



HAL
open science

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

Pierre Bergot, Bernard Chevassus-Au-Louis, J.M. Blanc

► To cite this version:

Pierre Bergot, Bernard Chevassus-Au-Louis, J.M. Blanc. Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la truite fario (*Salmo trutta* Linné) et la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson). *Annales d'Hydrobiologie*, 1976, 7 (2), pp.105-114. hal-02732391

HAL Id: hal-02732391

<https://hal.inrae.fr/hal-02732391>

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.

**DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE
DU NOMBRE DE CÆCA 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.

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

avec la collaboration technique de Nelly KAUSHIK* et Françoise HERRIOUX**

* *Laboratoire de Nutrition des Poissons,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

** *Laboratoire de Physiologie des Poissons,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

*** *Laboratoire d'Écologie des Poissons,
Station d'Hydrobiologie continentale, I. N. R. A.,
B.P. 79, 64200 Biarritz*

RÉSUMÉ

Le nombre de cæca pyloriques a été déterminé dans diverses populations de Truites fario (*Salmo trutta*) et de Truites arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). On a pu mettre en évidence :

- une importante variabilité phénotypique intrapopulation de ce caractère (coefficient de variation = 16 à 18 p. 100) ;
- la structure log-normale des distributions intrapopulations du nombre de cæca ;
- des différences notables entre des populations issues de milieux différents ;
- l'existence d'effets génétiques importants dans le déterminisme du caractère. Une borne supérieure de l'héritabilité a été estimée ($0,84 \leq h^2 \leq 1,00$ chez la Truite fario, $0,41 \leq h^2 \leq 1,00$ chez la Truite arc-en-ciel).

Pour les deux espèces, on n'a pas observé d'effet du sexe.

Chez la Truite arc-en-ciel, on a mis en évidence une corrélation (log-log) faible mais significative (= + 0,247, 98 dl) entre le nombre de cæca et la longueur du poisson pour des animaux de même âge, ce qui peut correspondre à un effet du nombre de cæca sur la vitesse de croissance.

Ce résultat ne se retrouve cependant pas chez la Truite fario.

La possibilité d'obtenir par sélection artificielle des lots d'animaux différant entre eux par leur nombre moyen de cæca et la valeur sélective éventuelle de ce caractère sont discutés.

INTRODUCTION

Les cæca pyloriques sont des évaginations de l'intestin antérieur que l'on rencontre, en nombre variable (1 à 1 000) chez de nombreux téléostéens (SUYEHIRO, 1942). Ce nombre constitue un caractère numérique d'usage fréquent en systématique, où il permet de distinguer des espèces et des sous-espèces, éventuellement même des hybrides entre espèces voisines (VLADYKOV, 1954 ; McCART et CRAIG, 1971 ; GOLDBERG *et al.*, 1967).

Cependant, certains auteurs ont mis en évidence la sensibilité des caractères numériques aux facteurs du milieu. Des conditions de milieu défavorables (faible taux d'oxygène, température trop élevée) agissant lors des stades précoces de la vie de l'animal peuvent augmenter des caractères comme le nombre de vertèbres ou le nombre de rayons des nageoires (GARSIDE, 1966 ; JOHNSTON et BARNETT, 1974). Les facteurs génétiques semblent en outre créer des différences de réponse intraspécifiques au sein d'un même milieu (ALI et LINDSEY, 1974).

En ce qui concerne le nombre de cæca, on a observé des différences entre les nombres moyens de cæca de populations d'une même espèce vivant dans des milieux différents (MARTIN et SANDERCOCK, 1967 ; McCART et BRAIN, 1974). Ces différences s'observent notamment dans les populations d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) des Iles Kerguelen, qui proviennent toutes d'une même introduction d'œufs (BERGOT et DAVAINÉ, à paraître). Par contre, le rôle des facteurs génétiques dans les variations inter et intrapopulations n'a pas à notre connaissance fait l'objet d'investigations.

Chez la Truite arc-en-ciel on a suggéré que des animaux ayant des nombres de cæca différents présentaient des caractéristiques digestives différentes en particulier pour la vitesse de transit des aliments (BERGOT *et al.*, 1975). Pour vérifier cette hypothèse, il serait utile de disposer dans un même milieu de lots expérimentaux différant entre eux par leur nombre moyen de cæca. L'obtention de tels lots par des techniques génétiques (sélection divergente) nécessite de connaître au préalable l'importance des facteurs génétiques dans le déterminisme du nombre de cæca.

