HAL open science

Vers une sélection de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson

Laure L. Grima

To cite this version:

Laure L. Grima. Vers une sélection de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson. Sciences du Vivant [q-bio]. AgroParisTech, 2010. Français. NNT : . tel-02819731

HAL Id: tel-02819731

https://hal.inrae.fr/tel-02819731v1

Submitted on 6 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.

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech)

Spécialité : Sciences de la vie et de la santé

présentée et soutenue publiquement

par

Laure GRIMA

VERS UNE SELECTION DE L'EFFICACITE D'UTILISATION DE L'ALIMENT CHEZ LE POISSON

*Co-directrice de thèse : **Muriel MAMBRINI***

*Co-directrice de thèse : **Béatrice CHATAIN***

Travail réalisé à l'INRA, UR 544 laboratoire de génétique des poissons, F-78350 Jouy-en-Josas

&

à l'Ifremer, station expérimentale d'aquaculture, F-34250 Palavas-les-Flots

Devant le jury :

M. Dominique BUREAU, Professeur, **UNIVERSITE DE GUELPH**, Canada	Rapporteur
M. Pierre SELLIER, Directeur de recherches, **INRA**, France	Rapporteur
M. Bernard CHEVASSUS-au-Louis, Inspecteur général de l'Agriculture, France	Examinateur
M. Etienne VERRIER, Professeur, **AGROPARISTECH**, France	Examinateur
M. Filip VOLCKAERT, Professeur, **UNIVERSITE DE LEUVEN**, Belgique	Examinateur
Mme Béatrice CHATAIN, Cadre, Docteur d'état, **IFREMER**, France	Co-directrice de thèse
Mme Muriel MAMBRINI, Directrice de recherches, **INRA**, France	Co-directrice de thèse

REMERCIEMENTS

La liste des personnes que je souhaite remercier est longue, et réussir à exprimer toute ma gratitude envers ces personnes avec les mots justes me semble aujourd'hui bien plus délicat que de rédiger une thèse.

Avant tout, ma thèse a été effectuée entre deux équipes de recherches (regroupées au sein du GDR amélioration génétique des poissons), qui m'ont accueillie au-delà des espérances de tout nouvel arrivant.
Durant ces trois années, j'ai eu la chance d'être l'unique thésarde de ces deux équipes, me permettant ainsi de bénéficier des connaissances et des compétences de mes 5 co-encadrants. J'ai pu, d'une part, apprendre de leur savoir faire complémentaire et, d'autre part, avoir toujours quelqu'un à mon écoute tout au long de ma thèse. Ce statut de doctorante privilégiée m'a également permis d'avoir les « meilleurs poissons », les « meilleurs salles d'expérimentation » et d'assister à de nombreux congrès internationaux.
Je souhaitais donc les remercier ensemble d'avoir si bien préparé le terrain avant mon arrivée et d'avoir su « complémenter leur disponibilité ».

Je remercie mes deux directrices de thèse, Béatrice Chatain et Muriel Mambrini, de m'avoir encadrée au cours de cette thèse. Je pense qu'il aurait été difficile de rêver meilleur duo : toutes les deux dynamiques, souriantes, jamais à court d'idées, jamais défaitistes… Bref j'ai toujours été dans de bonnes conditions pour travailler. Vous étiez surtout très complémentaires et j'ai énormément appris de toutes les deux. Avec le recul, je me rends compte à quel point c'est incroyable, étant des scientifiques si différentes, que vous ayez réussi à toujours être d'accord sur tout, ce qui, je dois dire, m'a bien facilité la tâche.
Il a été difficile pour moi de choisir par qui commencer, et comme Muriel a toujours été citée en premier sur le papier, j'ai décidé de commencer par Béatrice, bien que vous ayez toujours occupé la même place pour moi.
Je remercie Béatrice pour son enthousiasme, sa capacité à toujours trouver une solution à tout, et sa petite dose de fantaisie qui permet de travailler en s'amusant. J'ai par-dessus tout apprécié de travailler avec quelqu'un dont le mot d'ordre est « ça va passer », haut les cœurs !!

Je remercie Muriel également pour son enthousiasme, sa rigueur scientifique, sa capacité à démêler des jeux de données improbables, et son besoin de toujours définir de nouvelles variables (bien souvent pertinentes).
Malheureusement les mots ne sont pas assez forts pour remercier comme il se doit mes deux directrices de thèse.

Je remercie Marc Vandeputte, pour son aide précieuse dans la mise en place du protocole des expériences bar, et dans l'analyse statistiques de mes résultats. Les statistiques sont une science bien utile en génétique, malheureusement comme me l'a fait régulièrement remarquer Marc quand je lui expliquais comment je comptais analyser mes données (a…non….tu peux pas faire ça) on ne peut pas faire n'importe quoi. L'avantage quand on travaille avec Marc est qu'en lui laissant un petite minute de réflexion il trouve toujours un moyen rigoureux d'analyser les données même lorsqu'elles ne sont pas vraiment équilibrées.

Je remercie Edwige Quillet de m'avoir accueillie dans son laboratoire, et surtout pour s'être montrée si disponible aux moments critiques de ma thèse malgré un emploi du temps chargé. Je te remercie aussi de m'avoir fait remarquer à de nombreuses reprises « as-tu pensé à tester ça ? », le « ça » étant souvent très pertinent.

Je remercie Thierry Boujard, de m'avoir initiée aux joies du comportement alimentaire des poissons et de m'avoir enseigné les secrets de la technique des rayons-X.

Je remercie Dominique Bureau et Pierre Sellier d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse, et Bernard Chevassus-au-Louis, Etienne Verrier et Filip Volckaert d'avoir accepté d'être les examinateurs de ma thèse.

Je remercie les membres de mon comité de thèse, Hans Komen, Inge Guerden, Christèle Robert-Granié, et Etienne Verrier, qui m'ont donné de précieux conseils pour l'analyse de mes résultats, et qui, grâce à leur recul, ont su réorienter mes travaux lorsque j'avais pris du retard dans mon emploi du temps initial. Je tiens à remercier tout particulièrement Inge et Christèle d'avoir pris sur leur temps pour m'accueillir dans leur laboratoire et de m'avoir initiée, pour Inge, à l'analyse des compositions corporelles et, pour Christèle, aux variances hétérogènes.

Je remercie Nicolas Collange et Laurent Espinat d'avoir essuyé mes débuts en pisciculture avec beaucoup de patience et sans railleries, moi qui croyais qu'il suffisait de mettre les poissons dans l'eau pour qu'ils soient contents. Je n'aurais jamais eu les mêmes résultats si vous ne vous étiez pas aussi bien occupés de l'élevage.

Je remercie mes colocataires de bureau : Sophie, Mathilde, Nicolas, Sandrine, et Richard pour l'agréable « salut, ça va ? » du matin et pour les discussions scientifiques autour du fonctionnement de l'imprimante (est-ce que le voyant de l'imprimante clignote ?), je me demande d'ailleurs s'il ne serait pas bon de la changer.

Je remercie le laboratoire de génétique des poissons : Francine, Martine, Carine, Amandine, Caroline, Kamila, René, Valérie et Pascale pour la bonne ambiance en salle café, et pour les financiers, les gâteaux à la crème de marrons, au chocolat, au thé, à la noisette, les sablés nantais, les tartes en tout genre, les crêpes, les chouquettes, les brioches…..

Je remercie François Ruelle d'avoir été le plus merveilleux des techniciens, toujours de bonne humeur, jamais stressé, capable de réparer toutes mes bêtises et même, avec le temps, de les anticiper afin de limiter les dégâts. J'ai vraiment eu de la chance de travailler avec toi, je crois que l'on formait le duo improbable, mais pour finir il me semble que l'on ne s'en est pas trop mal sorti.

Je remercie Alain qui a lui aussi été d'une grande patience et m'a beaucoup appris sur l'élevage du loup.

Je remercie mes colocataires de bureau, de l'Ifremer cette fois, pour le même agréable « salut, ça va? » du matin, Agnès et Sandie (une thésarde avec moi !! c'était chouette).

Je remercie tout le personnel de la station d'aquaculture expérimentale de l'Ifremer, vous êtes trop nombreux pour que je puisse tous vous citer individuellement mais le cœur y est. Il règne à Palavas une ambiance très agréable, spécialement le vendredi midi, et il a été difficile pour moi de partir.
Je remercie plus particulièrement mes cops du café qui sont devenus mes cops en dehors de l'Ifremer, Manue, Julie, Benoist, Seb, Cyrille, Stéphane, et Julien. Je vous remercie pour les bonnes rigolades, les bonnes bouffes et aussi pour m'avoir soutenue et comprise dans les moments difficiles.

Je remercie toute l'équipe de Quality truite et de Competus de m'avoir montré à quoi ressemblait un vrai abattage « poissons », qui est, pour finir, quelque chose qui m'a beaucoup plu. Etre à 15 pour étriper un poisson (×2000 en 5 jours) crée au final une ambiance plutôt sympa. J'ai pu, au cours de ces abattages, expérimenter le tristement fameux décalage de ligne, ce qui m'a permis de ne pas en faire au cours de mes expériences… (toutes mes excuses pour vos quelques données perdues….). Cela m'a également servi lorsque j'ai dû mettre en place mes plus modestes chaînes d'abattage.

Je remercie toute l'équipe du Moving pour m'avoir faite transpirer le soir et m'avoir vidée la tête des manips, tableurs Excel, publis en cours de rédaction … enfin pour m'avoir permis de continuer à faire du sport à la fin de ma thèse malgré « mon état ».

Je remercie ma famille pour m'avoir soutenue jusqu'à la dernière ligne droite et mes amis d'avoir toujours été là malgré mon emploi du temps en pointillé.

Je remercie Guillaume pour sa présence et son soutien au quotidien, pour sa patience, sa compréhension et sa capacité à me faciliter la vie durant ces trois ans de thèse et pour avoir toujours eu confiance en moi. Un grand merci aussi pour sa précieuse aide dans la dernière ligne droite.

Enfin, je remercie ma petite Lise & Clément de m'avoir mis une sérieuse dead line.

Préambule

Ce travail a pour objet de caractériser la variabilité génétique de l'utilisation de l'aliment chez les poissons d'élevage en vue de poser les bases d'une sélection future pour ce caractère. Cette recherche s'appuie sur les connaissances acquises au niveau du contrôle de la reproduction, de la génétique quantitative et de la nutrition réalisées ces 30 dernières années, sur les espèces de poissons les plus communément élevées comme sur les connaissances établies chez les vertébrés terrestres.

Aujourd'hui, près de la moitié des poissons consommés dans le monde provient de la pisciculture. Le déclin mondial des stocks de poissons marins a entraîné, ces 15 dernières années, un plafonnement des captures de la pêche à environ 90 millions de tonnes par an, alors que la consommation de poissons pour l'alimentation humaine et animale augmente régulièrement. Les prévisions s'accordent sur un accroissement très probable de la demande en produits de la mer de l'ordre de 20 % qui fera passer la consommation de 16 à 19 kg par an et par habitant d'ici à 2030, que la pêche seule ne pourra donc satisfaire sans l'aide de la pisciculture. Dans ce domaine, les progrès zootechniques et techniques très importants réalisés ces 30 dernières années, ont permis de passer de 10 millions de tonnes de production en 1984 à 51 millions de tonnes en 2006.

Les verrous principaux qui ont été levés pour permettre une intensification de la production piscicole sont la maîtrise de la reproduction et de la conduite des élevages, l'amélioration de la prophylaxie et la mise au point d'aliments composés et inertes. Pour répondre aux besoins spécifiques des espèces carnivores, ces aliments doivent être riches en protéines et, pour garantir la qualité de leur chair, doivent comporter d'importantes proportions d'acides gras polyinsaturés de la série oméga des 3. Or, les matières premières les plus communément utilisées pour satisfaire ces besoins sont la farine et l'huile de poisson. Il peut sembler aberrant, en première approche, de fonder le développement de l'élevage de poissons sur une utilisation des réserves halieutiques, mais en fait, il ne s'agit pas des mêmes espèces, la farine de poisson étant produite à partir de petits poissons pélagiques de faible valeur commerciale. Malgré tout, cette caractéristique affecte la durabilité de l'aquaculture pour plusieurs raisons : i) la production mondiale de farine de poisson est stabilisée depuis plusieurs années aux alentours de 6 millions de tonnes par an et il est peu probable qu'elle augmente, ii) quelle que soit l'espèce de poisson produite,

l'aliment représente plus de 50 % des coûts d'exploitation et iii) les rejets piscicoles en azote et en phosphore sont directement proportionnels aux quantités de farine de poisson utilisées. Une des voies pour accroître la durabilité des productions piscicoles et pour diminuer leur dépendance vis-à-vis de la farine de poisson est d'améliorer l'utilisation de l'aliment c'est-à-dire le rendement entre le gain de poids et l'ingéré Le présent travail propose une approche axée sur la génétique, et a pour objectif de poser les bases d'une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Ces dernières années, l'efficacité d'utilisation de l'aliment s'est améliorée avec la maîtrise de la zootechnie et de l'alimentation, mais les possibilités d'amélioration par voie génétique n'ont été que peu explorées. Chez les poissons, la variabilité génétique de la plupart des caractères d'intérêts agronomiques testés à ce jour est importante, sans doute du fait de la récente domestication de la plupart de ces espèces. De plus, la grande fertilité et le fait que la reproduction chez la plupart des espèces soit externe permet de concevoir des plans de sélection de grande ampleur et, ainsi, de pouvoir tester à bas coût les performances d'un grand nombre d'individus. Il est donc légitime de se demander pourquoi nous ne disposons pas encore des paramètres génétiques d'un caractère tel que l'efficacité d'utilisation de l'aliment alors que son amélioration aurait un effet positif indéniable sur l'économie et l'impact environnemental des élevages.

Ce manque de données bibliographiques sur les paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment s'explique par le fait que ce caractère complexe est éminemment variable. D'autre part, l'extrême difficulté pour mesurer la quantité d'aliment ingéré par les individus, les poissons étant nourris en groupe et en milieu aqueux, rend quasi impossible la caractérisation de la valeur génétique des individus. Nous avons donc choisi de baser notre stratégie de sélection sur des critères indirects, non invasifs et facilement mesurables, qui permettraient de prédire le potentiel d'efficacité d'utilisation de l'aliment des individus testés. Cette approche originale nécessite, dans un premier temps, de pouvoir dissocier la part génétique et la part environnementale de la variabilité d'efficacité d'utilisation de l'aliment afin d'estimer les paramètres génétiques du caractère puis, dans deuxième temps, d'identifier des critères indirects qui lui sont corrélés.

Ce travail illustre l'intérêt de faire converger les connaissances en génétique et en nutrition, dans le but de trouver des moyens simples et fondamentaux d'amélioration génétique des caractères complexes.

Notre travail comporte six chapitres

- Une introduction qui présente les connaissances de base utilisées pour notre stratégie, inspirée des programmes de sélection mis en place chez les vertébrés terrestres, reposant sur les particularités des poissons, intégrant les dernières connaissances et techniques mises au point chez ces espèces pour décomposer la variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et identifier des critères indirects et établissant notre stratégie (chapitre 1).
- Un travail expérimental établissant un protocole de mesure de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et de ses corrélations avec les critères indirects sélectionnés (chapitre 2).
- Une évaluation des conséquences d'une sélection sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment ou ses critères indirects sur les compositions corporelles des individus (chapitre 3).
- Une application de notre protocole à des conditions d'élevage proches des situations réelles (chapitre 4).
- Une évaluation de l'héritabilité des critères indirects (chapitre 5).
- La proposition d'une méthode pour débuter une sélection afin d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment applicable à toute espèce d'élevage (chapitre 6).

Préambule.....7
Chapitre 1 : Introduction 13
1. Amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les vertébrés terrestres..... 14
1.1. Réponse corrélée à la sélection pour la croissance..... 14
1.2. Sélection directe pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment 18
1.2.1. Mesure de l'efficacité alimentaire 19
1.2.2. Mesure de l'ingéré résiduel 20
2. Modalités pratiques de mesure des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson 23
2.1. Sources de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment 24
2.1.1. Variations liées aux particularités biotiques 24
2.1.2. Variations liées aux conditions d'élevage..... 26
2.2. La mesure de la variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'aliment..... 28
2.2.1. Mesure de l'ingéré..... 28
2.2.2. Mesure de l'ingéré résiduel 29
2.3. Estimation de la variabilité génétique..... 30
2.3.1. Utilisation des clones 30
2.3.2. Utilisation des plans de croisements..... 33
2.4. Méthodes de sélection 33
2.4.1. Sélection massale ou individuelle 33
2.4.2. Sélection familiale 34
2.4.3. Sélection combinée 34
3. Bases de l'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson..... 34
3.1. Réponse corrélée à la sélection pour la croissance..... 35
3.2. Paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment 37
3.3. Recherche de nouveaux critères indirects : le pari de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice..... 41
4. Objectifs et stratégies 45
Chapitre 2 : Détection de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et identification de critères indirects 53
1. Présentation de l'étude..... 54
2. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria..... 56

3. Analyse critique de la démarche 57
3.1. Nombre de mesures d'ingéré instantané requis pour la technique des rayons-X . 82
3.2. Variabilité inter-clones 83
3.3. Utilisation de l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment 84
4. Relation entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse 85
Chapitre 3 : Variabilité de la réponse à la sélection sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment et réponses corrélées en terme de qualité de la chair chez la truite arc-en-ciel 87
Préambule 88
1. Introduction 88
2. Matériels et méthodes 91
2.1 Production des poissons et gestion de l'élevage 91
2.2. Caractères mesurés 92
2.2.1. Phase A (jour 183 à jour 330 après fécondation) : mesure de l'efficacité alimentaire, analyse des compositions corporelles et calcul des rétentions en nutriments 92
2.2.2. Deuxième phase expérimentale (jour 331 à jour 420 après fécondation) : mesure de la résistance au jeûne, de la croissance compensatrice et des compositions corporelles au cours de ces périodes 96
2.3. Analyses statistiques 96
3. Résultats et discussion 97
3.1. Variations inter-clones pour la croissance et l'efficacité alimentaire et comparaisons avec les performances de poissons nourris à satiété (phase A) 97
3.2 Variabilité génétique et relation entre l'efficacité alimentaire, les capacités de rétention des nutriments et les compositions corporelles (phase A) 102
3.3. Corrélations entre l'efficacité alimentaire et les variations de poids réalisées au cours de périodes de jeûne et de réalimentation (phase B) 106
3.4. Relation entre l'efficacité alimentaire et les compositions corporelles en période de jeûne et de réalimentation (phase B) 109
Chapitre 4 : Relation entre les critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le bar 113
1. Présentation de l'étude 114
2. Phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding period 115
3. Relations entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique, viscéro-

somatique et carcasse.....147
4. Utilisation de la technique des rayons-X chez le bar.....148
Chapitre 5 : Adéquation des critères indirects dans un programme de sélection chez le bar 151
1. Présentation de l'étude.....152
2. Heritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods.....152
3. Analyse critique du protocole bar.....153
3.1. Définition du critère indirect 173
3.2. Choix de l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment175
3.3 Modèle de l'ingéré résiduel 176
Chapitre 6 : Discussion générale : proposition d'un futur programme de sélection pour améliorer l'ingéré résiduel chez le poisson.....179
1. Optimiser les conditions de mesures de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice.....186
1.1. Durée du jeûne et de la réalimentation.....186
1.2. Age à la mesure.....189
1.3. Passé nutritionnel 191
1.4. Combinaison des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice 193
1.5. Nombre de périodes de jeûne et de réalimentation 195
2. Prédiction de la réponse à la sélection sur les critères indirects.....196
3. Proposition d'un programme de sélection 197
Conclusions et perspectives.....203

CHAPITRE 1 : REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Dans ce chapitre, nous décrivons en premier lieu les méthodes utilisées pour améliorer par la voie génétique le caractère « d'efficacité d'utilisation de l'aliment » chez les vertébrés terrestres. Les avantages et inconvénients de ces méthodes y sont discutés dans l'objectif de bénéficier de l'expérience acquise sur ces espèces pour construire notre approche chez les poissons. Nous décrivons plusieurs méthodes pour mesurer le caractère « d'efficacité d'utilisation de l'aliment », les sources de variations qui peuvent affecter ces mesures et les solutions que nous pouvons adopter pour les minimiser. Enfin nous décrivons les méthodes spécifiques aux poissons pour estimer la variabilité génétique de ce caractère.

1. Amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les vertébrés terrestres

L'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment est un objectif affiché depuis plusieurs dizaines d'années chez les vertébrés terrestres. Les nombreuses études réalisées dans ce domaine sont riches d'enseignement, c'est pourquoi nous avons choisi de nous en inspirer pour élaborer notre protocole expérimental. Elles s'accordent toutes sur le fait que, quelle que soit l'espèce étudiée, mesurer l'ingéré des individus nécessite des moyens techniques et financiers importants car l'efficacité d'utilisation de l'aliment (EA) est un caractère difficilement mesurable à l'échelle d'un individu. La première approche a été d'évaluer si l'amélioration génétique de l'EA était une réponse corrélée à la sélection sur la croissance.

1.1. Réponse corrélée à la sélection pour la croissance

La croissance est un caractère modérément héritable ($0,16 < h^2 < 0,59$; tableau 1) qui peut donc être amélioré par la sélection. Les programmes de sélection pour la croissance ont pu, indirectement, conduire à une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Kennedy, 1984). Chez la souris, 22 générations de sélection ont permis une amélioration significative de l'utilisation de l'aliment (Sutherland et al, 1970). Chez le lapin, 19 générations de sélection ont amélioré de 24 % le gain de poids journalier des individus tout en n'augmentant que de 14 % leur ingéré, conduisant ainsi à des individus utilisant plus efficacement l'aliment (Feki et al, 1996). Chez le porc, après seulement quatre ou cinq générations de sélection, une amélioration significative de l'utilisation de l'aliment a pu être observée (MacPhee et al, 1988; Woltmann et al, 1992). Enfin, chez le bovin, quatre générations de sélection ont permis de diminuer les besoins énergétiques alimentaires de la lignée sélectionnée de 5 %, produisant de ce fait des individus plus

efficaces (Herd, 1995). Pour autant, sélection pour la croissance et amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment ne vont pas toujours de pair.

