräten des Karpfens. *Theoret. Appl. Genetics*, **42**, 130-135.

LINDSEY C. C., ALI M. Y., 1971. An experiment with Medaka, *Oryzias latipes*, and a critique of the hypothesis that teleost egg size controls vertebral count. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 1235-1240.

LINDSEY C. C., HARRINGTON Jr R. W., 1972. Extreme vertebral variation induced by temperature in a homozygous clone of the self fertilizing cyprinodontid fish *Rivulus marmoratus*. *Can. J. Zool.*, **50**, 733-744.

McCART D., BRAIN H., 1974. An isolated population of artic char (*Salvelinus alpinus*) inhabiting cache creek Northwest territories. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **31**, 1408-1414.

McCRIMMON H. R., KWAIN W. H., 1969. Influence of light on early development and meristic characters in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Can. J. Zool.*, **47**, 631-637.

Mc GREGOR R. B., McCRIMMON H. R., 1977. Evidence of genetic and environmental influence on meristic variation in the rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *Env. Biol. Fishes*, **2**, 25-33.

MARCKMANN K., 1954. Is there any correlation between metabolism and number of vertebrae (and other meristic characters) in sea trout (*Salmo trutta* L.)? *Meddelelser fra Komm, fra Danmarks Fiskeri, og Harundersogelser Ny serie*, **1**, 3-9.

MARTIN N. V., SANDERCOCK F. K., 1967. Pyloric caeca and gill raker development in lake trout, *Salvelinus namaychus* in Algonguin Park, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **24**, 965-974.

MOAV R., FINKEL A., WOHLFARTH G., 1975. Variability of intermuscular bones, vertebrae, ribs, dorsal fin rays and skeletal disorders in the common carp. *Theoret. Appl. Genetics*, **46**, 33-43.

NORTHCOTE T. G., PATTERSON R. J., 1960. Relationship between number of pyloric caeca and length of juvenile rainbow trout. *Copeia*, **3**, 248-250.

SCHMIDT J., 1919. Racial studies in fishes. III. — Diallel crossings with trout (*Salmo trutta* L.). *J. Gen.*, **9**, 61-67.

SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1971. *Méthodes statistiques*. 6e Ed. (Française) ACTA, ed. Paris.

SUZUKI R., FUKUDA Y., 1973. Appearance and numerical characters of F_1 hybrids among salmonid fishes. *Bull. Fresh. Res. Lab.*, **23**, 5-32.

TANING A. V., 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. *Biol. Rev.*, **27**, 169-183.