Cette note rapporte les premiers résultats obtenus concernant ce problème et porte sur la distribution du caractère et sa variabilité phénotypique intra et interfamilles chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* RICHARDSON) et la Truite fario (*Salmo trutta* LINNÉ).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel animal

L'analyse a porté sur 6 populations de taille et d'origine extrêmement diverses. Les comptages ont été effectués sur des animaux ayant au moins 40 mm, taille pour laquelle la croissance numérique du nombre de cæca est terminée, au moins chez la Truite arc-en-ciel (NORTHCOTE et PATERSON, 1960). Sur chaque animal, on a déterminé le nombre de cæca et relevé dans certains cas le sexe et la longueur standard.

Les populations de Truites fario échantillonnées sont les suivantes :

— Deux populations issues de plusieurs introductions dans deux réseaux hydrographiques différents des Îles Kerguelen : le bassin de Studer (lacs et rivière Studer) et le bassin du Château (rivière du Château).

— Une population de truites de même âge élevée à la Station d'Hydrobiologie de Saint-Pée sur Nivelles (Pyrénées-Atlantiques) constituée de 9 familles de plein-frères issues de couples différents. Dans chaque famille, un échantillon de 10 mâles et 10 femelles a été étudié.

Les populations de truites arc-en-ciel sont toutes des populations d'élevage.

— La population « Jorgensen » est issue de reproducteurs danois et représente les descendants de 17 mâles et 18 femelles. On disposait en outre dans cette population d'une famille de frères-sœurs issue de l'un des couples. L'élevage de ces animaux a été conduit au Laboratoire de Physiologie des Poissons de Jouy en Josas (Yvelines).

— La population « Forgeot » est une population de truites provenant d'une pisciculture de Sully sur Loire (Loiret).

— La population « Jouy » correspond au cheptel de reproducteurs élevé au laboratoire de Jouy en Josas ; 82 mâles et 29 femelles ont été étudiés dans cette population.

Méthodes statistiques

— L'analyse des distributions a été faite en regroupant les différentes populations d'une même espèce, les données d'une population étant centrées et réduites en utilisant les estimations de la moyenne et de la variance de cette population. Les tests de normalité utilisés sont le test de χ^2 et les tests d'asymétrie et d'aplatissement de Pearson (SNEDECOR, 1956).

— Compte tenu de la structure des distributions, les analyses de variance ont été conduites sur la variable $Y = \text{Ln } X$.

— La variabilité est évaluée par la variance des données brutes, la variabilité relative par le coefficient de variation (quotient de l'écart-type par la moyenne du caractère en p. 100).

— L'estimation de l'héritabilité (rapport de la variance génétique additive à la variance phénotypique totale) à partir de la corrélation intraclasse est basée sur le modèle classique de FALCONER (1960). Les calculs d'estimation et de précision des paramètres génétiques sont tirés de BECKER (1967).

— Les distributions intrapopulation de la longueur étant également de type log-normal (CHEVASSUS, 1976), on a calculé les corrélations longueur-nombre de cæca à partir des données logarithmiques. Ces corrélations ont été calculées pour chaque échantillon, l'estimation commune étant obtenue après transformation normalisante de Fisher.

RÉSULTATS

Structure des populations et variabilité phénotypique intrapopulation

Le tableau 1 résume les caractéristiques des populations étudiées. Les valeurs moyennes du nombre de cæca sont de l'ordre de 44 à 48 pour la Truite fario, de 59 à 65 pour la Truite arc-en-ciel, les extrêmes observés étant respectivement 24 et 98 pour la Truite fario, 37 et 101 pour la Truite arc-en-ciel. La variance du caractère est plus forte chez la Truite arc-en-ciel qui possède un nombre moyen de cæca plus élevé, mais la variabilité relative est de ce fait du même ordre dans les deux espèces (16 à 18 p. 100).