En fait, la croissance étant étroitement corrélée aux quantités d'aliment ingérées (corrélation génétique avoisinant 0,8 dans la plupart des études ; tableau 1), il peut arriver qu'une sélection sur la croissance conduise uniquement à une augmentation de l'ingéré sans modifications de la valeur génétique des individus pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment (cas du mouton Merinos australien ; (Herd et al, 1991). Par ailleurs, la sélection pour la croissance peut engendrer des individus plus gras comme le suggèrent les corrélations génétiques existantes entre la croissance et la teneur en lipides de la carcasse chez le porc et le bovin (comprises entre 0,23 et 0,54) (Mrode et Kennedy, 1993; Labroue et al, 1997; Hoque et al, 2005; Cai et al, 2008). Or, les besoins énergétiques pour entretenir un gramme de lipides sont moins importants que les besoins énergétiques nécessaires à l'entretien d'un gramme de protéines. Il arrive donc que cette modification de la composition corporelle puisse, à elle seule, expliquer l'apparente meilleure efficacité d'utilisation de l'aliment des individus sélectionnés. Ceci a été démontré par Herd (1995) qui, en prenant en compte les différences de composition corporelle chez le bœuf Angus, a annulé la différence en besoins énergétiques alimentaires entre les individus sélectionnés et les individus témoins. Il se peut aussi que la réponse corrélée à une sélection sur la croissance dépende des conditions environnementales (élevage et / ou alimentation) pratiquées pendant la sélection. Dans tous les cas, les corrélations génétiques entre la croissance et l'efficacité d'utilisation de l'aliment sont variables (tableaux 2 et 3) et il reste difficile de prédire quelle sera la réponse corrélée à une sélection pour la croissance en terme d'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

La corrélation génétique entre la croissance et l'efficacité d'utilisation de l'aliment est relativement variable ; en tout les cas beaucoup plus variable que la relation avec l'ingéré. La croissance ne peut être retenue comme critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. D'autres stratégies ont été proposées, en particulier celle d'une sélection directe sur le caractère d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

***Tableau 1**. Héritabilités (h^2 ± erreur standard) et corrélations génétiques (R_G ± erreur standard) du gain de poids avec l'ingéré chez le bœuf, le porc, l'agneau et le poulet*

Espèce	H^2 gain de poids	R_G Ingéré	Référence
Bœuf Hereford et Angus	0,38 ± 0,16	0,73 ± 0,13	(MacNeil et al, 1991)
Bœuf Hereford	0,16± 0,15	0,89	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus	0,43 ± 024	0,76	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus	0,28 ± 0,04	0,54 ± 0,06	(Arthur et al, 2001a)
Bœuf Charolais	0,34 ± 0,04	0,39 ± 0,08	(Arthur et al, 2001b)
Bœuf japonais noir	0,30 ± 0,18	ND	(Hoque et al, 2005)
Bœuf hybride	0,59 ± 0,17	0,87 ± 0,09	(Nkrumah et al, 2007)
Porc Yorkshire, Landrace et Duroc	0,43 ± 0,05	0,80 ± 0,03	(Mrode et Kennedy, 1993)
Porc Large white	0,31 ± 0,02	0,87 ± 0,03	(Labroue et al, 1997)
Porc Landrace	0,41 ± 0,04	0,81 ± 0,03	(Labroue et al, 1997)
Porc Large white	0,24	0,82	(Johnson et al, 1999)
Porc Yorkshire	0,42 ± 0,08	0,88 ± 0,05	(Cai et al, 2008)
Agneau	0,25 ± 0,06	0,84 ± 0,07	(Snowder et Van Vleck, 2003)
Agneau	0,26 ± 0,06	0,80 ± 0,10	(Cammack et al, 2005)
Poulet[a]	0,26 ± 0,07	0,84	(Chambers et al, 1994)
Poulet[b]	0,33 ± 0,09	0,78	(Chambers et al, 1994)

[a] voie mâle, [b] voie femelle, ND = non déterminé

***Tableau 2**. Héritabilités (h^2 ± erreur standard) et corrélations génétiques (R_G ± erreur standard) de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, mesurée soit par l'indice de conversion (IC), soit par l'efficacité alimentaire (EA = 1/IC), avec le gain de poids, et l'ingéré estimés chez le bœuf, le porc, l'agneau et le poulet*

Espèce	Mesure	$h^2_{EA/IC}$	R_G Gain de poids	R_G Ingéré	Référence
Bœuf Hereford et Angus	IC	0,26 ± 0,15	-0,43 ± 0,28	0,31 ± 0,30	(MacNeil et al, 1991)
Bœuf[a]	IC	0,32 ± 0,02	ND	0,71	(Koots et al, 1994a; Koots et al, 1994b)
Bœuf Hereford	EA	0,08 ± 0,09	0,42	0,05	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus	EA	0,35 ± 0,22	0,73	0,18	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus	IC	0,29 ± 0,04	-0,62 ± 0,06	0,31 ± 0,07	(Arthur et al, 2001a)
Bœuf Charolais	IC	0,46 ± 0,04	-0,46 ± 0,08	0,64 ± 0,07	(Arthur et al, 2001b)
Bœuf japonais noir	IC	0,15 ± 0,04	-0,17 ± 0,33	ND	(Hoque et al, 2005)
Bœuf hybride	IC	0,41 ± 0,15	-0,59 ± 0,16	0,28 ± 0,23	(Nkrumah et al, 2007)
Porc Large White	IC	0,19 ± 0,02	-0,24 ± 0,07	0,11 ± 0,06	(Labroue et al, 1997)
Porc Landrace	IC	0,20 ± 0,03	-0,47 ± 0,04	-0,06 ± 0,10	(Labroue et al, 1997)
Porc Large White	IC	0,16	-0,32	ND	(Johnson et al, 1999)
Porc Yorkshire, Landrace et Duroc	IC	0,28 ± 0,06	-0,28 ± 0,11	ND	(Mrode et Kennedy, 1993)
Porc Duroc	IC	0,27± 0,05	0,10± 0,10[b]	ND	(Hoque et al, 2007b)
Porc Yorkshire	EA	0,17 ± 0,07	0,30± 0,21	-0,26 ± 0,21	(Cai et al, 2008)
Agneau	EA	0,10 ± 0,05	0,85 ± 0,16	0,79 ± 0,07	(Snowder et Van Vleck, 2003)
Poulet[c]	EA	0,20 ± 0,07	0,29	-0,27	(Bernon et Chambers, 1988)
Poulet[d]	EA	0,35 ± 0,09	0,59	-0,05	(Bernon et Chambers, 1988)
Poulet	IC	0,16 ± 0,03	ND	0,38	(Gaya et al, 2006)

[a] moyennes pondérées sur 21 études, [b] nombre de jours nécessaires pour atteindre 105 Kg, [c] voie mâle, [d] voie femelle, ND = non déterminé

***Tableau 3**. Héritabilités (h^2, ± erreur standard) et corrélations génétiques (R_G, ± erreur standard) de l'ingéré résiduel avec le gain de poids, l'ingéré, et l'efficacité d'utilisation de l'aliment (estimée soit avec l'indice de conversion, IC, soit avec l'efficacité alimentaire, EA), estimées chez le bœuf, le porc, l'agneau et le poulet*

Espèce	h^2	R_G Gain de poids	R_G Ingéré	Utilisation aliment		Référence
				R_G	Mesure	
Bœuf Holstein	0,36 ± 0,17	0,39 ± 0,29	-0,02 ± 0,26	ND	IC	(Jensen et al, 1992)
Bœuf Hereford[a]	0,07 ± 0,13	0,31	0,87	-0,9	IC	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus[a]	0,23 ± 0,12	-0,71	-0,14	-1	IC	(Fan et al, 1995)
Bœuf Angus	0,39 ± 0,03	-0,04 ± 0,08	0,69 ± 0,03	0,66 ± 0,05	IC	(Arthur et al, 2001b)
Bœuf Charolais	0,39 ± 0,04	-0,10 ± 0,13	0,79 ± 0,04	0,85 ± 0,05	IC	(Arthur et al, 2001a)
Bœuf japonais noir	0,24 ± 0,11	-0,07 ± 0,14	ND	0,64 ± 0,10	IC	(Hoque et al, 2005)
Bœuf hybride	0,21 ± 0,12	0,46 ± 0,45	0,73 ± 0,18	0,62 ± 0,09	IC	(Nkrumah et al, 2007)
Porc Yorkshire, Landrace et Duroc	0,30 ± 0,06	0,21 ± 0,11	ND	ND	IC	(Mrode et Kennedy, 1993)
Porc Large white	0,15	0,12	ND	ND	IC	(Johnson et al, 1999)
Large white français	0,24 ± 0,03	0,00 ± 0,12	0,77 ± 0,10	0,71 ± 0,12	IC	(Gilbert et al, 2007)
Porc Duroc	0,38 ± 0,05	0,53 ± 0,08[b]	ND	0,85 ± 0,02	IC	(Hoque et al, 2007b)
Porc Yorkshire	0,29 ± 0,07	0,17 ± 0,18	0,52 ± 0,12	-0,74 ± 0,13	IC	(Cai et al, 2008)
Lapin	0,45 ± 0,11	-0,09 ± 0,22	ND	1	IC	(Larzul et de Rochambeau, 2005)
Agneau	0,26 ± 0,07	0,29 ± 0,20	0,77 ± 0,07	0,23 ± 0,07	EA	(Snowder et Van Vleck, 2003)
Agneau	0,11 ± 0,05	-0,03 ± 0,20	0,61 ± 0,15	ND	IC	(Cammack et al, 2005)
Poulet[c]	0,33 ± 0,03	-0,37 ± 0,13	0,62 ± 0,05	-0,22 ± 0,08	EA	(Tixier-Boichard et al, 1995)
Poulet[d]	0,27 ± 0,02	0,07 ± 0,11	0,40 ± 0,04	-0,38 ± 0,05	EA	(Tixier-Boichard et al, 1995)

[a] ingéré résiduel estimé à l'aide de modèles nutritionnels [b] nombre de jours nécessaires pour atteindre 105 Kg, [c] voie mâle, [d] voie femelle, ND = non déterminé

1.2. Sélection directe pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment

Les progrès technologiques qui ont facilité la mesure de l'ingéré individuel, ont permis le développement de programmes de sélection directement ciblés sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment avec comme première difficulté, celle de choisir la mesure sur laquelle la sélection doit être opérée. Chez les vertébrés terrestres, deux mesures ont été majoritairement retenues : l'efficacité alimentaire (EA) qui est le ratio entre le gain de poids et l'ingéré et l'ingéré résiduel (IR) qui est défini comme l'écart entre l'ingéré réel d'un individu et son ingéré estimé sur la base de ses besoins d'entretien et de production.

Les besoins d'entretien correspondent aux dépenses minimales pour l'entretien de la vie au repos, ils couvrent les coûts liés aux grandes fonctions vitales telles que la respiration ou la circulation sanguine. Les besoins de croissance couvrent à la fois la synthèse et l'accrétion des nutriments (protéines, glucides, lipides).

Les corrélations génétiques entre l'EA et l'IR sont généralement élevées ce qui laisse supposer qu'elles reflètent de façon équivalente les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 3). En revanche, leurs propriétés statistiques et les corrélations génétiques entre ces mesures et d'autres caractères d'intérêt agronomique sont différentes. C'est donc sur la base de ces propriétés que doit se faire le choix du critère, EA ou IR, à utiliser.

1.2.1. Mesure de l'efficacité alimentaire

La variable la plus classique pour représenter l'efficacité d'utilisation de l'aliment est l'indice de conversion [IC = ingéré (g) / gain de poids (g)], paramètre couramment utilisé pour mesurer la rentabilité d'un élevage. Toutefois, son utilisation est limitée par le fait qu'il tend vers l'infini lorsque l'ingéré se rapproche des besoins d'entretien. Il a donc plus récemment été remplacé par l'EA qui est son inverse. Précisons dès à présent que, bien que parfois assimilées par certains auteurs, l'efficacité d'utilisation de l'aliment et l'EA ne représentent pas la même entité. L'efficacité d'utilisation de l'aliment correspond aux capacités propres de l'individu à transformer l'aliment ingéré en biomasse et l'EA n'est qu'une mesure parmi d'autres pour la caractériser. L'EA ne correspond qu'au gain de poids divisé par l'ingéré.

Quelle que soit l'espèce étudiée, l'IC et l'EA sont héritables (héritabilités comprises entre 0,07 et 0,45 ; tableau 2), et leur amélioration par sélection génétique est donc envisageable. Néanmoins, les résultats obtenus dans les programmes de sélection ciblés sur l'EA (ou l'IC) sont mitigés. Ils ont abouti à une amélioration génétique conséquente de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le bovin (Bishop et al, 1991), mais faible chez le porc (Jungst et al, 1981; Webb et al, 1983). Il arrive même qu'une sélection pour la croissance soit plus efficace pour améliorer l'EA des individus qu'une sélection directement ciblée sur l'EA, c'est notamment le cas chez le porc (Cameron, 1994) et le lapin (Moura et al, 1997).

L'EA étant le ratio entre le gain de poids et l'aliment ingéré, elle est génétiquement corrélée aux deux termes du ratio (tableau 2). Les valeurs de ces corrélations sont

modérées à élevées dans la majorité des études conduites chez les vertébrés terrestres ce qui indique qu'une amélioration de l'EA devrait logiquement s'accompagner d'une augmentation des quantités de biomasse produite ou d'une baisse des quantités ingérées. Néanmoins, la représentation sous forme de ratio de l'EA lui confère des propriétés statistiques bien particulières qui ne permettent pas de prédire précisément la réponse à la sélection (Gunsett, 1986). En effet, une part plus importante de la pression de sélection est appliquée sur le composant qui a la plus grande variabilité génétique additive ce qui disproportionne l'effet de la sélection sur les variations des deux termes du ratio. Ainsi, si une pression de sélection plus forte est appliquée sur l'ingéré, la diminution de l'appétit des individus sélectionnés peut nuire à la production de l'élevage.

L'EA présente aussi l'inconvénient de diminuer avec l'âge et, en particulier, avec la part croissante que prendront les besoins d'entretien au fur et à mesure du vieillissement et du ralentissement du gain de poids. Cette caractéristique de l'EA rend difficile les comparaisons entre individus d'âge et de poids différents.

Enfin, l'EA est exprimée en gramme de gain de poids par gramme d'aliment ingéré. Or, selon sa composition chimique, un gramme d'aliment ingéré contient plus ou moins d'énergie et est plus ou moins efficacement utilisé. De même, selon la composition chimique du tissu déposé (lipidique ou protéique), l'énergie nécessaire à la synthèse d'un gramme de tissu est différente. L'EA varie donc avec la composition de l'aliment ainsi qu'avec la composition du tissu déposé et est, de ce fait, un caractère semi quantitatif. Il est relativement facile de contrôler la composition de l'aliment, en revanche la composition corporelle varie entre autres avec le poids, l'âge et le potentiel génétique des individus.

Il est donc préférable d'utiliser une autre mesure que l'efficacité alimentaire, qui ne soit pas représentée par un ratio et qui permette de comparer les individus à des stades physiologiques différents.

1.2.2. Mesure de l'ingéré résiduel

La mesure proposée dans la littérature pour répondre à ces objectifs est l'IR qui correspond, comme nous l'avons évoqué précédemment, à l'écart entre l'ingéré réel et l'ingéré estimé pour les besoins nutritionnels de croissance et d'entretien des individus (Koch et al, 1963). Une sélection pour l'IR doit donc améliorer l'efficacité d'utilisation de

l'aliment sans diminuer l'appétit requis pour les objectifs de production (Mrode et Kennedy, 1993).

Deux méthodes peuvent être utilisées pour estimer les besoins nutritionnels. La première utilise des modèles nutritionnels établis à partir des besoins d'entretien et de production. Ces modèles sont nombreux et les paramètres qui les composent sont très divers *e.g.*, la quantité d'énergie métabolisable contenue dans l'aliment (Fan et al, 1995; Arthur et al, 2001b), le coefficient d'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable pour le gain et l'entretien calculé à partir de la densité énergétique de l'aliment (Robinson et Oddy, 2004) ou les quantités d'énergie requises pour l'accrétion de protéines et de lipides (Fowler et al, 1980; Hoque et al, 2006).

La seconde méthode prédit les besoins nutritionnels de manière empirique à partir des données propres à l'expérimentation en établissant la relation entre l'ingéré et les données de production (gain de poids, poids des œufs *etc.*, (Crews, 2005)). L'équation de régression multiple classiquement utilisée dans ce cas est la suivante : $y = \beta_0 + \beta_1 \times PM + \beta_2 \times GP + IR$, où y est l'ingéré, β_0 est l'ordonnée à l'origine de la régression, β_1 est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le poids métabolique, PM est le poids métabolique exprimé en grammes, β_2 est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le gain de poids, GP est le gain de poids exprimé en grammes et IR l'ingéré résiduel également exprimé en grammes. Le principe est de compartimenter les quantités d'aliment ingérées entre les besoins d'entretien ($\beta_1 \times PM$) et de production ($\beta_2 \times GP$), la part d'ingéré restant correspondant à l'IR. Les quantités d'aliment requises pour les besoins d'entretien sont dépendantes du poids de l'individu et sont représentées dans l'équation par le poids métabolique qui correspond au poids de l'individu affecté d'une puissance comprise généralement entre 0,75 et 0,80, constante dérivée de la relation entre le métabolisme énergétique et le poids. Cette équation peut-être modifiée pour prendre en compte les besoins spécifiques d'un individu, compte tenu des productions attendues ou pour inhiber des réponses corrélées à la sélection indésirable. Ainsi, pour les poules pondeuses, le poids de l'œuf peut être ajouté au gain de poids dans l'équation. Chez le porc, un des problèmes majeurs de la production de viande est la production de lipides qui lui est associée car une amélioration de l'IR peut s'accompagner d'une augmentation de l'engraissement des individus s'il n'est pas contrôlé (Mrode et Kennedy, 1993). Pour limiter cet engraissement, un indice de la teneur en lipides de la carcasse (épaisseur de la couche sous-cutanée ou teneur en viande maigre de la carcasse) est ajouté à l'équation. L'ajout de cet indice permet une amélioration génétique de

l'efficacité d'utilisation de l'aliment sans modifier la teneur en lipides moyenne des individus. La modélisation de l'ingéré peut donc être modifiée par l'ajout d'un critère complémentaire et s'écrit alors sous la forme suivante : $y = \beta_0 + \beta_1 \times GP + \beta_2 \times PM + \beta_3 \times CC + IR$, où β_3 est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le critère complémentaire et CC le critère complémentaire (poids de l'œuf, indice de la teneur en lipides de la carcasse). Les paramètres de la modélisation de l'ingéré varient donc d'une espèce à l'autre, mais aussi d'une étude à l'autre, en fonction des spécificités de production et des contraintes expérimentales (disponibilité des données, structure d'élevage etc.). Néanmoins, quelle que soit l'espèce étudiée, on retrouve systématiquement les besoins d'entretien et de production dans l'équation de la prédiction de l'ingéré. Notons toutefois que, pour des animaux en croissance, considérer seulement le gain de poids pourrait être suffisant compte tenu du fait que, dans la majorité des cas étudiés, il explique plus de 70 % des variations génétiques de l'ingéré total (tableau 1).

Les expériences ayant comparé les deux méthodes d'estimation des besoins nutritionnels mettent en évidence de fortes corrélations génétiques et phénotypiques entre l'IR mesuré à partir des modèles nutritionnels et l'IR mesuré à partir des données expérimentales (corrélations génétiques et phénotypiques supérieures à 0,7 quelle que soit l'étude (Arthur et al, 2001b; Robinson et Oddy, 2004; Hoque et al, 2006)). L'IR estimé à partir des données propres à l'expérimentation étant plus facile d'utilisation, il est plus souvent utilisé que l'IR estimé par les modèles nutritionnels.

L'héritabilité de l'IR, estimée à partir des données expérimentales, est faible à modérée dans la majorité des études menées chez les vertébrés terrestres ($0,07 < h^2 < 0,45$; tableau 3). Il est donc possible de l'améliorer par sélection. De part son mode de calcul, l'IR est phénotypiquement indépendant du poids métabolique et du gain de poids (et des critères de production *e.g.* poids de l'œuf, indice de la teneur en lipides de la carcasse ; (Kennedy et al, 1993). Cette propriété revêt une importance toute particulière dans l'étude des variations inter-individuelles puisqu'elle permet de comparer les performances d'individus de poids différents. En revanche, la régression qui estime l'ingéré étant phénotypique, l'IR n'est pas forcément génétiquement indépendant du poids métabolique et des critères de production (Kennedy et al, 1993). Néanmoins, il ressort de l'ensemble des études réalisées chez les vertébrés terrestres que les corrélations génétiques entre le gain de poids et l'IR sont soit faibles, soit affectées d'erreurs standards importantes ne permettant de pas de conclure quant à la signification de la relation (tableau 3). Seules deux études rapportent une corrélation génétique modérée entre le gain de poids et l'IR

(Tixier-Boichard et al, 1995; Hoque et al, 2007a). Á l'inverse, la corrélation génétique de l'IR avec l'ingéré est généralement forte à modérée (tableau 3), les individus les plus efficaces étant ceux qui consomment le moins d'aliment. En conséquence, une sélection basée sur l'IR devrait diminuer l'ingéré de la population sans modifier ses performances de croissance. De plus, l'absence de corrélations génétiques significatives entre l'IR et les critères de production permet d'espérer une sélection combinée sur ces critères.

L'ensemble de ces remarques concernant l'héritabilité de l'IR et ses corrélations génétiques avec le gain de poids et l'ingéré ont été vérifiées dans les programmes de sélection sur l'IR conduits chez le bovin. Deux générations de sélection sur l'IR on conduit à la production d'individus consommant moins d'aliment et ayant des performances de croissance similaires (Arthur et al, 2004). Chez le porc, quatre générations ont également conduit à une amélioration génétique de l'IR. Les auteurs ont, toutefois, observé un gain de poids était légèrement inférieur pour les individus sélectionnés (Cai et al, 2008). Chez la poule pondeuse, 11 générations de sélection sur l'IR, (calculé en régressant le poids de l'individu, le gain de poids et le poids de l'œuf sur l'ingéré) sont parvenus à améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment en conservant une production de l'œuf stable (Tixier-Boichard et al, 1995). Enfin chez le lapin, une génération de sélection sur l'IR n'a pas réussi à améliorer significativement l'efficacité d'utilisation de l'aliment, les performances d'ingéré et de croissance étant restées similaires entre les individus sélectionnés pour ou contre l'IR (Larzul et de Rochambeau, 2005).

Il ressort de l'analyse des études réalisées chez les vertébrés terrestres que l'ingéré résiduel est, à ce jour, la mesure la plus pertinente pour décrire les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment des individus. Sélectionner sur ce critère est globalement efficace. Cette mesure pourrait donc servir dans l'étude des variations génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson.

2. Modalités pratiques de mesure des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson

Toutes les espèces de poissons, utilisées en aquaculture à ce jour, sont :

- Élevées et nourris en groupe ce qui rend difficile la mesure précise des quantités ingérées ;

- Caractérisées par une fécondation et un développement des œufs externes ce qui permet d'élaborer plus facilement des plans de croisement factoriels ou de produire des lignées d'individus tous génétiquement identiques.

Cette section fait état de ce que ces particularités impliquent pour l'étude de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation des aliments, en regard des stratégies employées chez les vertébrés terrestres. Il ne s'agit pas d'une analyse exhaustive. Elle mélange un état des lieux des connaissances concernant le métabolisme, le comportement et la génétique de ces espèces, selon un point de vue que l'on pourrait penser utilitariste. Il s'agit en fait de dériver les composantes principales avec l'objectif de définir une méthodologie optimale d'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et une logique de recherche des critères indirects. Il ne s'agit pas, à ce stade de l'étude, de réaliser une analyse fonctionnelle, mais de se doter des moyens de sélectionner des lignées divergentes sur lesquelles il sera ultérieurement possible d'approfondir nos connaissances.

2.1. Sources de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment

Les principales sources de variations qui peuvent influencer les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment des poissons sont d'ordre biotique ou liées aux conditions d'élevage.

2.1.1. Variations liées aux particularités biotiques

Les sources de variations biotiques majeures de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons sont la température interne, le poids et la composition corporelle.

Du fait de leur poïkilothermie, la vitesse de turnover métabolique des poissons est étroitement liée à la température de l'eau. Chaque espèce se caractérise en effet par un optimum thermique pour lequel sa croissance est maximale. L'accroissement de la température induit, chez toutes les espèces, une augmentation des besoins d'entretien. Á titre d'exemple, pour une carpe commune (*Cyprinus carpio*) de 80 g, lorsque la température de l'eau passe de 10 à 20°C, les besoins énergétiques d'entretien augmentent de 28 à 67 kJ par kg et par jour (Médale and Guillaume, 1999). Evidemment cet effet est variable suivant les espèces et leurs particularités métaboliques, néanmoins, comme ingestion et taux de croissance s'accroissent simultanément avec la température, l'efficacité d'utilisation de l'aliment ne se dégrade véritablement que pour des

températures extrêmes. Chez le touladi (*Salvelinus namaycush*) et la truite de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), l'EA est significativement plus faible lorsque la température de l'eau est de 6°C que lorsqu'elle est de 11 ou 15 °C (Gunther et al, 2007). Chez la truite arc-en-ciel (*Onchrynchus mykiss*), l'EA n'est pas modifiée lorsque la température de l'eau passe de 9 à 15°C, mais est significativement plus faible à 6°C (Azevedo et al, 1998). Or, dans cette même étude, l'augmentation de la température de l'eau de 9 à 15°C induit un accroissement de digestibilité de l'énergie ou de l'azote et de l'efficacité de la rétention en énergie. L'efficacité d'utilisation de l'aliment, parce que ce caractère est très global, reste relativement stable lorsque la température varie, si cette dernière reste dans un écart raisonnable autour de l'optimum thermique.

Le poids du poisson est un facteur de variation important. Comme la croissance des poissons est continue, poids et âge sont souvent liés. Chez la truite arc-en-ciel, le saumon atlantique (*Salmo salar*) et la truite de lac, l'EA diminue avec l'augmentation du poids des poissons (Azevedo et al, 2004a; Azevedo et al, 2004b). Cette diminution s'accompagne d'une plus faible efficacité de rétention en énergie et en azote. Ceci est expliqué par le fait que les petits poissons utilisent en proportion moins d'énergie pour couvrir leurs besoins d'entretien que les poissons plus gros ou plus âgés (Azevedo et al, 2004b). On retrouve les caractéristiques bien connues des vertébrés terrestres : l'énergie dépensée pour le métabolisme de base augmente avec le poids de l'individu (Bureau et al, 2002). Toutefois les effets attendus de l'évolution du poids sur les variations de l'EA chez les poissons ne sont pas dans des proportions comparables à ce que l'on connaît chez les vertébrés terrestres. En effet, chez les poissons, la part des besoins d'entretien reste très faible, en raison i) de leur poïkilothermie et ii) du fait que leur croissance se ralentit avec l'âge mais ne cesse jamais.

Un troisième facteur de variation réside dans la « qualité » du gain de poids dont la composition peut-être variable, comme chez les vertébrés terrestres. Même si la croissance des poissons ne cesse pas, la composition du gain, en termes de rapport du taux de protéines sur le taux de lipides de la carcasse, varie avec l'âge. Ainsi, à l'instar de ces derniers, l'adiposité de la carcasse augmente avec l'âge, du moins chez les salmonidés (Bureau et al, 2002). La composition du gain varie également selon l'espèce. On distingue, en effet, les espèces grasses qui stockent les lipides principalement dans le muscle (*e.g.* la sardine), les espèces maigres qui stockent leurs réserves lipidiques dans le foie ou le tissu adipeux péri-viscéral (*e.g.* la morue) et les espèces mixtes qui stockent de manière variable dans les deux compartiments (*e.g.* les salmonidés). Mais plus que le lieu de

stockage, c'est très certainement le rapport protéines / lipides de la carcasse qui peut influencer un caractère aussi global que l'efficacité d'utilisation de l'aliment. En effet, la synthèse de tissu protéique engendre un gain de poids plus important que la synthèse de tissus lipidique car l'accrétion d'une molécule de protéine s'accompagne de la fixation de trois à six molécules d'eau alors que l'accrétion d'une molécule de lipide se fait par substitution d'une molécule d'eau. Ceci plaide en faveur d'une meilleure efficacité d'utilisation de l'aliment chez les individus les plus maigres. Un tel constat a été fait pour les salmonidés, espèces chez lesquelles à efficacité de rétention en énergie comparable, les individus présentant une forte concentration en énergie dans leur carcasse utilisent plus d'énergie alimentaire par gramme de biomasse déposé (Bureau et al, 2002). Or, chez le saumon atlantique, une diminution du ratio lipides déposés / protéines déposées est associée à une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Azevedo et al, 2004a), qui peut être expliquée par un moindre coût énergétique de l'accrétion des lipides que des protéines. La relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la composition du gain n'est donc pas univoque, mais il faut noter que cette dernière varie avec d'autres facteurs, comme la qualité de l'aliment et le niveau de rationnement alimentaire (Bureau et al, 2006), qui s'ajoutent aux variations liées au poids (Bureau et al, 2002) et à la température de l'eau (Gunther et al, 2007).

Un autre facteur à considérer dans notre problématique est le degré de maturation dont l'effet sur les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment a été peu étudié malgré les quantités d'énergie mobilisée, par toutes les espèces, dans la production de gamètes. Ce phénomène induit une évolution de l'orientation du métabolisme énergétique et une augmentation des besoins en énergie qui impacte très certainement l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Shearer, 1994).

2.1.2. Variations liées aux conditions d'élevage

Trois facteurs évidents de variation de l'efficacité d'utilisation de l'aliment liés aux conditions d'élevage peuvent être listés ici : la charge en poissons dans les bassins d'élevage, la composition nutritionnelle de l'aliment, la restriction alimentaire.

En pisciculture, les poissons sont toujours élevés en groupe et souvent en densité élevée ce qui peut affecter la qualité de l'eau en diminuant la concentration en oxygène dissous et / ou en augmentant la concentration en ammoniaque, produit final du métabolisme chez les poissons (Ellis et al, 2002). Chez la truite arc-en-ciel, par exemple, une concentration d'oxygène dissous en dessous de 4-4,5 $mg.L^{-1}$ a un effet négatif sur l'ingéré,

la croissance et l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Alabaster et Lloyd, 1980). Une densité élevée en poissons accroît aussi le nombre et l'intensité des interactions sociales. Chaque groupe a sa propre hiérarchie (Huntingford, 2004) et, chez la truite arc-en-ciel par exemple, les rapports de dominance sont une source de stress pour les individus subordonnés (Pottinger et Pickering, 1992) qui affecte en retour leur ingéré. Chez la truite commune (*Salmo trutta*), une accélération du métabolisme est une réponse corrélée au statut de subordonné (Sloman et al, 2000) qui peut conduire à une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. D'une manière générale, plusieurs études ont mis en évidence une relation négative entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la densité de l'élevage (Mary and Sakthivel, 2007; Ridha, 2006; Wang et al., 2000a). Ainsi, plus encore que chez les vertébrés terrestres, l'étude des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment des poissons nécessite de contrôler la densité des élevages.

L'efficacité d'utilisation de l'aliment dépend évidemment de la composition qualitative de l'aliment. En pisciculture, la composition nutritionnelle de l'aliment peut être adaptée à l'espèce et au statut physiologique de l'individu. On constate, par ailleurs, une évolution de la composition de l'aliment pour tenir compte des préférences des consommateurs ainsi que des contraintes des industriels. Or, ces variations de composition alimentaire peuvent modifier l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Par exemple, il est bien connu qu'une évolution du ratio entre protéines et énergie digestibles de l'aliment affecte l'efficacité d'utilisation de l'azote (Einen et Roem, 1997; Azevedo et al, 2004b). Une valeur d'efficacité d'utilisation de l'aliment n'est donc valable que pour une composition alimentaire donnée.

Enfin, l'effet de la restriction alimentaire sur les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment est très controversé. Chez les salmonidés, alors que certaines études montrent une amélioration de l'EA lorsque les animaux sont nourris en dessous du niveau de la satiété (Storebakken et Austreng, 1987; Bureau et al, 2006), d'autres en revanche mettent en évidence que l'EA est maximal lorsque l'ingéré est maximal (Einen et al, 1995). Les différences de résultats obtenus nous indiquent donc que la relation entre l'EA et le rationnement serait fortement dépendante des conditions environnementales.

Les sources de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons sont nombreuses, une grande part est liée à l'environnement qui devra être contrôlée au mieux pour en limiter les biais. L'élevage en environnement commun, dès qu'il est possible, devrait permettre de minimiser l'effet d'une partie de ces variations.

2.2. La mesure de la variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'aliment

La difficulté majeure pour mesurer l'efficacité d'utilisation de l'aliment est de pouvoir mesurer l'ingéré réel.

2.2.1. Mesure de l'ingéré

Le fait que les poissons soient élevés en groupe rend la quantification précise des quantités ingérées difficile à l'échelle du groupe et impossible à l'échelle de l'individu ce qui a des implications considérables sur les moyens à mettre en œuvre pour estimer la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Mesure de groupe

Les mesures de groupe sont effectuées à l'échelle du bassin pris comme unité expérimentale. L'ingéré du groupe de poissons présents dans le bassin est mesuré en soustrayant la quantité d'aliment non ingéré à la quantité d'aliment distribué, l'aliment non ingéré étant récupéré dans un piège à fèces situé à la sortie d'eau du bassin (Helland et al, 1996). Lorsque la structure expérimentale ne permet pas de récupérer l'aliment non ingéré, les poissons peuvent être nourris minutieusement à la main jusqu'à satiété visuelle, pour éviter, sinon limiter au maximum, les pertes d'aliment. Néanmoins, les mesures de groupe impliquent d'élever les familles dans des bassins séparés et répliqués. Le nombre de familles testées dépendra donc de la taille du dispositif expérimental. De plus, cette mesure ajoute un effet environnement commun aux performances des poissons élevés dans le même bassin qui peut se confondre avec l'effet génétique et ainsi augmenter artificiellement le potentiel effet famille détecté.

Mesure individuelle

Pour mieux estimer les variations intra-familiales ou envisager des dispositifs plus conséquents d'évaluation des paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, il convient de la mesurer à l'échelle de l'individu. Quantifier l'ingéré individuel requiert un processus expérimental spécifique chez les poissons. L'une des solutions consiste à élever les poissons individuellement dans des bassins séparés. Dans un tel dispositif, cependant, l'effet des interactions sociales sur la performance des individus n'est pas pris en compte. Or, nous avons vu que ces interactions pouvaient affecter fortement l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Á ceci s'ajoute le fait que certaines espèces, comme la truite arc-en-ciel, supportent très mal le fait d'être isolées ce qui peut également fausser les estimations d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Une autre solution consiste à mesurer l'ingéré de chaque individu lorsqu'ils sont élevés en groupe avec une technique, que nous appellerons « rayons-X » (Talbot et Higgins, 1983). Son principe est le suivant : les poissons sont habitués à être nourris à satiété une seule fois par jour. Le jour de la mesure, l'aliment habituel est substitué par un aliment contenant des billes radio-opaques qui seront dénombrées dans le bol alimentaire de chaque poisson anesthésié et radiographié à l'issue du repas. Le nombre de billes, proportionnel à la quantité d'aliment ingéré par l'individu au cours du repas, permettra de mesurer ce que nous appellerons l'ingéré « instantané ». Cette mesure sera répétée dans le temps, et l'ingéré au cours d'une période expérimentale plus longue sera extrapolé en multipliant l'ingéré instantané moyen par le nombre de jours de la période considérée. Cette extrapolation fait que la technique des rayons-X n'est pas une mesure précise de l'ingéré mais une estimation.

2.2.2. Mesure de l'ingéré résiduel

Nous avons vu chez les vertébrés terrestres que l'IR était la mesure la plus pertinente pour caractériser l'efficacité d'utilisation de l'aliment et qu'il fallait, pour utiliser cette mesure, disposer d'un modèle qui prédise l'ingéré des individus.

Chez les salmonidés, il existe des modèles bioénergétiques qui prédisent les besoins énergétiques des individus à partir de leur gain en énergie, de leur besoin d'entretien et des pertes énergétiques par dissipation thermique, respiration et excrétion (Cho et Bureau, 1998). Les besoins (en grammes d'aliment) sont ensuite déduits de l'énergie contenue dans l'aliment. Les différentes équations du modèle utilisent comme variables le coefficient de croissance, le poids et la température. Ces modèles fournissent donc une prédiction de l'ingéré à l'aide de variables faciles à mesurer dans les conditions d'élevage, ce qui en fait un atout indéniable pour l'estimation de la variabilité génétique de l'IR. Toutefois, ils ne sont pas, à ce jour, suffisamment robustes pour être appliqués à toutes les espèces ou à toutes les piscicultures et les coefficients des équations du modèle doivent être réajustés à chaque condition d'élevage. Pour ce faire, les piscicultures doivent être équipées de structures permettant de qualifier et de quantifier les rejets des poissons ce qui est rarement le cas. Pour une estimation plus précise des besoins énergétiques, il existe aussi des modèles qui tiennent compte des différences d'efficacité énergétique d'accrétion des lipides et des protéines (Lupatsch et al, 2003; Azevedo et al, 2005). Mais, ces modèles demandent de connaître l'évolution des compositions corporelles, ce qui n'est pas facilement réalisable dans une pisciculture classique. De plus,

il semble que ces modèles ne soient pas, également, suffisamment robustes pour être appliqués à n'importe quel élevage (Azevedo et al, 2005). Pour utiliser ces modèles dans des programmes de sélection, il faudra donc avoir plus de recul et disposer de modèles plus universels.

Chez les poissons il n'existe donc pas de méthodologie totalement satisfaisante pour mesurer l'ingéré. Les modèles d'estimation de l'ingéré existants ne peuvent actuellement pas être appliqués dans différentes conditions d'élevage ni pour différentes espèces. De ce fait, ces modèle ne sont pas utilisables dans un programme de sélection généraliste pour améliorer l'ingéré résiduel et donc l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

2.3. Estimation de la variabilité génétique

Pour un caractère donné, la détection de variabilité génétique nécessite que le ratio variabilité génétique / variabilité environnementale soit suffisamment important. Pour maximiser ce ratio, deux solutions sont envisageables : on peut diminuer la composante environnementale ou augmenter la composante génétique. Grâce au mode de reproduction externe des poissons ainsi qu'à leur forte fécondité, les deux solutions sont accessibles. Nous pouvons ainsi : i) produire des clones par manipulation chromosomique pour limiter la part de variation environnementale dans les variations du caractère, ii) réaliser des croisements factoriels de grande ampleur pour créer des populations à large variabilité génétique.

2.3.1. Utilisation des clones

Chez les poissons, les clones peuvent être produits par gynogenèse ou androgenèse, le principe général est identique. Le matériel génétique d'un des deux parents est détruit avant la première division de l'œuf par une méthode chimique ou thermique et l'embryon se développe à partir du génome d'un seul des parents. Il est en général plus difficile, mais pas impossible, de détruire totalement le matériel génétique de la femelle. La gynogénèse est donc plus communément utilisée. Nous détaillons, ci-dessous, plus précisément l'obtention des clones gynogénétiques.

Les clones gynogénétiques sont obtenus après deux gynogenèses successives. La première, la gynogénèse mitotique, permet de créer des individus homozygotes à tous leurs locus à partir d'une femelle hétérozygote. La deuxième, la gynogénèse méiotique, permet « d'entretenir » les clones mitotiques. Ces deux techniques ont été décrites en détail

(Komen et Thorgaard, 2007). La gynogénèse mitotique implique plusieurs étapes : 1) l'ADN contenu dans les spermatozoïdes est fragmenté par rayonnement gamma ou ultra violets, 2) ces spermatozoïdes génétiquement inactivés sont fusionnés avec l'ovule non traité ce qui a pour effet d'activer, dans l'ovule, la deuxième division de la méiose et d'expulser le globule polaire, 3) le génome haploïde est rendu diploïde en inhibant la première division de mitose. Cette inhibition est classiquement réalisée par un traitement pression ou thermique. Les individus ainsi produit sont appelés « haploïdes doublés » (figure 1B). Si le parent est hétérozygote, les individus haploïdes doublés produits à partir du parent seront tous différents les uns des autres. Pour créer des lignées d'haploïdes doublés (ou clones homozygotes) à partir de ces individus, on a recours à la gynogénèse méiotique (figure 1C). Le principe est quasiment identique à celui de la gynogénèse mitotique : les spermatozoïdes sont d'abord inactivés puis utilisés pour féconder l'ovule. La principale différence est que, la formation d'embryons diploïdes se fait à la fin de la deuxième division de méiose, en empêchant le globule polaire de sortir de l'œuf et ce, par traitement pression ou thermique. Les lignées d'haploïdes doublés peuvent également être créées à partir de générations successives de gynogénèse mitotique, mais la gynogénèse méiotique est préférée à la gynogénèse mitotique car elle nécessite des conditions expérimentales moins traumatisantes pour les œufs. En effet, pour la truite arc-en-ciel, lorsque le traitement thermique est utilisé, la température adéquate pour la gynogénèse mitotique est de 31,5°C alors que celle de la gynogénèse méiotique varie entre 26 et 28°C. Ces plus faibles températures augmentent le taux de survie des œufs au traitement (Chourrout et Quillet, 1982; Quillet et al, 1991). Une fois les lignées de clones homozygotes produites il est possible de créer des lignées de clones hétérozygotes à tous leur locus en croisant des individus de lignées homozygotes. Les clones hétérozygotes présentent l'avantage d'être plus robustes aux conditions d'élevage.

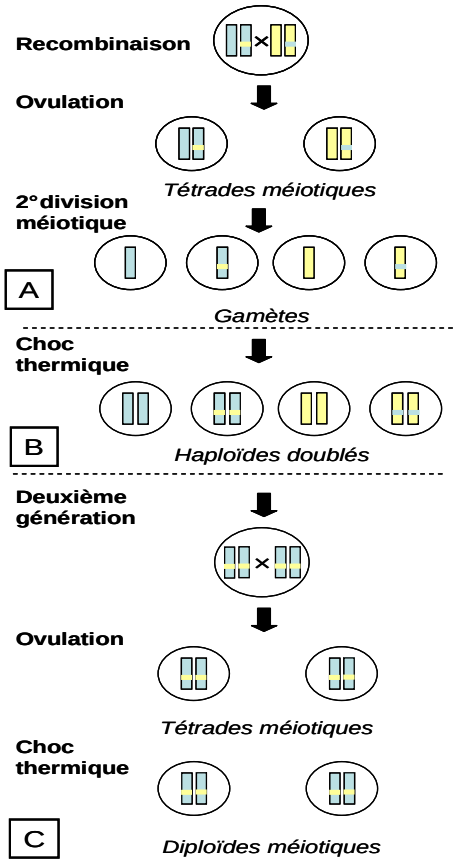


***Figure 1**. A. Méiose classique : recombinaison entre chromatides non sœurs, suivie par la première division de méiose produisant deux paires de chromatides sœurs. Ces paires de chromatides sont ensuite séparées au cours de la deuxième division de méiose pour produire quatre gamètes différents. B. Gynogénèse mitotique : inhibition de la première division mitotique créant des embryons homozygotes diploïdes. C : Gynogénèse méiotique : inhibition de la deuxième division de méiose produisant des diploïdes méiotiques. Si le parent est homozygote à tous ses locus, comme c'est le cas à la suite d'une gynogénèse mitotique, tous les descendants sont eux aussi homozygotes, d'après Komen et Thorgaard.*

Qu'ils soient homozygotes ou hétérozygotes, les clones sont des répétitions d'individus strictement génétiquement identiques. Au sein d'un même clone les variations génétiques sont donc nulles. La variabilité environnementale d'un caractère peut donc être simplement estimée en comparant les variations entre poissons issus d'un même clone. Les comparaisons inter-clones permettent de détecter la variabilité génétique. L'utilisation des clones permet aussi de multiplier facilement le nombre de mesures effectuées sur un individu génétique (*i.e*, un génotype). Ainsi, les performances d'un génotype pour un caractère donné peuvent être déterminées à partir d'un nombre important de mesures, ce qui améliore considérablement l'estimation des performances de ce génotype au caractère donné, limitant de ce fait les effets de la variation environnementale sur le caractère. Cette caractéristique des clones sera particulièrement utile pour appréhender la variabilité génétique des caractères fortement soumis aux variations environnementales, comme le comportement (Iguchi et al, 2001; Lucas et al, 2004), ou les mécanismes de résistance aux pathogènes (Quillet et al, 2007a) et, dans le cas qui nous intéresse, l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Enfin, un même clone peut être élevé dans différents environnements ce qui permet d'appréhender l'ampleur des interactions génotype x environnement.