La distribution du nombre de cæca dans ces populations (fig. 1) est de type unimodal asymétrique. Pour les deux espèces, le test χ^2 de normalité et les tests d'asymétrie et d'aplatissement de Pearson sont significatifs (tabl. 2). Ces données, ainsi que la liaison positive entre la moyenne et la variance du caractère suggère une dis-

TABLEAU I

Variabilité du nombre de cæca pyloriques
(L'origine des populations est donnée dans le texte)

Espèce	Population	Longueur (mm)	Age	Effectif	Moyenne	Variance	Coefficient de variation (%)	Étendue
<i>Salmo trutta</i>	Studer	70-600	—	409	47,51	68,29	17,39	27-74
	Château	60-450	—	452	44,32	51,28	16,16	24-63
	Saint-Pée	45-80	6 mois	173	47,15	76,76	18,58	30-98
<i>Salmo gairdneri</i>	Jorgensen	50-80	6 mois	68	61,75	103,98	16,51	41-97
	Forgeot	180-220	16 mois	288	59,11	81,11	15,24	37-83
	Jouy	350-500	2 à 3 ans	111	64,89	120,40	16,91	38-101

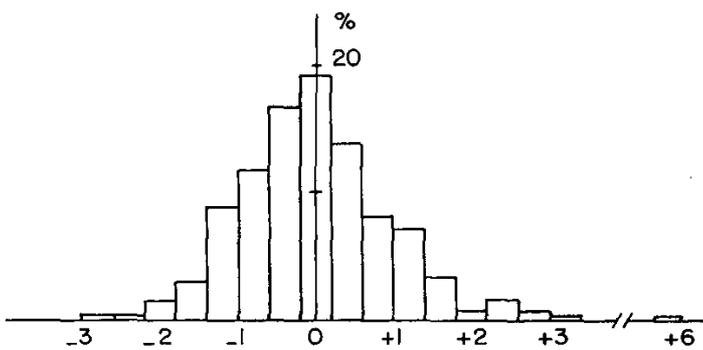
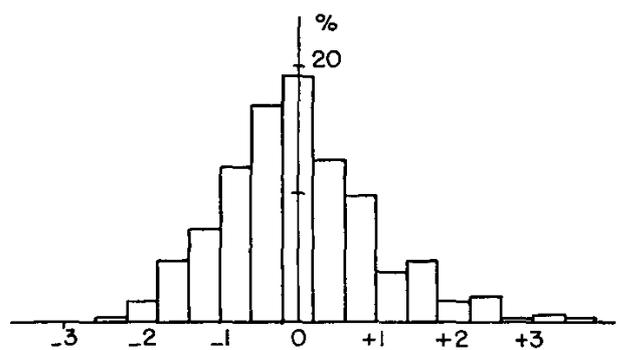
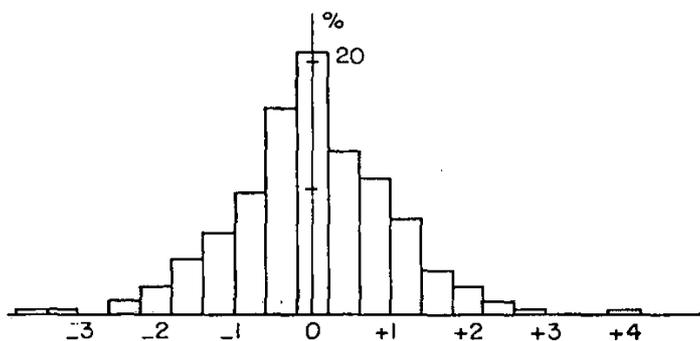
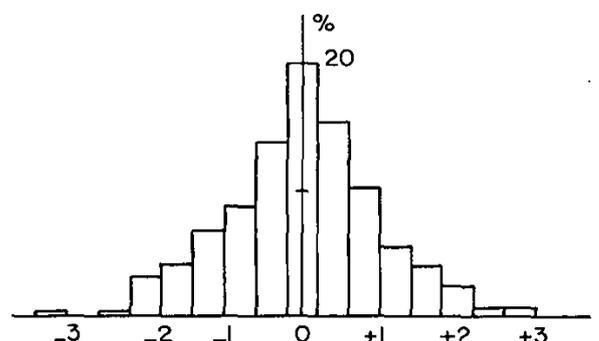
1A: *Salmo trutta* (données brutes)1C: *Salmo gairdneri* (données brutes)1B: *Salmo trutta* (transformation $Y = \text{Log } X$)1D: *Salmo gairdneri* (transformation $Y = \text{Log } X$)

FIG. 1. — Distribution du nombre de cæca (variables centrées réduites)

tribution de type Log-normal. L'utilisation de la transformation $Y = \text{Ln } X$ permet effectivement d'obtenir un ajustement satisfaisant à une loi normale, tant du point de vue de la symétrie que de l'aplatissement (tabl. 2 et fig. 1).