2.3.2. Utilisation des plans de croisements

La reproduction externe chez les poissons permet de séparer la ponte des œufs d'une même femelle en plusieurs lots et de féconder chacun d'entre eux par un ou plusieurs mâles *in vitro*. Cette caractéristique permet de multiplier le nombre possible de familles produites à partir d'un même lot de géniteurs. Il est donc possible, pour estimer les paramètres génétiques, de recourir à des plans de croisement factoriels de grande ampleur (plusieurs dizaines de mâles et de femelles croisés entre eux) qui maximisent la variabilité génétique de la population d'étude. Les croisements factoriels permettent aussi d'estimer sans biais les effets génétiques additifs et de dominance et les effets maternels. La forte fécondité des poissons permet également d'obtenir, pour chaque famille produite, un grand nombre de descendants. Á titre d'exemple, les femelles matures de truite arc-en-ciel, de carpe commune et de bar (*Dicentrachus labrax*) produisent respectivement 1750, 100 000 et 300 000 œufs par kilogramme de poids vif (Refstie et Gjedrem, 2005). Cette forte fécondité des poissons permet également d'appliquer des pressions de sélection relativement fortes. En contrepartie, un faible nombre de géniteurs suffit à engendrer la génération suivante ce qui peut entraîner, si l'on ne veille pas aux plans de croisement, une augmentation rapide du taux de consanguinité dans la population. De tels plans de croisements factoriels ont déjà été utilisés avec succès pour estimer la variabilité génétique du poids et de la longueur chez plusieurs espèces d'élevage (truite commune, carpe, bar) (Vandeputte et al, 2002; Vandeputte et al, 2005; Dupont-Nivet et al, 2008).

L'utilisation de clones et de plans de croisement factoriel devrait permettre d'obtenir une meilleure précision des estimations des paramètres génétiques des caractères complexes tels que l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

2.4. Méthodes de sélection

La mise en place d'un programme de sélection dépend des possibilités de mesures du caractère et de son héritabilité (Fjalestad, 2005). Chez les poissons, compte tenu de leur fécondité élevée, trois modes de sélection peuvent être utilisés : massale, familiale ou combinée.

2.4.1. Sélection massale ou individuelle

La sélection massale est basée sur la performance propre des individus. Elle est largement répandue dans les programmes de sélection mis en place chez les vertébrés terrestres et

est la méthode de sélection la plus utilisée pour les espèces aquacoles (Fjalestad, 2005). La sélection individuelle n'est pertinente que lorsque l'héritabilité du caractère est forte à modérée, c'est-à-dire lorsque les variations du caractère ne sont pas trop dépendantes des variations environnementales. Dans le cas contraire, l'estimation de la valeur génétique des individus est fortement entachée par l'effet d'environnement. Un atout majeur de la sélection individuelle est qu'elle est peu coûteuse en individus et en structures expérimentales. En revanche, elle nécessite que le caractère à sélectionner puisse être mesuré sur l'animal vivant.

2.4.2. Sélection familiale

La sélection familiale est basée sur les performances moyennes des familles. L'efficacité de la sélection familiale est expliquée par le fait que les variations environnementales qui s'exercent sur le caractère sont lissées par la moyenne des performances des individus d'une même famille. Plus le nombre d'individus par famille est important, plus la moyenne phénotypique de la famille se rapproche de sa moyenne génétique. La sélection familiale est donc recommandée lorsque l'héritabilité du caractère est faible car elle permet de « tamponner » les variations environnementales. C'est le mode de sélection utilisé lorsque le caractère ne peut être mesuré sur l'animal vivant. La sélection familiale est un processus relativement simple. Cependant, son inconvénient majeur est qu'elle demande des structures expérimentales étendues et ne permet pas d'utiliser de fortes pressions de sélection du fait de la nécessité de conserver un nombre suffisant de familles pour constituer la génération suivante pour éviter une augmentation de la consanguinité.

2.4.3. Sélection combinée

La sélection combinée intègre l'ensemble des informations obtenues sur la population, à savoir la valeur génétique de l'individu, la valeur génétique des familles et les liens de parentés entre tous les individus, éventuellement obtenus sur plusieurs générations.

3. Bases de l'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson

Il n'existe que peu d'études sur l'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons et à l'instar des vertébrés terrestres, la première stratégie proposée a été d'analyser la réponse corrélée à la sélection pour la croissance. Cependant, en prévision d'une sélection plus directe, les paramètres génétiques de l'efficacité

d'utilisation de l'aliment ont été étudiés.

3.1. Réponse corrélée à la sélection pour la croissance

Chez les poissons, comme chez les vertébrés terrestres, la sélection sur la croissance peut indirectement améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Un moyen simple pour sélectionner sur la croissance est d'utiliser le poids comme critère de sélection. Il est facilement mesurable et constitue un intégrateur des performances de l'individu depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'au stade adulte. De ce fait, le poids (ou la longueur qui lui est étroitement corrélée et qui est plus facile à mesurer dans des conditions d'élevage) a été le critère le plus couramment utilisé pour estimer les paramètres génétiques de la croissance (tableaux 4 et 5). Chez le poisson, les données sur l'héritabilité du poids sont nombreuses. Les héritabilités estimées sont modérées et varient entre 0,2 et 0,4 selon l'espèce étudiée (tableau 4). Les réponses à la sélection sur ce caractère chez les salmonidés montrent un gain important, allant de 10 à 25 % par génération (tableau 5), ce qui est largement supérieur au gain obtenu chez les vertébrés terrestres (*e.g.* de l'ordre de 3 % chez les bovins). Cette différence est partiellement expliquée par les fortes pressions de sélection appliquées aux populations de poissons caractérisées par une très grande variabilité génétique. Toutefois, d'autres programmes de sélection menés chez la carpe commune ou le tilapia (*Oreochromis niloticus*), ont été nettement moins efficaces (Moav et Wohlfarth, 1974; Teichert-Coddington et Smitherman, 1988; Huang et Liao, 1990). Le manque de réponse à la sélection observé peut parfois être expliqué par l'utilisation d'un faible nombre de géniteurs (Chevassus et al, 2004) ou encore par l'effet dominant de facteurs environnementaux ou de pratiques d'élevage qui ne permettent pas aux individus performants d'exprimer pleinement leur potentiel.

***Tableau 4**. Héritabilité (h^2 ± erreur standard) du poids pour différentes espèces de poissons*

Espèce	h^2 poids	Auteurs
Truite arc-en-ciel	0,21	(Gjerde et Schaeffer, 1989)
Saumon atlantique	0,35 ± 0,10	(Rye et Refstie, 1995)
Saumon coho	0,30 ± 0,19	(Hershberger, 1992)
Saumon chinook	0,20 ± 0,10	(Winkelman et Peterson, 1994)
Omble chevalier	0,40 ± 0,19	(Nilsson, 1992)
Tilapia du Nil	0,14	(Bolivar et Newkirk, 2002)
Bar	0,38 ± 0,14<h^2<0,44 ± 0,14	(Dupont-Nivet et al, 2008)

***Tableau 5**. Réponse à la sélection pour le poids chez différentes espèces de poissons*

Espèce	Méthode de sélection	Poids moyen	Gain par génération (%)	Nombre générations	Auteurs
Truite commune	Individuelle	500 g	21,5	4	(Chevassus et al, 2004)
Truite arc-en-ciel	Combinée	4,0 kg	13	2	(Gjerde, 1986)
Saumon coho	Familiale	250 g	10,1	4	(Hershberger, 1992)
Saumon atlantique	Combinée	4,5 kg	14,4	1	(Gjerde, 1986)
Poisson chat	Individuelle	_	12-18	1	(Dunham, 1987)
Poisson chat	Familiale	67 g	20	1	(Bondary, 1983)
Tilapia du Nil	Intra familiale	30 g	12,4	12	(Bolivar et Newkirk, 2002)
Bar	Individuelle	390 g	23	1	(Vandeputte et al, 2009)

Chez le saumon atlantique et la limande japonaise (*Paralichthys olivaceus*), respectivement cinq et deux générations de sélection sur la croissance ont abouti à une amélioration de l'EA de 25 % et de 9 % respectivement (Thodesen et al, 1999; Ogata et al, 2002b). Le progrès de ces deux lignées a été estimé par rapport aux performances de poissons sauvages. Il est donc probable qu'une part de l'amélioration de l'EA constatée soit due aux effets de la domestication. Néanmoins, il demeure concevable que la sélection sur le poids ait aussi entraîné une amélioration de l'EA compte tenu des corrélations génétiques élevées pouvant exister entre le gain de poids et l'efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 6). Certains auteurs estiment en effet que chez les salmonidés une sélection sur le gain de poids avec une intensité de 1 (soit une pression de sélection de l'ordre de 35 %) pourrait améliorer l'EA de 8,4 % par génération (Kause et al, 2006b). Pour d'autres lignées, la sélection sur la croissance n'a pas modifié l'EA. C'est le cas de la dorade japonaise (*Pagrus major* (Ogata et al, 2002a)), les performances des

lignées sélectionnées étant là encore comparées à celles d'animaux sauvages, et pour la truite commune (Sanchez et al, 2001; Mambrini et al, 2004; Mambrini et al, 2006). Dans ce dernier cas, les performances des lignées sélectionnées ont été comparées à celles de lignées témoins domestiquées et entretenues dans les mêmes conditions d'élevage. Le seul effet mesuré a donc été celui de la réponse corrélée à la sélection. Le critère de sélection, comme le programme choisi, peuvent aussi être la cause de ces divergences au même titre que les conditions d'élevage pratiquées pendant le processus de sélection. On peut effectivement aisément imaginer qu'une sélection sur la croissance pratiquée dans des conditions d'alimentation restreinte n'aura pas le même impact sur l'EA que dans des conditions d'alimentation *ad libitum*. Enfin, il ne faut pas oublier que l'EA évolue aussi en fonction de la croissance, *e.g.* chez le saumon atlantique où la corrélation globale entre la croissance (TGC[1]) et l'EA est forte et positive (Thodesen et al, 2001)), mais tend à s'atténuer à partir d'un certain seuil de croissance jusqu'à ce l'EA atteigne un maximum. Ainsi, les différences entre les familles à fort et à faible potentiel de croissance peuvent s'estomper avec l'âge. Une sélection pour la croissance n'aboutit donc pas nécessairement à une amélioration de l'EA. Néanmoins, elle se traduit toujours par une augmentation des quantités ingérées par les poissons sélectionnés.

Compte tenu de la relation variable entre la croissance et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, il est risqué d'espérer une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment comme réponse corrélée à la sélection sur la croissance.

3.2. Paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment

Contrairement aux vertébrés terrestres, aucun programme de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment n'a encore débuté chez le poisson. Ceci traduit la grande difficulté à estimer et à utiliser les variations génétiques de ce caractère chez ces espèces. Nous avons vu, en effet, que les méthodes de mesure de l'ingéré des poissons n'étaient pas suffisamment fiables pour estimer la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Cependant, compte tenu de son importance économique et écologique, on trouvera plusieurs travaux visant à l'étude de ses paramètres génétiques en vue d'établir

[1] Taux de croissance thermique (TGC) $\frac{(P_f^{1/3} - P_i^{1/3})}{\sum T} \times 100$ où P_f est le poids final, Pi est le poids initial et ΣT est la somme des températures journalières comprises entre le début et la fin de la période de mesure

des stratégies de sélection. Pour mesurer l'ingéré des poissons, ces études ont utilisé les méthodes de mesures de groupe, de mesures individuelles par élevage séparé des poissons et par la technique des rayons-X.

Les premières estimations de l'héritabilité de l'EA ont été réalisées chez la truite arc-en-ciel à partir d'une mesure indirecte de l'ingéré : la consommation d'oxygène (Kinghorn, 1983). Dans ce cas, l'héritabilité de l'EA a été estimée proche de zéro ($h^2 = 0,03 \pm 0,10$), mais ces résultats sont sans doute biaisés par le fait que la consommation d'oxygène ne permet pas une estimation précise de l'ingéré.

Au fil des années, les protocoles se sont améliorés afin de mieux approcher l'ingéré réel des poissons et les premières estimations de la variabilité génétique de l'EA à partir de mesures directes de l'ingéré ont pu être réalisées avec des mesures de groupe. L'EA de groupe est calculée par le rapport entre le gain de poids du groupe et son ingéré total pendant la période de mesure. L'utilisation de cette technique a permis, chez le saumon atlantique (tableau 6), de montrer des différences significatives entre familles qui attestent de la présence d'une variabilité génétique conséquente pour ce caractère (Thodesen et al, 2001; Kolstad et al, 2004). Plus récemment la technique des rayons-X a été utilisée pour estimer la variabilité génétique de l'EA à partir de mesures individuelles de l'ingéré chez 70 familles de corégone (*Coregonus lavaretus*) (Quinton et al, 2007a). Dans cette étude, l'héritabilité estimée n'est pas significativement différente de zéro ($0,06 \pm 0,10$; tableau 6), mais ceci peut s'expliquer par le manque de précision des mesures d'ingéré avec les rayons-X.

Ces études nous montrent qu'il est possible de détecter de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment dans les populations de poissons d'élevage à partir d'une mesure de l'EA. Cependant comme nous l'avons vu chez les vertébrés terrestres, l'EA présente de nombreux inconvénients (représentation sous forme de ratio et dépendance du poids et de l'âge des individus) qui sont autant de freins à l'utilisation de cette mesure chez les poissons et on doit lui préférer l'IR.

Il existe, à notre connaissance qu'une seule étude sur la variabilité génétique de l'IR chez les poissons (Silverstein et al, 2005) où l'ingéré a été mesuré individuellement sur des poissons élevés dans des bassins individuels. L'IR de trois souches de truite arc-en-ciel domestiquées depuis plusieurs générations et de leur croisements a été étudié, l'ingéré étant prédit grâce à un logiciel (Fish Bioenergetic 3.0, Wisconson Sea Grant) qui utilise

comme variables les taux de croissance attendus, l'énergie métabolisable contenue dans l'aliment et la température de l'élevage. L'IR s'est révélé significativement différent entre les six souches de truite arc-en-ciel testées. Il est intéressant de constater qu'en utilisant le même protocole expérimental, mais en restreignant légèrement l'aliment (70-85 % de l'*ad libitum*), le même auteur n'a pu mettre en évidence de variabilité inter-souches pour l'IR (Silverstein, 2006). Ceci suggèrerait que les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment n'étaient mesurables que dans des conditions d'alimentation à satiété.

Il semble donc qu'il existe dans les populations d'élevage de poissons suffisamment de variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment pour mettre en place un programme de sélection. Néanmoins, aucune méthodologie n'est aujourd'hui totalement satisfaisante pour mesurer avec précision, et sur un grand nombre de génotypes, l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Trouver un critère indirect qui reflèterait les variations de ce caractère et permettrait de s'affranchir de la quantification de l'ingéré pourrait être d'un grand secours.

***Tableau 6**. Paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson. VG correspond à la variabilité génétique, R_p au coefficient de corrélation phénotypique et R_g au coefficient de corrélation génétique, les intervalles de confiance de ces paramètres correspondent aux erreurs standards. Les familles correspondent à des familles de pleins frères, excepté les 70 familles de corégone qui comprennent à la fois des familles de pleins frères et des familles de demi-frères*

Espèce	Mesure	Matériel biologique	Critère croissance	VG Efficacité utilisation aliment	VG Croissance	VG Ingéré	Corrélation Efficacité utilisation aliment / croissance	Corrélations Ingéré / gain de poids	Auteurs
Truite arc-en-ciel	Individuelle[a]	231 familles	Gain poids relatif	h^2 = 0,03 ±0,10	h^2 = 0,26 ± 0,12	h^2 = 0,41 ± 0,13	R_g = 0,80 ±0,26	R_g = 0,99 ± 0,10	(Kinghorn, 1983)
Truite arc-en-ciel	Individuelle	210 familles	Gain poids	ND	0,20 < h2 < 0,49	0,06 < h2 < 0,14	ND	0,86 < R_g < 0,96	(Kause et al, 2006b)
Saumon Atlantique	groupe	30 familles	TGC	*P* < 0,05	*P* < 0,05	*P* < 0,05	R_p = 0,79 ; *P* < 0,001	ND	(Thodesen et al, 2001)
Saumon atlantique	groupe	10 familles	Gain poids	*P* < 0,05	*P* < 0,05	*P* < 0,05	R_p = 0,60 ; *P* < 0,05	ND	(Kolstad et al, 2004)
Truite arc-en-ciel	groupe	50 familles	Poids	*P* < 0,05	ND	ND	ND	ND	(Henryon et al, 2002)
Truite arc-en-ciel	Groupe[b]	6 souches	TGC	*P* < 0,05	*P* < 0,05	*P* < 0,05	R_p = -0,31 ; *P* < 0,04	R_p = 0,64	(Silverstein, 2006)
Truite arc-en-ciel	Individuelle[b,c]	6 souches	Gain poids	*P* < 0,05	ND	ND	R_p = -0,38 ; *P* < 0,001	ND	(Silverstein et al, 2005)
Corégone	Individuelle[d]	70 familles	Gain poids	h^2 = 0,06 ± 0,10	h^2 = 0,26 ± 0,18	h^2 = 0,23 ± 0,15	ND	R_g = 0,97 ± 0,05	(Quinton et al, 2007a)

[a] estimation de l'ingéré par mesure indirecte de la consommation en oxygène des familles ; [b] efficacité d'utilisation de l'aliment estimée à partir de l'IR ; [c] poissons élevés en bassins séparés ; [d] ingéré estimé par la méthode des rayons-X, ND= non déterminé

3.3. Recherche de nouveaux critères indirects : le pari de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice

Nous avons cherché un critère indirect qui puisse être utilisé dans un programme de sélection de type massale car, comme nous l'avons vu, ce type de sélection fournit une réponse rapide sans nécessiter de dispositif expérimental lourd. Pour être intégré dans un tel programme, le critère indirect doit être facilement mesurable dans les conditions d'élevage sur un grand nombre d'individus vivants. L'idéal serait donc de trouver un critère qui refléterait les capacités des génotypes à utiliser plus ou moins efficacement l'aliment tout au long de leur cycle de vie dès leur plus jeune âge, qui soit peu coûteux et applicable à un grand nombre d'espèces.

Là encore, pour élaborer notre stratégie, nous nous sommes inspirés de l'expérience acquise chez les vertébrés terrestres et plus particulièrement des résultats démontrant chez les bovins que les besoins d'entretien expliquent une part significative des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment (Herd et al, 2004). La production de chaleur ou la perte en énergie en période de jeûne est classiquement utilisée pour approcher les besoins d'entretien (Bureau et al, 2002). Chez les poissons, elle se mesure en enregistrant la consommation d'oxygène des poissons évoluant librement dans leur bassin et à jeun depuis 3 à 7 jours (Kaushik et Médale, 1994; Cho et Bureau, 1995) ou bien en calculant la perte d'énergie corporelle subie pendant des périodes de jeûne (Cho et Kaushik, 1985). Ainsi, l'énergie consommée pendant une période de jeûne pourrait être utilisée comme critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Nous n'avons pas considéré l'enregistrement de la consommation d'oxygène car cette mesure nécessite l'élevage séparé des individus et donc un dispositif expérimental lourd pour caractériser le grand nombre d'individus requis dans un programme de sélection. Nous n'avons pas non plus retenu la mesure d'énergie corporelle car c'est un critère invasif qui limite les plans de sélection à une stratégie familiale. Par ailleurs, ces deux mesures requièrent un dispositif expérimental spécifique difficilement utilisable en pisciculture. La perte de poids pendant une période de jeûne peut, en revanche, être facilement mesurée. Même si c'est un caractère très global, les écarts-individuels pourraient être le reflet de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Certes, ce n'est pas une mesure précise des pertes énergétiques qui dépendent en partie du tissu dégradé (protéique, lipidique), mais cette mesure présente l'avantage d'être peu coûteuse

et d'être très intégratrice et donc susceptible de lisser les variations liées à l'environnement ou au statut physiologique des animaux. Par ailleurs, les poissons, ayant de faibles besoins en énergie, sont capables de supporter des périodes relativement longues de restriction alimentaire dans leur milieu naturel où ils sont régulièrement confrontés à des fluctuations de la ressource alimentaire. La perte de poids en période de jeûne, que nous appellerons « résistance au jeûne », est une mesure non invasive et présente tous les avantages requis pour être utilisée dans un programme de sélection massale. Elle pourrait être donc un critère pertinent pour évaluer les variations inter-individuelles des besoins d'entretien.

Mesurer la perte de poids en période de jeûne est une stratégie qui a été employée pour inférer les effets d'une sélection de la croissance sur l'utilisation de l'aliment chez plusieurs lignées de truite commune (Sanchez et al, 2001). Les lignées sélectionnées et témoin ont montré des pertes de poids comparables après des périodes de jeûne de 56 jours. Ces lignées avaient des besoins en entretien comparable (Mambrini et al, 2004) et présentaient des efficacité d'utilisation de l'aliment similaires quelles que soient les conditions expérimentales (Sanchez et al, 2001; Mambrini et al, 2004; Mambrini et al, 2006).

Lorsque l'aliment est à nouveau disponible dans le milieu, les poissons sont capables de rattraper le retard de croissance causé par la période de jeûne, en accélérant leur prise de poids par un phénomène de croissance compensatrice. Celle-ci est réalisée majoritairement par une augmentation de l'ingestion (Russell et Wootton, 1992; Jobling et al, 1993; Hayward et al, 1997; Wang et al, 2000b; Nikki et al, 2004; Ali et Jauncey, 2004), et / ou par une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Quinton et Blake, 1990; Russell et Wootton, 1992; Broekhuizen et al, 1994; Jobling et Baardvik, 1994; Boujard et al, 2000; Maclean et Metcalfe, 2001). Il semblerait donc qu'il existe une relation étroite entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et les capacités de croissance compensatrice. La croissance compensatrice a été observée chez les poissons à tous les stades de vie (juvéniles, immatures, matures) et pour un grand nombre de taxa (salmonidés, cyprinidés, sparidés, cichlidés, gadidés etc., (Ali et al, 2003)). Elle semble donc être une caractéristique universelle des poissons. Ce caractère facilement mesurable sur un grand nombre d'individus, présente donc toutes les qualités requises pour être la cible d'un programme de sélection.

Notre pari, à la base de ce travail de thèse, est que les variations de pertes de poids en période de jeûne et de gains de poids lors d'une période de réalimentation peuvent être des indicateurs des variations inter-individuelles ou inter-familles de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Il est important de noter que, dès lors que les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment reflètent des variations des besoins pour l'entretien et / ou des variations d'efficacité à déposer de nouveaux tissus, ces deux critères sont complémentaires et devront donc être conjointement intégrés dans la caractérisation du critère indirect.

La résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont des caractères complexes dont les variations sont fortement influencées par des facteurs environnementaux. Chez l'omble chevalier (*Arctic charr*), la résistance au jeûne varie en premier lieu avec la température (Jobling et Baardvik, 1994). Chez le bar, elle varie aussi avec le passé nutritionnel de l'individu (Boujard et al, 2004) et est évidemment corrélée au poids en début de période de jeûne. Chez la truite arc-en-ciel, l'intensité des pertes de poids en période de jeûne est variable dans le temps : les pertes de poids sont plus faibles après un ou deux cycle de jeûne et de réalimentation (Nikki et al, 2004; Blake et al, 2006). La croissance compensatrice, elle, est fortement influencée par la durée et la sévérité du jeûne. Plus la restriction alimentaire est sévère ou plus la durée du jeûne est longue, plus le taux de croissance en période de réalimentation sera important ou plus il faudra de temps à l'animal pour recouvrer son poids (Quinton et Blake, 1990; Farbridge et al, 1992; Whitledge et al, 1998; Saether et Jobling, 1999; Qian et al, 2000; Wang et al, 2000b; Blake et al, 2006). Il existe également un « seuil » de perte de poids au dessous duquel la croissance compensatrice n'est pas induite (Russell et Wootton, 1992) qui laisse supposer que le statut physiologique n'a pas été suffisamment altéré pour déclencher les mécanismes de croissance compensatrice (Wu et al, 2003). Á l'inverse, lorsque le jeûne est trop sévère, les dégâts occasionnés peuvent être trop importants pour que les individus puissent entamer une croissance compensatrice. Chez la truite arc-en-ciel, l'intensité de la croissance compensatrice est aussi soumise aux variations de la qualité de l'aliment distribué (aliment à haute, 20,4 kJ^{-1}, ou basse, 16,2 kJ^{-1}, teneur en énergie digestible) avant la phase de jeûne (Boujard et al, 2000). Enfin, chez les salmonidés les interactions sociales peuvent aussi influencer les performances de croissance compensatrice lorsque l'alimentation des individus subordonnés est restreinte par les individus dominants (Jobling et Koskela, 1996; Maclean et Metcalfe, 2001).

L'étude des variations génétiques de la résistance au jeûne, de la croissance compensatrice et de leur corrélation avec l'efficacité d'utilisation de l'aliment nécessite donc un protocole robuste permettant de limiter au maximum l'effet des variations environnementales.

Par ailleurs, il convient de définir une mesure des gains et pertes de poids qui permette d'étudier les variations inter-individuelles de ces caractères au cours de cycle de jeûne et de réalimentation. Les variations de poids brutes sont extrêmement dépendantes du poids initial et empêchent donc toute comparaison entre individus de tailles différentes. Différents modèles mathématiques ont été développés pour décrire la croissance des poissons.

Longtemps, on a utilisé le taux de croissance spécifique (ou specific growth rate, SGR) qui fait l'hypothèse que la relation entre le gain de poids et le temps est logarithmique

$$\text{SGR} = \frac{Ln(P_f) - Ln(P_i)}{nombre_{jours}} \times 100$$

où $Ln(P_f)$ est le logarithme du poids final, $Ln(P_i)$ est le logarithme du poids initial et $nombre_{jours}$ est le nombre de jours compris entre le début et la fin de la période de mesure. Ce modèle présente l'inconvénient de surestimer le gain de poids dans la prédiction de la croissance (Bureau et al, 2002; Bureau et al, 2006). Par ailleurs, le SGR reste dépendant du poids ce qui rend difficile les comparaisons entre individus de tailles différentes (Bureau et al, 2002). Tout ceci indique que la fonction logarithme ne décrit pas de manière pertinente la croissance des poissons. Le SGR ne semble donc pas un modèle adéquat pour mesurer nos critères indirects. Il semble que la croissance des poissons soit mieux représentée par une fonction de type racine cubique (Iwama et Tautz, 1981), le coefficient de croissance journalier (ou daily growth rate, DGC) se décrivant par la formule suivante :

$$\text{DGC} = \left(\frac{P_f^{1/3} - P_i^{1/3}}{nombre_{jours}} \right) \times 100$$

où P_f est le poids final et P_i est le poids initial. Le DGC permet de comparer la croissance des poissons à des intervalles de temps différents pourvu que la température de l'eau reste constante dans le temps et entre les groupes de poissons étudiés. Lorsque la température de l'eau fluctue, on utilise alors le taux de croissance thermique (ou thermal growth rate, TGC) qui prend en compte les variations de température de l'eau :

$$TGC = \frac{(P_f^{1/3} - P_i^{1/3})}{\sum T} \times 100$$

où ΣT est la somme des températures journalières comprises entre le début et la fin de la période de mesure. Le TGC présente l'avantage de pouvoir comparer la croissance des poissons de tailles différentes, sur des intervalles de temps et de température variés. Le TGC apparait comme une mesure appropriée des pertes et gains de poids associés au jeûne et à la réalimentation. En revanche, le TGC ne peut pas être utilisé pour n'importe quel stade de développement. Chez la truite arc-en-ciel, par exemple, l'exposant 1/3 du modèle de croissance ne décrit de façon pertinente la croissance des poissons qu'entre 20 et 500 g. La croissance des poissons présentant un poids supérieur ou inférieur à cette fourchette est mieux décrite par des exposants différents de la racine cubique (Dumas et al, 2007). Il reste néanmoins à prouver que les variations de poids en période de jeûne et de réalimentation suivent une fonction de type racine cubique.

Le coefficient de croissance thermique permet d'étudier les variations inter-individuelles de poids de poissons de tailles variées et élevés à des températures différentes. Il peut être utilisé pour caractériser les variations individuelles de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice.

4. Objectifs et stratégies

L'objectif de ce travail de thèse est donc de tester la pertinence de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice comme critères indirects de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons, dans le but de fournir les bases à de futurs programmes de sélection sur ce caractère. Il nécessitera un travail préliminaire pour mettre au point un protocole permettant d'estimer de manière précise les paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour ce faire, nous avons donc cherché à répondre à cinq questions :

- Est-il possible de mettre en évidence de la variabilité génétique pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment à partir d'individus élevés en groupe ?

- La résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont-ils des critères pertinents, en d'autres termes les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment

sont-elles génétiquement corrélées aux variations de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ?

- Sélectionner des poissons sur la base de différences d'efficacité d'utilisation de l'aliment peut-il avoir un impact sur la composition corporelle du poisson produit ?

- Les relations entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects, mises en évidence chez une espèce d'intérêt piscicole, sont-elles à nouveau observées chez une autre espèce d'intérêt piscicole ?

- Dans le cas où elles seraient corrélées à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont-elles suffisamment héritables pour être utilisées comme critères indirects dans un programme de sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment ?

Le caractère mesuré

L'IR a été choisi comme mesure de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ce choix sous entend d'avoir établi, pour l'espèce étudiée, des modèles d'estimation de l'ingéré comme c'est le cas chez les vertébrés terrestres. Comme il n'existe que très peu de modèles chez les poissons, nous avons choisi d'estimer l'ingéré théorique à partir des modèles simples établis chez les vertébrés terrestres qui prennent en compte le poids métabolique et le gain de poids.

Les espèces étudiées

Les différentes espèces constituant le groupe des téléostéens ont des caractéristiques extrêmement variées tant en termes zootechniques qu'en termes physiologiques et les résultats trouvés sur une espèce ne sont pas nécessairement applicables à d'autres espèces. Pour produire un protocole ou des stratégies qui puissent être adaptés à différentes espèces d'élevage, nous avons donc choisi de travailler sur deux espèces très différentes pour répondre à nos objectifs :

- La truite arc-en-ciel parce que c'est l'espèce la plus domestiquée et produite en France (50 000 tonnes par an) et pour laquelle nous disposons d'une large collection de clones homozygotes développée dans notre laboratoire (INRA, Jouy-en-Josas) (Chourrout et Quillet, 1982; Quillet et al, 1991). La truite arc-en-ciel est un salmonidé d'eau douce domestiqué depuis une centaine d'années, à croissance rapide qui atteint

400 g après approximativement un an d'élevage. Son optimum thermique de croissance se situe aux alentours de 16°C et son EA moyenne est de 1,2.

- Le bar parce que c'est l'espèce marine la plus produite en France et parce que c'est une espèce qui possède aujourd'hui encore une large variabilité génétique (des géniteurs sauvages sont régulièrement utilisés pour « rafraîchir » le pool génétique des populations d'élevage et expérimentales). En outre, un protocole de plan de croisements factoriels de grande ampleur produisant plus de 300 familles le même jour a été élaboré dans notre station expérimentale (Ifremer, Palavas-les-Flots). Le bar est un serranidé d'eau de mer récemment domestiqué (quelques dizaines d'années), à croissance relativement lente (deux ans pour atteindre un poids de 400 g). Son optimum de croissance se situe aux alentours de 25°C et son EA moyenne est de 0,8.

Les protocoles utilisés pour répondre aux cinq questions posées

Est-il possible de mettre en évidence de la variabilité génétique pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment à partir d'individus élevés en groupe (chapitre 2) ?

Pour estimer l'efficacité d'utilisation de l'aliment d'individus élevés au sein d'un groupe, nous avons utilisé la technique des rayons-X pour mesurer l'ingéré individuel. Pour minimiser la part de variation d'origine environnementale qui entache cette méthode et être en mesure de mettre en évidence une part significative de variabilité génétique pour le caractère d'efficacité d'utilisation de l'aliment, nous avons choisi de coupler cette technique à l'utilisation des clones de truite arc-en-ciel qui permet une meilleure caractérisation des performances des génotypes. Nous avons utilisé 10 clones hétérozygotes que nous avons considérés comme 10 « individus » génétiques. Tous les clones ont été produits le même jour et élevés en mélange dans les mêmes conditions environnementales (température, qualité de l'eau, densité et régime alimentaire) pour limiter leurs effets éventuels sur l'IR au moment de la mesure. Nous avons individualisé tous les poissons par puce électronique et mesuré individuellement leur ingéré et leur gain de poids. L'IR des 10 clones hétérozygotes a été estimé à partir de ces données.

La résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont-ils des critères pertinents, en d'autres termes les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont-elles génétiquement corrélées aux variations de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (chapitre 2) ?

Pour répondre à cette question, les 10 clones ont ensuite été soumis à deux cycles de trois semaines de jeûne alternées par trois semaines de réalimentation afin d'étudier les corrélations génétiques entre les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment et les

critères indirects choisis. La durée du jeûne a été ajustée à trois semaines pour observer une réponse à la restriction alimentaire sans provoquer de mortalité. Le deuxième cycle jeûne / réalimentation a été effectué pour tester la stabilité de ces critères indirects. Pour une meilleure précision des corrélations, les mesures d'IR, de croissance compensatrice et de résistance au jeûne ont été réalisées sur les mêmes poissons. Ici encore, les clones ont été utilisés pour répliquer le nombre de mesures par « individu » génétique, ce qui affine la caractérisation des performances pour ces deux caractères et améliore la précision de l'estimation de la corrélation génétique entre l'IR et les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice.

Sélectionner des poissons sur la base de différences d'efficacité d'utilisation de l'aliment peut-il avoir un impact sur la qualité du poisson produit (chapitre 3) ?

Pour répondre à cette question nous avons : i) mesuré les capacités de rétention en protéines et en lipides de quatre clones divergents pour leur efficacité d'utilisation de l'aliment et ii) comparé leur composition corporelle à leur efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour sélectionner quatre clones se différenciant par leur efficacité d'utilisation de l'aliment, les 10 clones ont été élevés en bassin séparé pour contrôler leur alimentation (un clone par bassin) et restreints (70%) dans leur alimentation. Les 10 clones ont été caractérisés pour leur performance d'efficacité d'utilisation de l'aliment, puis soumis à deux cycles de jeûne et de réalimentation de trois semaines. Des mesures de groupes (une mesure par bassin) ont été effectuées. Dans cette expérience, l'ingéré des poissons étant fixé par notre protocole, il ne nous semblait pas adéquat d'utiliser l'IR et nous avons donc utilisé l'EA pour caractériser les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Les relations entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects, mises en évidence chez une espèce d'intérêt piscicole, sont-elles à nouveau observées chez une autre espèce d'intérêt piscicole (chapitre 4) ?

Nous avons produit 2000 poissons issus de 328 familles de pleins et de demi-frères, en croisant huit femelles avec 41 mâles et nous les avons élevés dans le même bassin pour contrôler les effets de l'environnement. Ne pouvant pas mesurer l'efficacité d'utilisation de l'aliment de chacune de ces familles, nous nous sommes basés sur la corrélation génétique estimée entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects mise en évidence chez les clones de truite pour mettre au point notre stratégie. Nous avons individualisé tous les poissons par puce électronique et avons caractérisé leur résistance au jeûne et leur croissance compensatrice en les soumettant à deux cycles de trois semaines de jeûne alternées par trois semaines de réalimentation. Nous avons ensuite sélectionné

quatre groupes divergents selon une combinaison de ces critères indirects, les avons élevés dans trois bassins répliqués par groupe et avons caractérisé leur IR à l'aide de mesures d'ingéré et de gain de poids de groupe (une mesure par bassin). Avec cette expérience, la relation établie entre l'IR et les critères indirects n'a donc été estimée qu'à partir de 12 points (quatre groupes multipliés par trois réplicats). Nous avons conduit en parallèle une seconde expérience au cours de laquelle nous avons étudié l'IR individuel de 48 poissons de chacun de ces quatre groupes. Leur ingéré a été estimé par la technique des rayons-X, les individus des quatre groupes ayant été élevés en mélange dans quatre bassins répliqués (12 poissons de chaque groupe par bassin). Les variations inter-groupes d'IR ont été comparées entre les deux expériences.

Dans le cas où elles seraient corrélées à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont-elles suffisamment héritables pour être utilisées comme critères indirects dans un programme de sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment (chapitre 5) ?

Parmi les 2000 poissons produits, 1300 ont été assignés à leurs parents à l'aide de marqueurs microsatellites pour estimer les héritabilités de nos critères indirects. Les corrélations phénotypiques et génétiques entre deux périodes successives de jeûne ou deux périodes successives de réalimentation ont été également estimées pour tester la stabilité dans le temps de ces deux caractères.

L'originalité de notre étude réside dans la complémentarité des deux espèces modèles utilisées, la truite arc-en-ciel et le bar, dont les lignées sont respectivement élevées à l'INRA et à l'Ifremer. Nous nous sommes efforcés, dans la limite des contraintes imposées par nos deux modèles biologiques, d'appliquer le même protocole aux deux espèces : pour chaque espèce les mesures d'efficacité d'utilisation de l'aliment ont été faites par des mesures de groupe et par des mesures individuelles, avec systématiquement un élevage des poissons en mélange et séparés. Enfin pour les deux espèces, les mesures d'efficacité d'utilisation de l'aliment et de critères indirects ont toujours été effectuées sur les mêmes animaux.

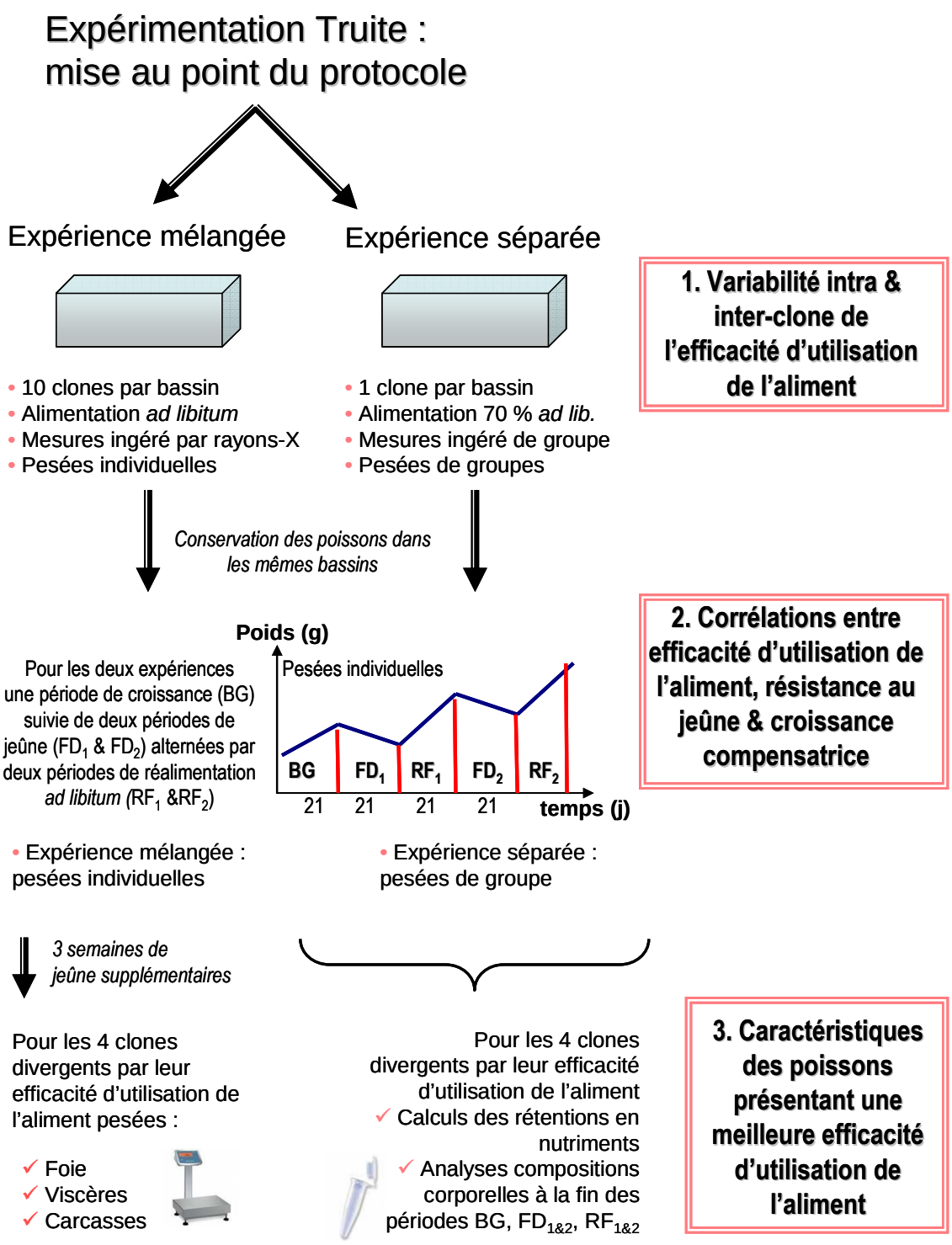


***Figure 2**. Protocole de l'expérimentation conduite chez la truite*

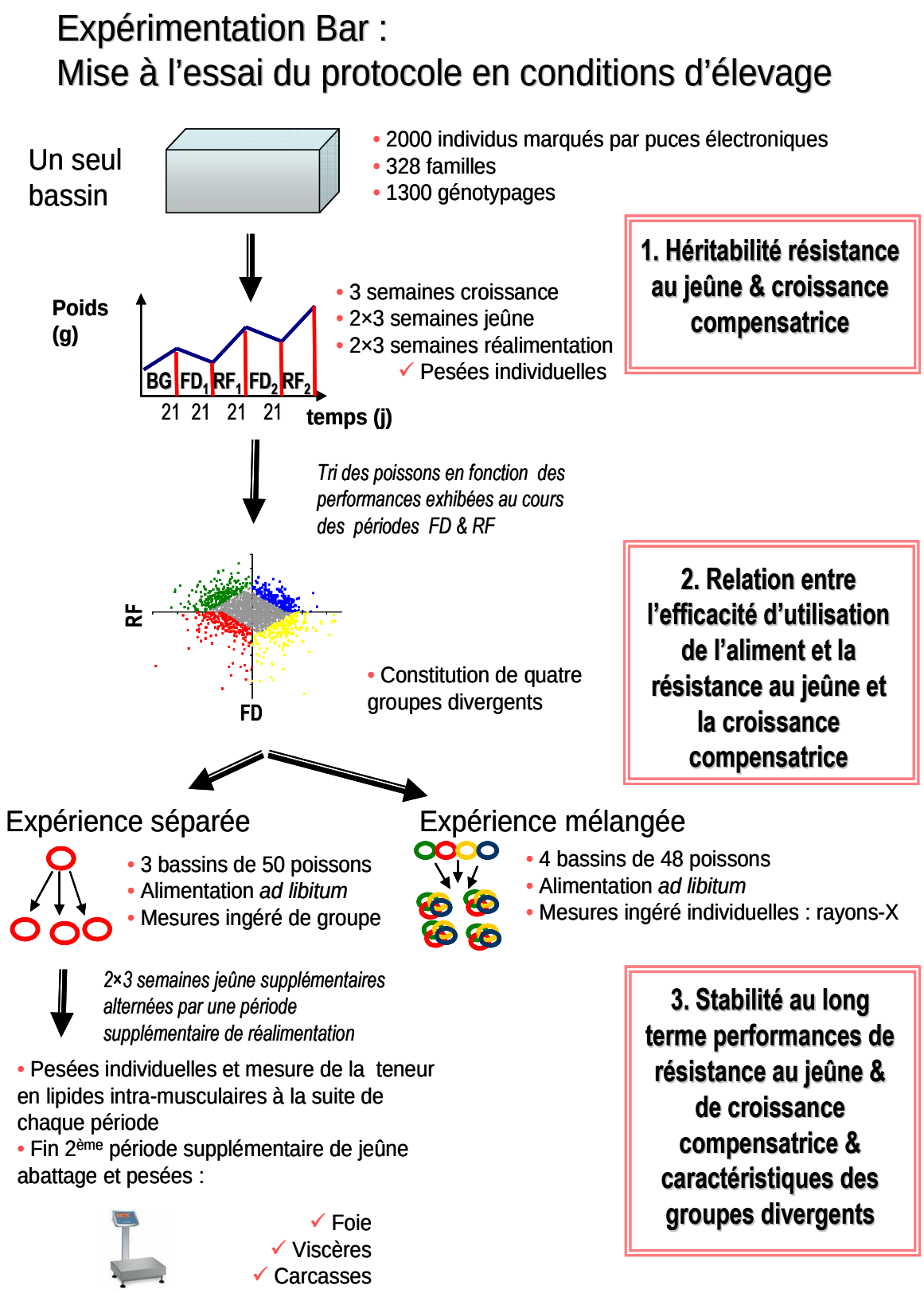


***Figure 3**. Protocole de l'expérimentation conduite chez le bar*

CHAPITRE 2 : DETECTION DE LA VARIABILITE GENETIQUE DE L'EFFICACITE D'UTILISATION DE L'ALIMENT ET IDENTIFICATION DE CRITERES INDIRECTS

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication : Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria, L. Grima, , E. Quillet, T. Boujard, C. Robert-Granié, B. Chatain, et M. Mambrini., 2008, Genetic Selection Evolution 40:607-624.