TABLEAU 2

Analyse de la distribution du nombre de cæca (X = nombre de cæca)
(Les coefficients de Pearson sont donnés avec leur erreur standard)

Espèce	Variable	χ^2 de normalité	dl	Signification	Coefficient d'asymétrie	Signification	Coefficient d'aplatissement	Signification
<i>Salmo trutta</i>	X	29,36	10	S 5 %	+ 0,852 ± 0,117	S 1 %	+ 2,815 ± 0,234	S 1 %
	Y = Ln X	12,16	12	NS	- 0,016 ± 0,117	NS	- 0,464 ± 0,234	S 5 %
<i>Salmo gairdneri</i>	X	32,07	10	S 1 %	+ 0,522 ± 0,113	S 1 %	0,553 ± 0,225	S 5 %
	Y = Ln X	15,52	12	NS	- 0,030 ± 0,113	NS	0,334 ± 0,225	NS

Analyse des sources de variation

a) *Effet de la population.*

La comparaison des différentes populations révèle dans les deux espèces des différences significatives entre populations (tabl. 3 A). Cependant, les populations étudiées diffèrent à la fois par leur origine génétique et par leur milieu de vie, ce qui rend délicat l'interprétation de ces écarts.

b) *Effet du génotype.*

Chez la Truite fario, la comparaison des 9 familles de plein frères constituant la population de Saint-Pée, élevées dans le même milieu, met en évidence un effet famille significatif (tabl. 3 B), révélateur de l'influence des facteurs génétiques. A partir de ces données, il est possible de calculer la corrélation intra-classe (tabl. 4) et par là une borne supérieure de l'héritabilité ($0,84 \leq h^2 \leq 1,00$).

De même, chez la Truite arc-en-ciel, les mesures réalisées sur une famille de plein frères montrent un abaissement notable de la variabilité par rapport à la population témoin (tabl. 4) et conduisent à une estimation élevée pour la borne supérieure de l'héritabilité ($0,41 \leq h^2 \leq 1,00$).

c) *Effet du sexe.*

L'analyse réalisée chez la Truite fario (tabl. 3 B) ne permet pas de déceler un effet du sexe de l'animal. Des résultats identiques sont obtenus chez la Truite arc-en-ciel (tabl. 3 C).

TABLEAU 3

Analyse des sources de variation— 3 A : *effet population*

Source de variation	dl	Carré moyen $\times 10^3$	Test F
<i>Salmo gairdneri</i> { population	2	344,62	S 1 %
	464	24,39	
<i>Salmo trutta</i> { population	2	195,64	S 1 %
	431	29,21	

— 3 B : *effet sexe et effet famille (Salmo trutta)*

Source de variation	dl	Carré moyen $\times 10^3$	Test F
Sexe	4	3,34	NS
Famille	8	391,60	S 1 %
Interaction	8	24,71	NS
Résiduelle	155	15,59	

— 3 C : *effet sexe et effet âge (Salmo gairdneri)*

Source de variation	dl	Carré moyen $\times 10^3$	Test F
Sexe	1	65,70	NS
Age	1	14,90	NS
Interaction	1	0,92	NS
Résiduelle	66	24,61	

TABLEAU 4

Calcul de la corrélation intraclasse

Espèce	Variance totale intrapopulation	Composante intrafamille	Composante interfamille	Corrélation \pm SE	Borne supérieure de l'héritabilité \pm SE
<i>Salmo trutta</i>	35,89 10^{-3}	15,96 10^{-3}	19,94 10^{-3}	0,55 \pm 0,13	1,10 \pm 0,26*
<i>Salmo gairdneri</i> ...	25,34 10^{-3}	15,85 10^{-3}	—	0,37 \pm 0,17	0,75 \pm 0,34*

* L'héritabilité étant par définition un paramètre $\leq 1,00$, on a utilisé dans le texte la borne inférieure de l'intervalle $h^2 \pm$ SE.

d) *Effet de l'âge.*

Deux échantillonnages successifs réalisés dans la population « Jorgensen » l'un à 6 mois (longueur moyenne : 62 mm), l'autre à 1 an (longueur moyenne : 230 mm) ne permettent pas de mettre en évidence une augmentation du nombre de cæca (tabl. 3 C).

e) *Effet de la taille.*

L'étude de la corrélation intragroupe Ln (longueur)-Ln (nombre de cæca) à âge égal (tabl. 5) a permis de mettre en évidence une relation positive significative entre ces deux paramètres ($\rho = + 0,247$; 98 dl ; S 5 p. 100) chez la Truite arc-en-ciel (population Jorgensen). Par contre, l'étude menée chez la Truite fario (population Saint-Pée) n'a donné aucun résultat significatif ($\rho = + 0,040$; 91 dl).

TABLEAU 5

Relation longueur-nombre de cæca (S. gairdneri)

Nombre de cæca	≤ 50	51-60	61-70	> 70
Effectif	10	44	38	10
Longueur moyenne (mm)	58,60	60,77	61,11	66,70
Écart-type (mm)	2,14	0,91	1,05	2,47

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les estimations de la variabilité phénotypique obtenues dans cette étude rejoignent celles citées par d'autres auteurs (tabl. 6), avec néanmoins des différences entre les valeurs moyennes ou extrêmes du nombre de cæca qui confirment l'exis-

TABLEAU 6

Données bibliographiques

Espèce	Référence	Effectif	Moyenne	Variance	C (%)	Étendue
<i>Salmo trutta</i>	SUZUKI et FUKUDA (1973)	30	37,7	55,21	19,71	17-48
	SCOTT et CROSSMAN (1974)	—	—	—	—	30-60
<i>Salmo gairdneri</i>	SUZUKI et FUKUDA (1973)	30	61,4	51,70	11,71	49-79
	BABUSHKIN (1974)	110	56,2	87,42	16,64	—
	BABUSHKIN (1974)	100	53,8	98,80	18,47	—
	NORTHCOTE et PATERSON (1960) ..	111	50,77	49,02	13,79	37-72

tence de différences entre des populations de la même espèce. SUZUKI *et al.* (1973) citent notamment une population de truites fario dont le nombre moyen de cæca est égal à 37 et le nombre minimum égal à 17. Ceci conduit sur l'ensemble des mesures disponibles à une étendue intraspécifique totale de 17 à 98 cæca dans cette espèce, ce qui incite à beaucoup de prudence dans l'utilisation de ce caractère en systématique. Dans les deux espèces, une valeur de l'ordre de 16 à 18 p. 100 peut être retenue comme estimation de la variabilité relative intrapopulation.

Le caractère Log normal des distributions, bien qu'apparent dans certains travaux (NORTHCOTE et PATERSON, 1960) ne semble pas avoir été testé antérieurement par les différents auteurs. La transformation normalisante ($Y = \ln X$) est cependant à préconiser pour l'estimation des paramètres génétiques et pour des tests de comparaison entre populations, peu robustes vis-à-vis des écarts à la normalité.

Les valeurs obtenues pour la corrélation intraclasse dans des familles de plein-frères permettent de conclure à l'existence d'effets génétiques notables dans le déterminisme du nombre de cæca. L'obtention de groupes différant entre eux par le nombre de cæca est donc envisageable par sélection. Rappelons cependant que la variance génétique ainsi mesurée comprend en plus de la composante additive directement sélectionnable, une partie des effets de dominance et l'ensemble des effets maternels. Il conviendrait donc de mesurer plus précisément la part des effets génétiques strictement additifs.

L'existence d'effets génétiques et d'effets du milieu dans le déterminisme du nombre de cæca pose le problème du mode d'action conjoint de ces deux facteurs. Le milieu peut en effet agir soit en modulant l'expression du génôme pour aboutir à des phénotypes différents, soit de manière plus indirecte par sélection de certains génotypes, aboutissant ainsi, à partir d'un « pool » génique initial identique, à des populations génétiquement différentes dans des milieux différents. L'analyse de TANING (1952) portant sur le nombre de vertébrés de la Truite fario tend à montrer que ces deux modes d'action du milieu peuvent être d'ailleurs simultanément impliqués.

Nos résultats concernant la corrélation entre le nombre de cæca et la croissance chez la Truite arc-en-ciel, qui confirment ceux de BABUSHKIN (1974) chez la même espèce, suggèrent que le nombre de cæca peut être une des composantes de la valeur sélective.