1. Présentation de l'étude

L'objectif de ce chapitre est de s'assurer de la faisabilité d'un programme de sélection pour l'ingéré résiduel (IR) à partir de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice comme critères indirects. Il vise donc, dans un premier temps, à mettre en évidence de la variabilité génétique pour l'IR dans les conditions d'élevage et, dans un deuxième temps, à mesurer les corrélations génétiques entre l'IR et nos critères indirects.

Pour estimer la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, nous avons mis à profit l'association entre la technique des rayons-X et les clones de truites arc-en-ciel. Nous avons élevé 10 clones hétérozygotes dans six bassins répliqués (sept individus par clone et par bassin). Nous avons considéré ces 10 clones comme 10 individus génétiques. En d'autres termes, toutes les mesures effectuées sur les poissons d'un même clone ont été considérées comme les répétitions de mesures d'un même individu. Ceci nous a permis de considérablement augmenter le nombre de mesures enregistrées par « individu », et donc de mieux caractériser les performances de ces « individus » pour des caractères fortement soumis aux variations environnementales, comme le sont l'IR, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice. Les poissons ont été soumis à deux phases expérimentales successives. Nous avons, au cours de la première phase expérimentale (jours 255 à 298 après fécondation), mesuré individuellement l'ingéré (trois mesures d'ingéré instantané ont été réalisées) et le gain de poids de chaque poisson, préalablement marqué par puce électronique, afin de caractériser leur performance d'IR. L'ingéré des poissons en pleine croissance est très fortement corrélé au gain de poids. C'est pourquoi lors de l'estimation de l'IR, nous avons modélisé l'ingéré des poissons uniquement à partir du gain de poids. La relation ingéré / gain de poids a ainsi été décrite à partir de plus de 300 données. Puis, lors de la seconde phase expérimentale (jours 317 à 343 après fécondation), nous avons enregistré, pour chaque poisson, les variations individuelles de poids au cours de périodes successives de jeûne et de réalimentation. Ces variations de poids ont alors été mises en relation avec les performances d'IR afin d'étudier les corrélations génétiques entre ces caractères. Les performances des clones au cours de ces deux phases sont présentées dans les tableaux 7 et 8.

***Tableau 7**. Moyenne du poids (BW, g), de l'ingéré instantané mesuré à l'aide des rayons-X (FI, g), du gain de poids entre les jours 255 et 298 après fécondation (BWG, g), de l'ingéré cumulé sur la même période (CI, g) et de l'ingéré résiduel également mesuré entre les jours 255 et 298 (RFI), de 10 clones de truite arc-en-ciel. Les indices du poids et de l'ingéré correspondent au jour de mesure*

Clone	BW^{255}	BW^{277}	BW^{298}	FI^{255}	FI^{277}	FI^{298}	BWG	CI	RFI
1	$94,1^{b}$	$137,8^{c}$	$190,0^{c}$	$1,49^{abcd}$	$1,56^{b}$	$2,17^{bc}$	$95,9^{d}$	$71,8^{b}$	$0,00^{bc}$
2	$94,4^{b}$	$137,4^{c}$	$190,0^{c}$	$1,86^{a}$	$1,98^{a}$	$3,10^{a}$	$95,6^{d}$	$96,9^{a}$	$0,58^{a}$
3	$69,2^{f}$	$109,5^{f}$	$155,5^{e}$	$1,25^{cd}$	$1,31^{b}$	$1,43^{e}$	$86,3^{f}$	$55,6^{b}$	$-0,18^{bc}$
4	$74,5^{e}$	$112,3^{ef}$	$151,4^{e}$	$1,18^{d}$	$1,55^{b}$	$1,55^{de}$	$76,9^{g}$	$59,5^{b}$	$0,09^{bc}$
5	$75,2^{e}$	$116,3^{e}$	$170,7^{d}$	$1,51^{abcd}$	$1,27^{b}$	$2,06^{bcd}$	$95,5^{d}$	$68,5^{b}$	$-0,16^{bc}$
6	$102,4^{a}$	$153,4^{b}$	$208,0^{b}$	$1,80^{ab}$	$1,40^{b}$	$1,78^{cde}$	$105,6^{b}$	$71,0^{b}$	$-0,16^{bc}$
7	$105,5^{a}$	$161,1^{a}$	$230,4^{a}$	$1,56^{abcd}$	$1,99^{a}$	$2,77^{a}$	$125,0^{a}$	$89,8^{a}$	$-0,05^{bc}$
8	$79,2^{d}$	$121,7^{d}$	$169,5^{d}$	$1,87^{a}$	$1,33^{b}$	$1,70^{cde}$	$90,3^{e}$	$69,2^{b}$	$-0,01^{bc}$
9	$103,8^{a}$	$153,3^{b}$	$204,6^{b}$	$1,62^{abc}$	$1,43^{b}$	$1,66^{cde}$	$100,8^{c}$	$63,1^{bc}$	$-0,28^{c}$
10	$83,2^{c}$	$125,0^{d}$	$173,9^{d}$	$1,41^{bcd}$	$1,31^{b}$	$2,28^{b}$	$90,6^{de}$	$68,7^{b}$	$0,12^{b}$

***Tableau 8**. Moyenne des taux des croissance de 10 clones de truite arc-en-ciel, réalisés entre le jour 255 et 298 après fécondation ($TGC^{255-298}$), entre le jour 317 et 353 après fécondation (TGC_{BG}), pendant deux périodes de jeûne de trois semaines ($TGC_{FD1\&2}$) alternées par deux périodes réalimentation de trois semaines ($TGC_{RF1\&2}$)*

Clone	$TGC^{255-298}$	TGC_{BG}	TGC_{FD1}	TGC_{RF1}	TGC_{FD2}	TGC_{RF2}
1	$0,21^{d}$	$0,13^{d}$	$-0,05^{bc}$	$0,25^{b}$	$-0,06^{ab}$	$0,31^{b}$
2	$0,21^{d}$	$0,16^{b}$	$-0,05^{cd}$	$0,28^{a}$	$-0,07^{c}$	$0,34^{a}$
3	$0,23^{c}$	$0,18^{a}$	$-0,06^{e}$	$0,28^{a}$	$-0,07^{b}$	$0,32^{b}$
4	$0,20^{e}$	$0,09^{f}$	$-0,04^{a}$	$0,22^{d}$	$-0,05^{a}$	$0,25^{d}$
5	$0,22^{d}$	$0,15^{c}$	$-0,05^{bc}$	$0,24^{bc}$	$-0,06^{ab}$	$0,26^{d}$
6	$0,24^{b}$	$0,13^{d}$	$-0,06^{e}$	$0,23^{cd}$	$-0,06^{bc}$	$0,28^{c}$
7	$0,25^{a}$	$0,15^{bc}$	$-0,06^{e}$	$0,25^{b}$	$-0,08^{d}$	$0,30^{c}$
8	$0,22^{d}$	$0,11^{e}$	$-0,04^{b}$	$0,22^{d}$	$-0,06^{bc}$	$0,25^{d}$
9	$0,21^{d}$	$0,12^{d}$	$-0,05^{d}$	$0,23^{cd}$	$-0,06^{bc}$	$0,28^{c}$
10	$0,22^{d}$	$0,13^{d}$	$-0,05^{bc}$	$0,25^{b}$	$-0,06^{bc}$	$0,32^{b}$

Tableaux 7 et 8 : Les moyennes présentant des indices différents sont significativement différentes après le test de Newman et Keuls (P<0,05)

Les résultats montrent une part de variabilité génétique significative de l'IR de l'ordre de 23 % de la variabilité phénotypique. Á l'issue de ces deux phases expérimentales nous avons montré que, pris séparément, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice

n'étaient pas significativement corrélées à l'IR. En revanche, un critère composite intégrant ces deux performances expliquerait 59 % des variations de l'IR. Ces résultats prouvent qu'il est possible d'améliorer génétiquement l'IR en utilisant la résistance au jeûne et la croissance compensatrice comme critères indirects. Ils soulignent également l'importance de considérer conjointement la résistance au jeûne et la croissance compensatrice dans la caractérisation du critère indirect. En fin de chapitre, une analyse critique de notre protocole sera présentée. Trois points seront discutés : l'utilisation de trois mesures d'ingéré instantané pour estimer l'ingéré, l'utilisation des clones pour estimer la variabilité génétique et, enfin, le choix de notre modélisation de l'ingéré.

2. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria

GENETIC VARIABILITY IN RESIDUAL FEED INTAKE IN RAINBOW TROUT CLONES AND TESTING OF INDIRECT SELECTION CRITERIA

Laure GRIMA[a,c*], Edwige QUILLET[a], Thierry BOUJARD[a], Christèle Robert-Granié[b], Béatrice CHATAIN[c], Muriel MAMBRINI[a]

[a]INRA, UR 544 Génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France
[b]INRA, UR 631 Station d'Amélioration Génétique des Animaux, BP 52627, 31320 Castanet-Tolosan, France
[c]Ifremer, Station d'aquaculture expérimentale, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-flots, France

* Corresponding author: laure.grima@jouy.inra.fr; tel: 0033-01 34 65 29 77; fax: 0033-01 34 65 23 90

Short title: selection for residual feed intake in fish

Abstract – Little is known about the genetic basis of residual feed intake (RFI) variation in fish, as this trait is highly sensitive to environmental influences, and feed intake of individuals is difficult to measure accurately. The purpose of this work was *i)* to assess the genetic variability of RFI estimated by an X-ray technique, and *ii)* to develop predictive criteria for RFI. Two predictive criteria were tested: loss of body weight during feed deprivation and compensatory growth during re-feeding. Ten heterozygous rainbow trout clones were used. Individual intake and body weight were measured 3 times, at 3 week intervals. Then, individual body weight was recorded after two cycles of 3 weeks of feed deprivation followed by 3 weeks of re-feeding. Ratio of the genetic variance to the phenotypic variance was found high to moderate for growth, feed intake, and RFI (VG/VP = 0.63 ± 0.11, 0.29 ± 0.11, 0.29 ± 0.09 respectively). The index integrating performances achieved during deprivation and re-feeding periods explained 59 % of RFI variations. These results provide a basis for further studies on the origin of RFI differences, and the indirect criteria are good candidates for future selective breeding programs.

Key-words: rainbow trout / clone / residual feed intake / indirect criteria / selection

1. INTRODUCTION

In farmed animals, food represents at least 50 % of production costs. The improvement of feed efficiency (the ratio of wet mass gain to feed intake) is therefore an important target for cost reduction. In addition, feed efficiency enhancement would lead to a reduction in environmental loading, particularly in the case of activities such as fish farming where effluents can directly impact the environment. Among the possible means of improving feed efficiency, selective breeding is considered to be a promising method. Cultured fish populations are likely to have high genetic potential for improvement through breeding, as most of the species presently reared have been only recently domesticated. Selection for growth using family or individual selection in fish can lead to a 10 to 20 % gain in body weight per generation [6, 12], which is a far greater level of progress than that achieved in terrestrial, endothermic vertebrates. In salmonids, the main correlated response to selection for growth is increased feed intake capacity [27, 39], which is probably due to the high correlation between these two traits [30, 36]. On the other hand, the effect of growth selection on feed efficiency is disputed. While Thodesen *et. al.* and Kause *et al.* found that rapid growth in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) was related to high feed efficiency [38, 21], Mambrini *et al.* did not detect any improvement of feed efficiency when selecting brown trout (*Salmo trutta*) for growth gain [27]. Hence at least in brown trout, selection on growth does not obligatory leads to a feed efficiency improvement. A specific strategy is therefore needed to develop effective selection programs for feed efficiency in fish.

In endothermic land vertebrates, residual feed intake (RFI) is generally used to study the determinants of feed efficiency. The calculation of RFI uses a model to predict expected consumption. The difference between actual consumption and expected consumption of an individual over a given weight gain interval is calculated to give a residual, the RFI, for each animal tested. RFI is thought to be a better measurement than feed efficiency itself, mainly because it is not a ratio. If a ratio is used, it is not possible to distinguish whether any improvement in feed efficiency has resulted from a decrease in feed intake, from an increase in weight gain or from a modification of both variables. Moreover, the ratio confounds the variability of intake and gain, both of which are highly sensitive to environmental variation [13]. In cattle, pigs, lambs and chickens, the heritability of RFI lies between 0.2 and 0.4, and the genetic correlation with feed efficiency is moderate to high (-0.23 to -0.66) [9, 17, 37, 41]. In chickens, selection on RFI has clearly resulted in significant improvement of feed efficiency [4]. In fish no selection program on feed efficiency or RFI has yet been put into action, and little is known about

the genetic components of this trait. The major reasons for this lie in the difficulties encountered in the measurement of feed intake and in the variability of these two traits. Indeed, as fish are generally reared in large groups in tanks, this makes it difficult to obtain accurate measurements of the individual intake and explains why the literature on this subject is rare in fish compared with other species.

The first estimation of genetic parameters for feed efficiency was obtained for rainbow trout; fish were reared in individual aquaria, and feed intake was indirectly estimated from oxygen consumption [22]. Under such conditions, feed efficiency showed no substantial genetic component (heritability 3 ± 10 %; [22]). However feed intake was measured very imprecisely, which could have masked important effects. Inter-family variations in feed efficiency was, however, detected [23, 40] in Atlantic salmon reared in separate family tanks, where feed distribution and waste were accurately measured [14]. However, the family effect might have been overestimated because within-family variance could not be estimated. In a recent study, rainbow trout from 6 different strains were reared in individual aquaria and their voluntary intake measured by accurate visual observation of the pellets ingested by each fish. RFI was calculated as the difference between the intake observed and the intake predicted from a bioenergetic model [35]. The differences between cross-types indicated a significant genetic component for RFI [35]. The accuracy of estimations obtained with this strategy might be impaired by the fact that the social interactions were not considered, even though these can be a major cause of individual variation [18]. An estimate of the feed intake of an individual fish within a group can be obtained from X-ray images of fish supplied food containing a suitable dense marker [5, 19, 29]. The weakness of this approach is the low repeatability of estimated feed intake (from 0.09 to 0.32 in rainbow trout): a minimum of 3 repeated records seems to be needed in order to buffer day-to-day variation and accurately describe the intake *versus* gain relationship [20]. However, even with 5 measurements, estimates of feed efficiency heritability remained low (6 ± 10 %) [33].

In fish, the difficulties of measuring individual RFI performances have prevented accurate estimations of individual genetic values. Selection schemes directly targeting RFI, like those commonly used in land vertebrates are therefore expected to be challenging in fish. Predictive criteria for RFI would be precious tools for fish breeding programs, where it would then be necessary to design alternative selection strategies based on indirect criteria.

The objectives of the present study were *i)* to assess the genetic variability of RFI using X-ray technique to estimate individual feed intake and clone, a biological material, that enabled multiply measurements per genotype, and *ii)* to explore the relative merits of

potential indirect criteria for predicting RFI: weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding.

Isogenic clonal lines have been successfully developed in rainbow trout by chromosome set manipulation using gynogenesis techniques [10, 24, 32]. Clones are repetition of individual strictly genetically identical, and genetic variability within a clone is consequently null. Clones are therefore an excellent tool for studying genetic variability of traits, such as RFI, which are highly sensitive to environmental variation. Indeed clones enable the number of measurements per genotype to be increased and hence improve the accuracy of mean genotype value estimation.

For our choice of indirect criteria to test, we explored traits likely to reflect variations in maintenance requirements and metabolic efficiency, because in land vertebrates several studies demonstrated that these capacities are significantly correlated with RFI genetic variations [16]. We also needed these to involve only non-invasive measurements that could be easily recorded in rearing conditions. Two traits were chosen for assessment: loss of body weight during a period of feed deprivation and subsequent gain in body weight after a re-feeding period. Loss of weight during feed deprivation was chosen because it is assumed to be proportional to the maintenance requirement [8, 25]. Compensatory growth was chosen as it has been shown to be associated with variations in RFI [26]. Moreover we assumed that these two traits reflect protein turn over rate.

The validity of these indirect criteria was analysed through between clone variations in RFI and between clone correlations of RFI with body weight loss and gain during successive periods of feed deprivation and re-feeding.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Experimental animal production and management

Ten heterozygous clones of rainbow trout (*Onchorynchus mykiss*) were obtained by mating females and males from different homozygous clonal lines, developed at the Gournay-sur-Aronde INRA fish farm [32]. To avoid maternal effects further differentiating the clones, all the females used belonged to a single clone. Male breeders (XX sex reversed females) were chosen that were not related to the female clone used. The ova of 7 females were pooled, and then divided into 10 batches. Each batch was fertilized with the milt of a single male. All fertilizations were performed on the same day. The homozygous status of each breeder was checked using 4 and 9 microsatellite markers for the dams and sires, respectively.

The 10 clone progenies were incubated separately in the hatchery of the Gournay-sur-Aronde INRA fish farm. After hatching, each clone was reared in two tanks (approximately 850 fish per tank, 50 L flow-through tanks). Fish were fed a commercial pelleted feed, provided in excess by automatic feeders (12 hours. day^{-1}) until the beginning of the experiment.

The experiment was started when the fish reached a mean body weight of 7.5 g (182 days post fertilization: dpf). Forty-two fish of each clone were randomly and equally picked from the two tanks and split among 6 tanks of 50 L in a balanced factorial design (7 fish per clone per tank, 70 fish per tank). All fish were individually weighed and tagged (PIT-Tag®). They then underwent two successive experimental phases: the first (from 255 to 298 dpf) aiming to detect genetic variability for RFI, the second (from 317 to 443 dpf) aiming to test the relevance of the indirect criteria.

The water temperature followed the seasonal variations in the river supplying the farm, ranging from 7°C to 16°C during the experiments. Mortality was recorded throughout the entire experimental period.

2.2. Recorded traits

During the first experimental phase, food eaten by each fish during a "one-day meal" (corresponding to the 4-hour daily feeding) was measured at 3 points in time at intervals of 3 weeks. Individual body weight gain (BWG) was also recorded over the whole period. The cumulative individual intake (CI) over the first phase was then calculated, and the residual feed intake (RFI) estimated from the relationship between BWG and CI. During the second experimental phase, the body weight after 5 weeks of growth, loss of body weight after 3 weeks of feed deprivation period (G_{fd}), and body weight after 3 weeks of re-feeding (G_{rf}) were recorded (over two cycles for feed deprivation and re-feeding). Fish were fed a commercial pelleted feed (Skretting 48 % protein, 24 % lipid according to the manufacturer) by automatic feeder, in slight excess of the usual daily ration.

2.2.1. First experimental phase: recording of residual feed intake

The individual feed intake during a one-day meal was measured using an X-ray technique [28], and fulfilling the prerequisites described in [19]. This implied that *i*) the length of time between the start of feeding and X-ray did not exceed the digestion time, *i.e.* no feed came out the stomach, *ii*) the time interval between two successive estimates was sufficient to allow the complete evacuation of the markers from the gut.

This experiment lasted 43 days, during which one-day meal intake was measured 3 times: at 255 dpf, 277 dpf, and 298 dpf. Feed distribution lasted 4 hours a day during the whole experimental phase. An even staggering of an hour between feeding times was applied between tanks to ensure an identical delay between the end of the feeding period and the X-rays. On the days when estimates were made, the fish were fed as usual but the commercial feed was replaced by a labeled diet containing 1 % lead glass ballotini beads (Sillibeads type H, 450-600 µm, DLO Equipment, Belgium). These beads had been mixed into ground feed, which was then re-pelleted. Half an hour after the end of the feed distribution, the fish were anaesthetized (2-phenoxy-ethanol 0.4 mL. L^{-1}), individually identified using a PIT-Tag reader (PRD-60, Réseaumatique, Conches, France or www.reseaumatique .fr), weighed to the nearest 0.1 g and X-rayed (TR 80/20 portable X-ray, Todd Research, UK, 80V-20A, 1 s exposure).

Ballotini present in the stomach were then counted visually on the radiographs. Individual one-day meal feed intake was calculated from a reference calibration curve developed from previously known weights of labeled feed and their ballotini content (N = 19; R^2 = 0.99).

The following variables were calculated:

- CI (g) = mean one-day meal intake × 43 days

Where the mean one-day meal intake is the mean of the feed intakes recorded at 255, 277, and 298 dpf.

- BWG (g) = final body weight – initial body weight

Where the final body weight (BW) is the BW at 298 dpf and initial BW is the BW at 255 dpf.

The determination coefficient of the regression line of CI on BWG, estimated from all the individual data, was significantly different from 0 (R^2 = 0.22; $p < 0.001$). The regression equation was used to predict individual feed intake and RFI was calculated for a given fish as the difference between the measured and predicted feed intake. On the contrary of what is commonly performed is land vertebrates, the RFI equation did not include the metabolic body weight, because the determination of the metabolic body weight equation would have required heavy experimental protocol which did not seem to be necessary due to the isometric shape of the current regression.

2.2.2. Second experimental phase: testing potential indirect criteria

After a 5 week period of growth (g; from day 317 to day 353), fish were submitted to a 3 week period of feed deprivation (*fd1*; from day 353 to day 373), immediately followed by

a 4 week period of re-feeding (*rf1*; from day 374 to day 401) during which they were fed *ad libitum* as during the basic growth period. Then, a second round of 3 weeks of feed deprivation (*fd2*; from day 402 to day 423) and 3 weeks of re-feeding (*rf2*; from day 424 to day 444) was applied. We called the first period of 5 weeks growth basic growth to avoid confusions between this period and the compensatory growth.

Fish were individually weighed at the beginning and at the end of each period of feed deprivation or re-feeding and the thermal growth coefficient (*G*) was calculated. This variable corrects for the effects of the initial body weight. In assuming that the influence of temperature of growth is linear, this variable also corrects for the effects of the temperature [7].

- Thermal growth coefficient (*G*) = $\frac{(W_f^{1/3} - W_i^{1/3})}{\sum T}$

Where W_f and W_i are the body weight at the end and start, respectively, of the considered period, and $\sum T$ is the sum of temperatures during this period. Growth rates will be referred to as G_g, G_{fd1}, G_{rf1}, G_{fd2}, and G_{rf2}.

2.3. Statistical analyses

2.3.1. Data set

ANOVA and ANCOVA, multiple linear regression, and correlations were performed using the GLM, REG and CORR procedures of SAS (SAS Inst., Inc., Cary, NC), respectively. We checked the assumption of residual homoscedacity, as well as the independence of the variance from the mean. Variance components and clone genetic values were estimated using Asreml [11].

RFI analyses were performed on 365 fish only, rather than 420. For 55 fish, data were not available on one of the three intake measurements because these fish had moved on the X-radiographic plate making it impossible to count the number of ballotini in their stomachs.

Analyses were made on all 6 tanks for the first experimental phase, but only on 5 tanks for the second experimental phase because of heavy mortality in one tank due to technical reasons.

2.3.2 Validation of X-ray measurements

To test if the feed intake measurements recorded with the X-ray technique were stable through time we performed phenotypic correlation between two feed intake records using all individual data. We also calculated the repeatability of the intake measurements

as described in [20], where the repeatability, $r = 1 - V_{Es}/(V_{Es} + V_{Eg})$, V_{Es} being the within-individual variance arising from repeated measurements and V_{Eg} the between individual variance, the standard error was calculated as described by Becker [2].

2.3.3 Between clone variation

The clone effect was tested on all recorded traits (BW, CI, RFI, and growth rate, *G*) using the following analysis of variance model:

- $Y_{ijk} = \mu + clone_i + tank_j + clone_i * tank_j + e_{ijk}$

Where Y_{ijk} is an individual fish, μ is the estimated mean of the population, $clone_i$ is the random clone effect, $tank_j$ is the random tank effect, $clone_i * tank_j$ is the interaction between the clone and tank effect, and e_{ijk} the residual. Clone genetic values of BW, CI, RFI and *G*, were obtained as solutions from the best linear unbiased prediction analysis using the Asreml software. When using Asreml, BW, CI and RFI were tested separately, while the *G* were tested in a multi-trait analysis to take into account that the *G* were calculated using repeated body weight measurements of the same fish. All the fish issued from the same clone were included as the replication of the same animal. The genetic and phenotypic components of CI, RFI and indirect criteria were assessed with Asreml, using a model including clone as random effect and tank as fixed effect. For each trait, the genetic component of CI, RFI and indirect criteria variability was calculated by dividing the genetic variance by the phenotypic variance (*VG*/*VP*). The genetic component obtained included both additive and dominance effects, this latter effect could not be estimated because of the experimental breeding design which only used one dam.

2.3.4. Between clone correlations

The correlation between indirect criteria and RFI was assessed to determine whether they would make suitable predictive criteria. All correlations were calculated using the clone's genetic value obtained with the Asreml software. Indirect criteria were tested separately and in combination (*i.e.* composite criteria). G_{fd1} and G_{fd2} genetic values were combined as were the genetic values of G_{rf1} and G_{rf2} to test whether for loss of weigh during feed deprivation and for compensatory growth, the use of the both periods improved the prediction of RFI. In addition, G_{fd1} and G_{rf1} genetic values were combined, as were the genetic values of G_{fd2} and G_{rf2}, to test: *i)* whether one period of feed deprivation/ re-feeding was more predictive than the other, *ii)* whether for each period the use of both criteria improved the prediction of RFI. Finally all the *G* criteria were summed to estimate the degree of prediction achieved when all periods were taken into account. To improve the degree of prediction of all the composite indirect criteria (*i.e.* $G_{fd1} + G_{rf1}$, $G_{fd2} + G_{rf2}$,

$G_{fd1} + G_{fd2}$, $G_{rf1} + G_{rf2}$, and $G_{fd1} + G_{rf1} + G_{fd2} + G_{rf2}$), weighting coefficients were assigned to the *G* genetic values. These weighting coefficients were estimated by performing multiple linear regression of all the *G* on RFI, using the method of maximum R-square improvement. Clone genetic values were used to perform the multiple linear regressions. Correlations between RFI and weighted indirect criteria were then calculated. Genetic and phenotypic components of the weighted indirect criteria were estimated using the same analyses as those used for the other predictive criteria.

The stability of the potential indirect criteria through time was tested by calculating correlations between a clone's genetic values in the two periods of feed deprivation and the two periods of re-feeding.

3. RESULTS

In the 5 survival tanks, at the end of the experiment, survival ranged between 98 and 100 % depending on tank with no clone effect. Clones exhibited different growth ability during the first experimental phase and differing capacities for compensatory growth after feed deprivation during the second phase (Fig. 1).

The repeatability of the one-day meal feed intake was low 0.13 ± 0.06, as well as the phenotypic correlations between the different one-day meal feed intakes were low (Tab. I), underlining the need for repeated measurements. The correlations were nevertheless significant, except for the one between the first and the second records.

3.1. Between clone variability for residual feed intake

Significant clone and tank effects were found for BW and FI on each experimental day (Tab. II), with between clone variation representing 63% of the phenotypic variance of the initial BW (Tab. III). Significant differences between clone and between tanks were also found for the CI, and BWG (Tab. II), between clone variation representing 29% of the phenotypic CI variance. Substantial between clone variations was found for RFI as well (Tab. II). The interaction between the clone and tank effects was very close to the significance, we therefore have performed a likelihood ratio test on this interaction with PROC MIXED. The results showed that we can not reject the null hypothesis (absence of significant interactions). The model with interaction between clone and tank effects showed as in the Table II, a strong clone effect on RFI. When, therefore, for a weight gain of 100g, the mean CI of the populations was 105g, the RFI varied between –11.1 g for the most efficient clone and 26.6g for the least efficient clone. Between clones variations in

RFI represented 23 % of the total phenotypic variation (Tab. III). A positive genetic correlation was found between the RFI and CI (R = 0.755; P = 0.012), meaning that the fish that ate the most had the lowest RFI.

3.2. Validity of indirect criteria

No mortality was recorded during the second experimental phase (*i.e.* 100 % survival) indicating that fish overcame the feed deprivation and re-feeding without any major problem. During feed deprivation, fish weight loss was 4.38 % and 5.44 % on average during the first and second challenges respectively (clone means of G were -0.050 and -0.065 during the first and second feed deprivation periods respectively). Fish growth rate G, which was 0.136 during the initial growing phase, increased by 1.8 to 2.1 times during re-feedings (clone means of G were 0.245 and 0.292 during the first and second re-feeding periods respectively). A strong correlation was found between the genetic values G_{fd1} and G_{fd2}, measured in the first and the second periods of feed deprivation (R = 0.93; $p < 0.001$), and between Gr_{f1} and Gr_{f2} (R = 0.95; $p < 0.001$).

The genetic component of variation for loss of weight during feed derivation and compensatory growth were significantly different from 0 (between 0.32 and 0.51, Tab. III).

Whether they were taken separately or in combination, neither the G during feed deprivation nor the G during re-feeding was significantly correlated with RFI (Tab. IV). Nevertheless, having combined the two periods of feed deprivation markedly improved the proportion of RFI variations predicted. Moreover re-feeding periods seemed to be better correlated with RFI than were feed deprivation periods. For both the first and second period, the integration and weighting of G_{fd} and G_{rf} improved the proportion of RFI variation explained. The first period explained RFI variation slightly better than the second one. The best predictive criterion was that where all the G genetic values were combined in a single index (Fig. 2). Weighting coefficients of G_{fd} were larger in absolute value than those of the G_{rf}, probably because weight loss during feed deprivation was proportionally less than weight gain during re-feeding.

Finally, it is important to note the basic growth G_g (*i.e.* the growth period recorded after the characterization of RFI) is not correlated with RFI.

4. DISCUSSION

The present study has demonstrated substantial genetic-based variation of RFI in rainbow trout. The use of clones allowed a buffering of environmental and/or the methodological variations in the trait, such as those arising from day-to-day discrepancies

in intake measured with the X-ray technique. We found a positive relationship between RFI and feed intake (Fig. 2), which is in line with the negative phenotypic correlation generally found between feed efficiency and feed intake [36]. RFI did not co-vary with initial body weight (data not shown), thus guaranteeing that RFI differences measured between clones were not due to initial differences in body weight (which would have implied variable maintenance costs [25]). Moreover in the present study, there was no correlation between RFI and growth, indicating that in rainbow trout high growth is not strongly correlated with elevated RFI. All these results considered together suggest there is genetic variability in metabolic efficiency.

Overall we estimated that the genetic variation of RFI explained 23 % of the total phenotypic variation, and was significantly different from 0. This result is not surprising since genetic variability for feed efficiency is commonly observed in terrestrial endothermic vertebrates [31]. However because of the genetic structure of our population (genetically identical fish, a single common dam for all individuals), this value can not be compared with data found in the literature. Few studies have assessed genetic variability of feed efficiency in fish [15, 21, 23, 33, 35, 39]. Among these only one gives precise differences in RFI among families and individuals [36]. In this study, inter-individual RFI variations were measured on 40 fish held individually; fish body weight varied between 100 and 200g and the RFI ranged between -0.77 to 0.76 g. day^{-1}. These individual variations were, however, confounded with possible tank effects. The use of individual tanks also prevented any effects of social interactions. From 70 families of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) and using the X-ray technique to record individual feed intake, Quinton *et al*. were able to estimate genetic components of feed efficiency from fish held in a common tank [33]. The level of phenotypic variation explained by the genetic variations in this study was low (0.06 ± 0.10) which is not in accordance with our results. This may due to difference in family structure between the two studies. Indeed, in our study, for each trait recorded, the use of clone enabled us to characterize precisely genotype performances and therefore to emphasize the genetic component of phenotypic variations. This assumption is corroborated by the fact that for traits easily measurable such as body weight gain we estimated that the genetic variation explained 63 % of the total phenotypic variation, while Quinton *et al*. estimated that the genetic variation explained 26 % of the total phenotypic variation.

We also validated weight loss after 3 weeks of feed deprivation and the weight gain after 3 weeks of re-feeding as suitable indirect criteria for the genetic improvement of RFI. The most relevant indirect criteria were those integrating several experimental

periods. Indeed, by integrating several experimental periods and assigning to them weighting coefficients, the degree of prediction increased, from 0.07 % to 0.20 % for the feed deprivation periods from 21 % to 53 % for the first period of feed deprivation/re-feeding and from 22 % to 44 % for the second period. In addition, the combination of all the experimental periods led to a marked increase in the % of RFI variance explained by the indirect criteria, which then reached 59 %. This highlights the interest in using composite criteria allowing combining both performances exhibited during feed deprivation and compensatory growth periods. Because, performances exhibited solely during feed deprivation or re-feeding periods were not correlated with RFI, the hypothesis that weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding reflect variations in maintenance requirements and metabolic efficiency could therefore not be verified. Nevertheless we confirmed that, when combining feed deprivation and compensatory, they make a relevant indicator of RFI variations. However, even when all the *G* were integrated, 40 % of RFI variation remained unexplained. Additional indirect criteria may need to be included in a breeding program to improve the percentage of RFI variation that can be predicted. Such additional criteria could include % body lipid as has been proposed in a previous study [34].

The significant genetic correlation between the two periods of feed deprivation and the two periods of re-feeding showed that fish responses to feed deprivation and re-feeding are stable through time. Nevertheless, the first period of feed deprivation / re-feeding correlated better with RFI than did the second. The differing level of response between the two periods may be the consequence of rapid adaptation by the fish to a repeated cycle of feed deprivation and re-feeding [1, 3, 42], with a modulation of their physiological responses. Finally, we proved that the extent of phenotypic variation of loss of weight during feed deprivation and compensatory growth explained by genetic variations was significantly different from 0, confirming that in combination these are pertinent indirect criteria for selection.

Genetic variability in RFI was found in rainbow trout, confirming that genetic improvement would be possible for this trait. Moreover, this variability was significantly correlated with traits integrating fish performances during feed deprivation and re-feeding. This is the first time that a correlation between RFI and easily recordable traits has been reported. These traits provide ways of studying the origin of RFI differences and are excellent candidates for a future selective breeding program on RFI based on indirect criteria.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors thank two anonymous referees for their constructive comments on an earlier version of this manuscript. Authors are also grateful to Laurent Espinat and Nicolas Collanges for the daily care of the fish and sampling, Marc Vandeputte for the great full help in data analyses, Sandrine Le Guillou for selection and management of the clone breeders, Amandine Launay for verifying the homozygous status of each breeder, and Marie Aurenche for her help during the planning of the experimental protocol.

Reference List

[1] Ali M., Wootton R.J., Capacity for growth compensation in juvenile three-spined sticklebacks experiencing cycles of food deprivation, J. Fish Biol. 58 (2001) 1531-1544.

[2] Becker W.A., Manual of procedures in quantitative genetics, Pullmann, Washington (1967)

[3] Blake R.W., Inglis S.D., Chan K.H.S., Growth, carcass composition and plasma growth hormone levels in cyclically fed rainbow trout, J. Fish Biol. 69 (2006) 807-817.

[4] Bordas A., TixierBoichard M., Merat P., Direct and correlated responses to divergent selection for residual food-intake in rhode-island red laying hens, Brit. Poultry Sci. 33 (1992) 741-754.

[5] Boujard T., Cuvier A., Geurden I., Labbe L., Mambrini M., Selection for growth and feeding hierarchy in brown trout, Appl. Anim. Behav. Sci. 99 (2006) 344-356.

[6] Chevassus B., Quillet E., Krieg F., Hollebecq M.G., Mambrini M., Labbe A.F.L., Hiseux J.P., Vandeputte M., Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the "PROSPER" method, with application on brown trout (Salmo trutta fario), Genet. Sel. Evol. 36 (2004) 643-661.

[7] Cho C.Y., Feeding systems for rainbow-trout and other salmonids with reference to current estimates of energy and protein-requirements, Aquaculture 100 (1992) 107-123.

[8] Cho C.Y., Bureau D.P., Determination of the energy requirements of fish with particular reference to salmonids, J. Appl. Ichthyol. 11 (1995) 141-163.

[9] Crews D.H., Genetics of feed evaluation and national cattle evaluation: a review, Genet. Mol. Res. 4 (2005) 152-165.

[10] Diter A., Quillet E., Chourrout D., Suppression of 1St egg mitosis induced by heat shocks in the rainbow-trout, J. Fish Biol. 42 (1993) 777-786.

[11] Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R., Welham S.J., Thompson R., ASReml user guide release 1.0., (2002)

[12] Gjedrem T., Developments in fish breeding and genetics, Acta Agr. Scand. A Anim. Sci. (1998) 19-26.

[13] Gunsett F.C., Problems associated with selection for traits defined as a ratio of two component traits., in: Proceedings of the 3rd World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, 1986, Vol. 11, Lincoln, NE, USA, pp. 437-442.

[14] Helland S.J., GrisdaleHelland B., Nerland S., A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks, Aquaculture 139 (1996) 157-163.

[15] Henryon M., Jokumsen A., Berg P., Lund I., Pedersen P.B., Olesen N.J., Slierendrecht W.J., Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout, Aquaculture 209 (2002) 59-76.

[16] Herd R., Oddy V., Richardson E., Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms, Aust. J. Exp. Agr. 44 (2004)

[17] Hoque M.A., Suzuki K., Kadowaki H., Shibata T., Oikawa T., Genetic parameters for feed efficiency traits and their relationships with growth and carcass traits in Duroc pigs, J. Anim. Breed. Genet. 124 (2007) 108-116.

[18] Jobling M., Jorgensen E.H., Siikavuopio S.I., The influence of previous feeding regime on the compensatory growth-response of maturing and immature Arctic Charr, Salvelinus-Alpinus, J. Fish Biol. 43 (1993) 409-419.

[19] Jobling M., Techniques for measuring feed intake, in: Coves, D., Damsgard, B., Kristiansen, H. R., Koskela, J., Petursdottir, T. E., Kadri, S., Gudmundsson, 0. (Ed.),

Food intake in fish, Oxford, 2001, pp. 49-96.

[20] Kause A., Tobin D., Dobly A., Houlihan D., Martin S., Mantysaari E.A., Ritola O., Ruohonen K., Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout, Genet. Sel. Evol. 38 (2006) 389-409.

[21] Kause A., Tobin D., Houlihan D.F., Martin S.A.M., Mantysaari E.A., Ritola O., Ruohonen K., Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets, J. Anim. Sci. 84 (2006) 807-817.

[22] Kinghorn B., Genetic-variation in food conversion efficiency growth in rainbow-trout, Aquaculture 32 (1983) 141-155.

[23] Kolstad K., Grisdale-Helland B., Gjerde B., Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (Salmo salar), Aquaculture 241 (2004) 169-177.

[24] Komen H. Thorgaard G.H., Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review, Aquaculture 269 (2007) 150-173.

[25] Lupatsch I., Kissil G.W., Sklan D., Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (Sparus aurata), European sea bass (Dicentrarchus labrax) and white grouper (Epinephelus aeneus): energy expenditure for protein and lipid deposition, Aquaculture 225 (2003) 175-189.

[26] Mambrini M., Sanchez M.P., Chevassus B., Labbe L., Quillet E., Boujard T., Selection for growth increases feed intake and affects feeding behavior of brown trout, Livest. Prod. Sci. 88 (2004) 85-98.

[27] Mambrini M., Medale F., Sanchez M.P., Recalde B., Chevassus B., Labbe L., Quillet E., Boujard T., Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements, J. Anim. Sci. 82 (2004) 2865-2875.

[28] McCarthy I.D., Houlihan D.F., Carter C.G., Moutou K., Variation in individual food-

consumption rates of fish and its implications for the study of fish nutrition and physiology, Proceedings of the Nutrition Society 52 (1993) 427-436.

[29] McCarthy I.D., Houlihan D.F., Carter C.G., Individual variation in protein-turnover and growth efficiency in rainbow-trout, Oncorhynchus-mykiss (Walbaum), Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 257 (1994) 141-147.

[30] Nikki J., Pirhonen J., Jobling M., Karjalainen J., Compensatory growth in juvenile rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum), held individually\, Aquaculture 235 (2004) 285-296.

[31] Pitchford W.S., Genetic improvement of feed efficiency of beef cattle: what lessons can be learnt from other species?, Aust. J. Exp. Agr. 44 (2004) 371-382.

[32] Quillet E., Dorson M., Le Guillou S., Benmansour A., Boudinot P., Wide range of susceptibility to rhabdoviruses in homozygous clones of rainbow trout, Fish Shellfish Immunol. 22 (2007) 510-519.

[33] Quinton C.D., Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environments, Genent. Sel. Evol 39 (2007) 431-446.

[34] Quinton C.D., Kause A., Ruohonen K., Koskela J., Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (Coregonus lavaretus L.) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments, J. Anim. Sci. 85 (2007) 3198-3208.