Ces résultats ne se retrouvent cependant pas chez la Truite fario. Il convient toutefois de souligner l'importance des phénomènes de compétition alimentaire chez les poissons (BROWN, 1946 ; CHEVASSUS, 1976), phénomènes qui créent des différences de croissance liées essentiellement à l'hétérogénéité des quantités d'aliment ingérées et qui peuvent masquer des différences d'utilisation digestive entre individus. L'action éventuelle du nombre de cæca sur les phénomènes digestifs et sur la croissance reste donc à vérifier, dans des conditions d'alimentation contrôlée.

SUMMARY

GENETIC DETERMINATION OF THE NUMBER OF PYLORIC CÆCA
IN BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA*) AND RAINBOW TROUT (*SALMO GAIRDNERI*)I. — CHARACTER DISTRIBUTION AND PHENOTYPIC
VARIABILITY WITHIN AND BETWEEN FAMILIES

The number of pyloric caeca was determined in various populations of Brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*salmo gairdneri*). This revealed :

- an important phenotypic variability of the character within the populations (variation factor = 16 to 18 p. 100),
- the log-normal structure of the distribution of caeca number within populations,
- important differences between populations issued from different environments,
- the existence of important genetic effects in the character determinism. An upper limit for the heritability was estimated ($0.84 \leq h^2 \leq 1.00$ in *Salmo trutta* and $0.41 \leq h^2 \leq 1.00$ in rainbow trout).

The sex does not seem to have any influence on this character in both species.

In rainbow trout, a poor but significant (log-log) correlation between caeca number and fish length was demonstrated in fishes of the same age which may correspond to an influence of caeca on growth rate.

However this result was not observed in *Salmo trutta*.

The possibility of obtaining through artificial selection batches of fishes with a different mean caeca number and the eventual selective value of this character are discussed.

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.
- BECKER W. A., 1967. Manual of procedures in quantitative genetics. Washington State University Press (2d éd.).
- BERGOT P., SOLARI A., LUQUET P., 1975. Dimensions des cæca pyloriques chez la Truite arc-en-ciel. Influence de la taille du poisson et du nombre de cæca. *Ann. Hydrobiol.*, **6** (2) 145-158.
- BERGOT P., DAVAINÉ P., Nombre de cæca pyloriques des Ombles de fontaine et des Truites fario des Îles Kerguelen. *Ann. Hydrobiol.* (à paraître).
- BROWN M. E., 1946. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linné). I. Factors influencing the growth of trout fry. *J. Exp. Zool.*, **22**, 118-130.
- CHEVASSUS B., 1976. Génétique et Aquaculture : esquisse d'une méthodologie. *Oceanis*, **2**, 187-218.
- FALCONER D. S., 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd Ed. Edinburgh.
- GARSDÉ E. T., 1966. Developmental rate and vertebral number in salmonid. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23**, 1537-1551.
- GOLDBERG E., CUERRIER J.-P., WARD J.-C., 1967. Lactate dehydrogenase isoenzymes, vertebrae and caeca in an isolated, interbreeding population of splake trout. *Naturaliste Can.*, **94**, 297-304.
- JOHNSON R. K., BARNETT M. A., 1975. An inverse correlation between meristic and food supply in mid water fishes : evidence and possible explanation. *Fish. Bull.*, **73**, 284-298.
- MARTIN N. V., SANDERCOCK F. K., 1967. Pyloric caeca and gill raker development in lake trout., *Salvelinus namaychus*, in Algonquin Park, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **24** (2), 965-974.
- MCCART D., BRAIN H., 1974. An isolated population of arctic char (*Salvelinus alpinus*) inhabiting cache creek Northwest territories. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **31**, 1408-1414.
- MCCART P., CRAIG P., 1971. Meristic differences between anadromous and freshwater resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Sagavanirktok River Drainage, Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 115-118.

- NORTHCOTE T. G., PATTERSON R. J., 1960. Relationship between number of pyloric caeca and length of juvenile rainbow trout. *Copeia*, **3**, 248-250.
- SCOTT W. B., CROSSMAN E. J., 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Office des recherches sur les pêcheries du Canada, bulletin 184.
- SNEDECOR G. W., 1956. Statistical methods, 5 ed. The Iowa State University Press.
- SUYEHIRO Y., 1942. A study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jap. J. Zool.*, **10**, 1-303.
- SUZUKI R., FUKUDA Y., 1973. Appearance and numerical characters of F₁ 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.
- VLADYKOV V. D., 1954. Taxonomic characters of the eastern North American Chars (*Salvelinus* and *Cristivomer*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **11**, 904-932.
-