[35] Silverstein J.T., Hostuttler M., Blemings K.P., Strain differences in feed efficiency measured as residual feed intake in individually reared rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum), Aquac. Res. 36 (2005) 704-711.

[36] Silverstein J.T., Relationships among feed intake, feed efficiency, and growth in juvenile rainbow trout, N. Am. J. Aquacult. 68 (2006) 168-175.

[37] Snowder G.D., Van Vleck L.D., Estimates of genetic parameters and selection strategies to improve the economic efficiency of postweaning growth in lambs, J. Anim. Sci. 81 (2003) 2704-2713.

[38] Thodesen J., Grisdale-Helland B., Helland S.J., Gjerde B., Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (Salmo salar), Aquaculture 180 (1999) 237-246.

[39] Thodesen J., Gjerde B., Grisdale-Helland B., Storebakken T., Genetic variation in feed intake, growth and feed utilization in Atlantic salmon (Salmo salar), Aquaculture 194 (2001) 273-281.

[40] Thodesen J., Storebakken T., Shearer K.D., Rye M., Bjerkeng B., and Gjerde B., Genetic variation in mineral absorption of large Atlantic salmon (Salmo salar) reared in seawater, Aquaculture 194 (2001) 263-271.

[41] TixierBoichard M., Boichard D., Groeneveld E., Bordas A., Restricted maximum-likelihood-estimates of genetic-parameters of adult male and female rhode-island red chickens divergently selected for residual feed consumption, Poultry. Sci. 74 (1995) 1245-1252.

[42] Wu L., Xie S., Cui Y., Wootton R.J., Effect of cycles of feed deprivation on growth and food consumption of immature three-spined sticklebacks and European minnows, J. Fish Biol. 62 (2003) 184-194.

Table I. Coefficient of phenotypic correlation (*R*) between the different one-day meal feed intakes (FI), of 10 rainbow trout clones. Exponents indicate the fish age when traits were recorded.

	R	P_{value}
$FI^{255-277}$	0.079	0.125
$FI^{277-298}$	0.184	<0.001
$FI^{255-298}$	0.257	<0.001

P_{value} = probability that correlation differs from zero

N = 365

Table II. Mean and values of *F* test for clone, tank and clone*tank effects of 10 rainbow trout clones for body weight (BW), one-day meal feed intake (FI), body weight gain (BWG), cumulative feed intake (CI), and residual feed intake (RFI). Exponents indicate the fish age when traits were recorded.

	BW^{255}	BW^{277}	BW^{298}	FI^{255}	FI^{277}	FI^{298}	BWG^{a}	CI^{a}	RFI^{a}
Mean (g)	88.2	132.7	184.6	1.55	1.51	2.03	96.4	71.42	0
F_{clone}	105.7***	104.5***	111.8***	5.29**	6.1***	14.8***	86.1***	15.0***	11.2***
F_{tank}	17.1***	22.4***	16.0***	2.09	11.6***	17.2***	10.14***	11.1***	11.7***
$F_{clone*tank}$	1.08	1.14	1.07	1.42*	1.48*	1.72**	1.25	1.65**	1.58*

[a] 255-298

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

N = 365

Table III. Genetic components of variability of measured with 10 rainbow trout clones (*VG*/*VP*, where *VG* is the genetic variance, and *VP* the phenotypic variance, given with the respective standard errors (± S.E.) in: the body weight the start of the experiment (BW^{255}), the cumulative intake (CI), the residual feed intake (RFI), and the indirect criteria: *G* (growth rate at different periods indicated by the indices; *g, fd1, rf1, fd2, rf2* = basic growth, first 3 weeks feed deprivation, first 3 weeks re-feeding, second 3 weeks feed deprivation, second 3 weeks re-feeding respectively).

	VG/VP	±S.E.[a]
BW^{255}	0.63	0.11
CI	0.29	0.11
RFI	0.23	0.09
G_g	0.69	0.10
G_{fd1}	0.43	0.12
G_{rf1}	0.46	0.12
G_{fd2}	0.32	0.11
G_{rf2}	0.51	0.12

[a] N = 365

Table IV. Coefficient of determination (R^2) of 10 rainbow trout clones between genetic values of indirect criteria and residual feed intake. The *G* (the different periods are indicated by the indexes; *fd1, rf1, fd2, rf2:* first feed deprivation, first re-feeding, second feed deprivation, second re-feeding, respectively, of the composite criteria (a, b, c, d, e), corrected by weighting coefficients.

Indirect Criteria	$R^{2\,f}$	P_{value}
G_g	0.02	0.73
G_{fd1}	0.07	0.46
G_{rf1}	0.21	0.19
G_{fd2}	0.01	0.74
G_{rf2}	0.22	0.17
G_{fd1} -0.85.G_{fd2} [c]	0.20	0.19
G_{rf1} + 5.68.G_{rf2} [d]	0.22	0.17
G_{fd1} + 0.36.G_{rf1} [a]	0.53	0.02
G_{fd2} + 0.29.G_{rf2} [b]	0.44	0.04
G_{fd1} + 0.07.G_{rf1} – 0.44.G_{fd2} + 0.10.G_{rf2} [e]	0.59	< 0.01

P_{value} = probability that correlation differs from zero

[f] N = 10

Figure 1. Mean body weight (g, ± standard error) of 10 rainbow trout clones (1-10) fed *ad libitum* then submitted to two periods of feed deprivation each followed by periods of re-feeding. The bold line represents the population mean body weight. The dotted line represents the expected population mean body weight if fish were not submitted to feed deprivation. *A* corresponds to the first experimental period, *i.e.* when the genetic variability of residual feed intake was estimated. *B* corresponds to the second experimental period, *i.e.* when the indirect criteria were tested.

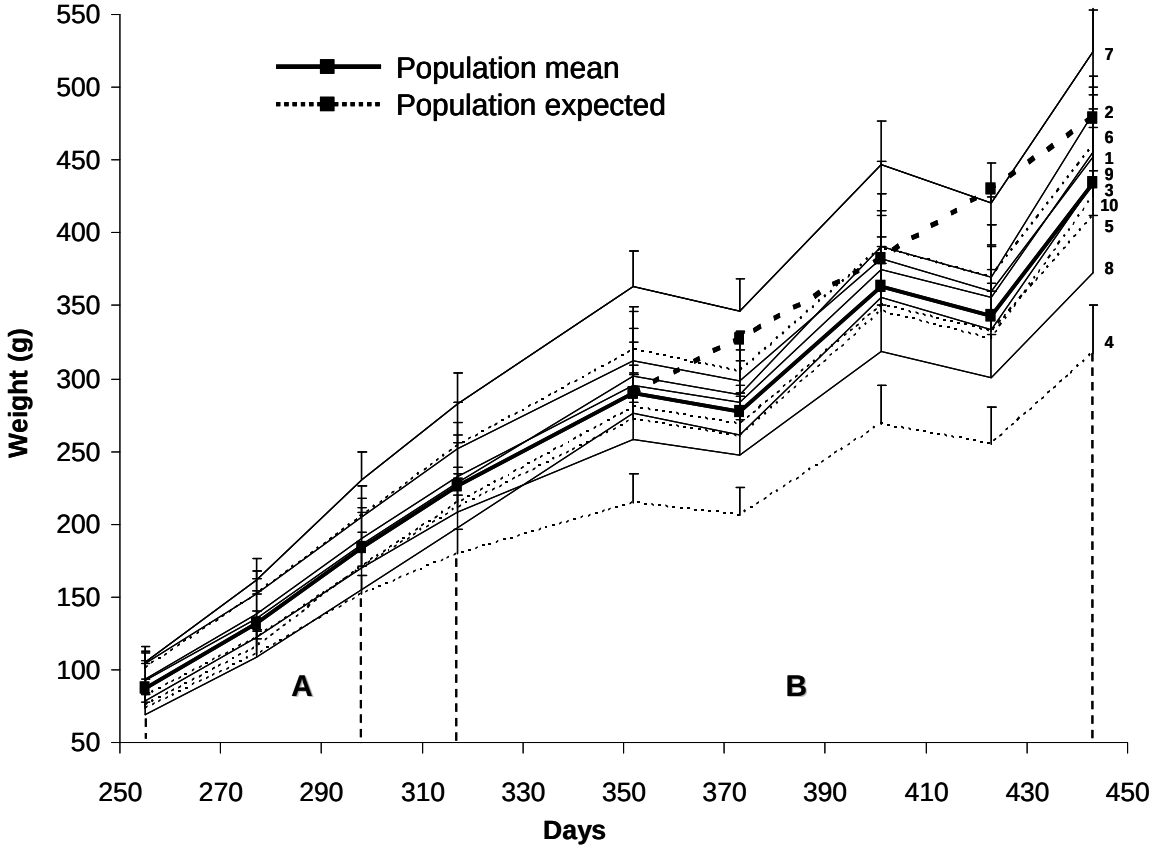
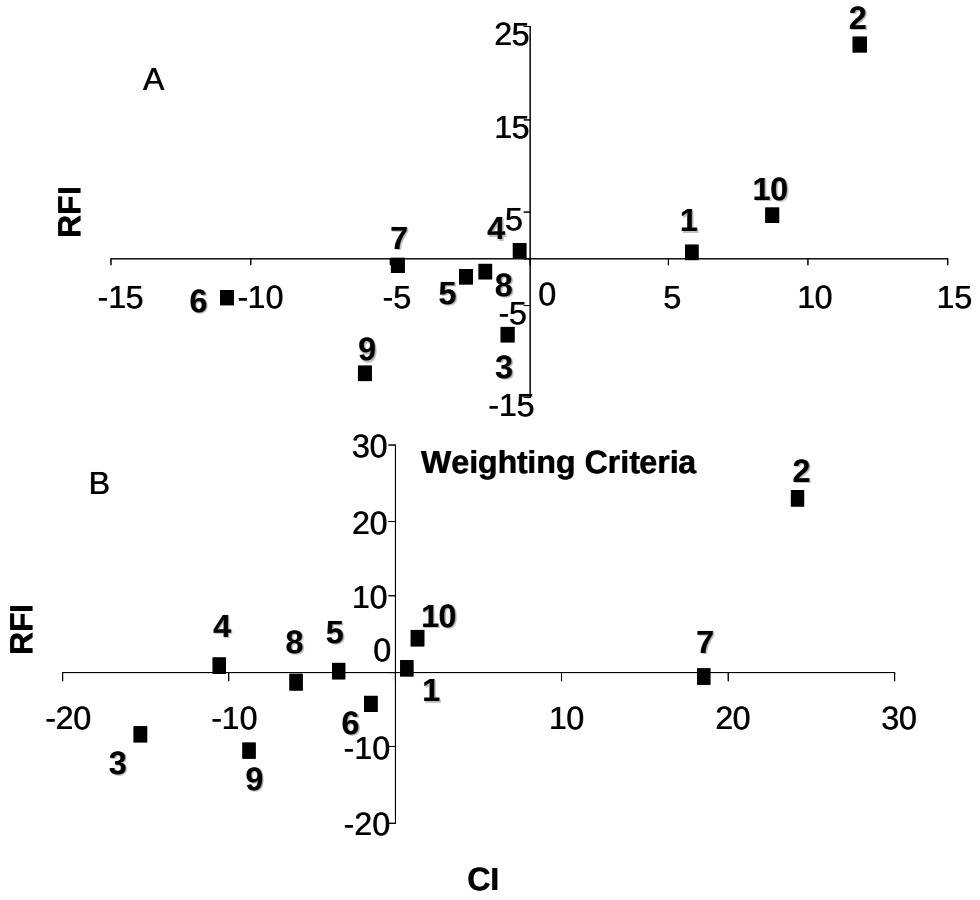


Figure 2. Correlations, for 10 clones (1-10) of rainbow trout, between residual feed intake (RFI) and different indirect criteria: A = Weighted criteria; B = Cumulative feed intake (CI). Weighted indirect criteria, correspond to the sum of all types of *G* (growth rates) corrected by the weighting coefficients (see Tab. V).

Each square represents a clone.



3. Analyse critique de la démarche

Grâce à l'association entre la technique des rayons-X et les clones de truites arc-en-ciel nous avons pu détecter de la variabilité génétique significative pour l'IR (23 % de la variabilité phénotypique). Cependant, trois limites à notre protocole peuvent être discutées i) l'ingéré des poissons n'a été estimé qu'à partir de trois mesures d'ingéré instantané ii) les variations inter-clones ne peuvent être assimilées à des variations inter-familiales classiques iii) notre modèle de l'ingéré n'a permis de prédire que 22 % des variations de l'ingéré.

Par ailleurs, nous avons voulu tester si les variations de gain de poids entre les individus plus ou moins efficaces étaient liées à une variabilité de la répartition du muscle et des viscères. Pour ce faire, nous avons analysé, à l'issue de cette expérience, la relation entre l'IR et les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse.

3.1. Nombre de mesures d'ingéré instantané requis pour la technique des rayons-X

Les auteurs ayant utilisé la technique des rayons-X pour étudier les variations inter-familiales d'efficacité alimentaire, ont estimé une héritabilité de ce caractère proche de zéro (Quinton et al, 2007a). Cette faible héritabilité est probablement expliquée par la large variabilité expérimentale associée à la technique des rayons-X. Celle-ci ne fournit, en effet, que des mesures d'ingéré instantané à partir desquelles l'ingéré sur le long terme est estimé. Or, l'ingéré des poissons varie de manière importante d'un jour à l'autre. De fait, la répétabilité de l'ingéré instantané de la truite arc-en-ciel, mesurée par la méthode des rayons-X, a été estimée entre 0,09 et 0,15 (Kause et al, 2006a). Á l'aide des clones, nous avons pu multiplier le nombre de mesures par individu génétique afin de caractériser au mieux les performances d'ingéré des clones. Dans notre étude, chaque clone était représenté par 42 poissons. Ceci signifie, que pour chaque journée de mesure, l'ingéré des 10 clones a été caractérisé par 42 valeurs d'ingéré instantané. Nous avons comparé les coefficients de variation des trois mesures instantanées réalisées à trois semaines d'intervalle pour un poisson, au coefficient de variation de l'ingéré entre poissons d'un même clone pour une même journée de mesure. Nous avons constaté que les valeurs de ces deux coefficients de variations avoisinaient 45 %. Même en multipliant le nombre de mesures d'ingéré instantané par 42, il apparait difficile de diminuer, chez la truite arc-en-

ciel, le coefficient de variation de l'ingéré instantané au-delà de 45 %. Nous pouvons donc préconiser, chez la truite arc-en-ciel, de multiplier suffisamment le nombre de mesures d'ingéré instantané jusqu'à ce que le coefficient de variation se stabilise aux environs de 45 %. Dans nos conditions d'expérience, trois mesures ont suffi pour atteindre ce coefficient de variation, et nous ont donc permis de caractériser la variabilité inter-jours de l'ingéré. L'utilisation de trois mesures d'ingéré instantané, pour caractériser l'ingéré des truites arc-en-ciel, avait déjà été préconisé par Kause et collaborateurs (2006a).

3.2. Variabilité inter-clones

Nous avons détecté des variations d'IR significatives entre les clones. Toutefois les clones présentant des particularités génétiques spécifiques, la part de variabilité génétique de 23 %, que nous avons calculée par le ratio de la variabilité inter-clones sur la variabilité phénotypique, ne peut être assimilée à une valeur d'héritabilité classique. En théorie, il existe entre clones, plus de variabilité génétique qu'entre familles classiques. En effet, la variabilité génétique intra-clone étant nulle, toute la variance génétique d'un caractère s'exprime entre les clones. Notons, cependant, que dans notre expérience, étant donné que nous n'avons utilisé qu'une seule femelle comme géniteur, seul l'effet mâle a été mesuré. Ainsi, nous n'avons en définitive travaillé que sur 10 génotypes. Or, il est préconisé, pour estimer précisément les paramètres génétiques dans une population d'élevage d'utiliser au moins 40 pères, et deux mères, soit 80 familles (Vandeputte et al, 2001). Dans la littérature les paramètres génétiques sont généralement estimés sur un nombre de familles dépassant la centaine (Gjedrem, 1998; Chevassus et al, 2004; Kause et al, 2006b). Pour appréhender si la variabilité génétique estimée avec notre population de 10 clones est représentative de la variabilité génétique effectivement présente dans une population classique, nous avons comparé la part de variations du poids expliqué par la génétique mesurée dans notre population à celle mesurée dans des populations plus classiques. Dans notre étude, la part de variations du poids expliqué par la génétique a été de 63 %. Ceci est nettement supérieur aux estimations trouvées dans la littérature, généralement comprises entre 20 et 40 % (tableau 4). Il se peut donc que nous ayons surestimé, dans cette expérience, la part de variabilité génétique des caractères. Néanmoins les clones sont un outil pertinent pour détecter la variabilité génétique de caractères complexes.

3.3. Utilisation de l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment

Nous avons estimé l'IR à partir des écarts à la droite de régression de l'ingéré sur le gain de poids, calculés à partir de nos propres données expérimentales (figure 4). Ce choix est inspiré des stratégies utilisées chez les vertébrés terrestres. Toutefois contrairement aux modèles classiquement utilisés chez ces espèces nous n'avons pas intégré le poids métabolique dans le modèle de l'ingéré, car nous avons considéré que, pour des individus jeunes, comme l'étaient les truites arc-en-ciel, les besoins d'entretien étaient très faibles comparé aux besoins de croissance et pouvaient de ce fait être négligés dans la modélisation de l'ingéré.

Dans notre expérience la corrélation entre l'ingéré et le gain de poids a été estimée relativement faible (r = 0,46). Le fait que seul le gain de poids ait été utilisé pour prédire l'ingéré n'explique pas cette corrélation, l'ajout du poids métabolique n'augmentant pas la précision du modèle (r = 0,46 également). Ceci ne peut pas, non plus, être expliqué par l'utilisation de la technique des rayons-X. En effet, les autres études ayant utilisé cette technique pour mesurer l'ingéré de différentes familles, ont estimé un coefficient de corrélation entre le gain de poids et l'ingéré compris entre 0,51 et 0,88 (Boujard et al, 2006; Kause et al, 2006b; Quinton et al, 2007a). En revanche, l'ensemble de ces études comprenaient toutes plus de 70 génotypes, ce qui peut expliquer pourquoi leurs auteurs ont pu caractériser la relation ingéré / gain de poids avec plus de précision que la nôtre. Même si, dans notre expérience, nous avons multiplié les données pour un même génotype, nous ne disposons peut-être pas de données suffisamment variables pour décrire correctement la régression. Il se peut donc que les valeurs d'IR soient relativement imprécises. Nous avons, néanmoins, été capables, en élevant les différents génotypes dans un environnement commun, de hiérarchiser les génotypes en fonction de leur efficacité d'utilisation de l'aliment, même sur un faible nombre de génotypes.

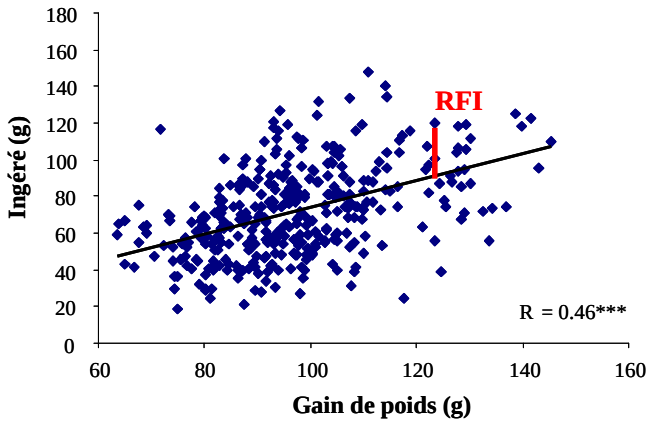


***Figure 4**. Relation entre l'ingéré, mesuré par la technique des rayons-X, et le gain de poids chez 10 clones de truite arc-en-ciel de 90 g en moyenne. Chaque losange représente un poisson. L'ingéré résiduel (IR) a été estimé à partir des écarts à la droite de régression de l'ingéré sur le gain de poids, calculé à partir de nos propres données expérimentales*

Il est donc possible d'utiliser la technique des rayons-X pour analyser les écarts inter-individuels d'efficacité d'utilisation de l'aliment, si les mesures sont suffisamment répétées et, si les différents génotypes sont élevés dans un même bassin.

4. Relation entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse

Afin d'anticiper les conséquences d'une sélection pour l'IR sur la qualité du poisson, nous avons étudié les relations entre l'IR et le rendement hépato-somatique (poids du foie / poids individu entier * 100), le rendement viscéro-somatique (poids du tube digestif / poids individu entier * 100) et le rendement carcasse (poids individu éviscéré / poids individu entier * 100). Les dissections ont été réalisées après que les poissons aient subi une période de jeûne de trois semaines.

Les individus les plus efficaces sont ceux qui présentent le meilleur rendement carcasse et le meilleur rendement hépato-somatique (figure 5). Le rendement viscéro-somatique est, quant à lui, négativement corrélé à l'IR. On sait que le poids du tube digestif est fortement corrélé à la teneur en gras péri-viscéral (Gjerde et Schaeffer, 1989; Elvingson et Johansson, 1993; Tobin et al, 2006) et d'autre part que le compartiment péri-viscéral est chez la truite arc-en-ciel le premier site de stockage des lipides (Corraze et Kaushik,

1999), le second étant le muscle. Nous émettons donc l'hypothèse que les truites les plus efficaces sont celles qui stockent le moins de lipides dans les viscères. Ces conclusions ne signifient pas nécessairement que chez la truite arc-en-ciel, les individus les plus maigres sont les plus efficaces. En effet chez cette espèces les teneurs en lipides des viscères et de la carcasse ne sont pas corrélées (Gjerde et Schaeffer, 1989; Tobin et al, 2006; Quillet et al, 2007b). La relation étroite entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides est à étudier plus en profondeur et ce à partir d'un jeu de données plus complet et à partir d'individus n'ayant pas subi de période de jeûne. Néanmoins, nos résultats fournissent des pistes pour étudier la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides de manière plus approfondie.

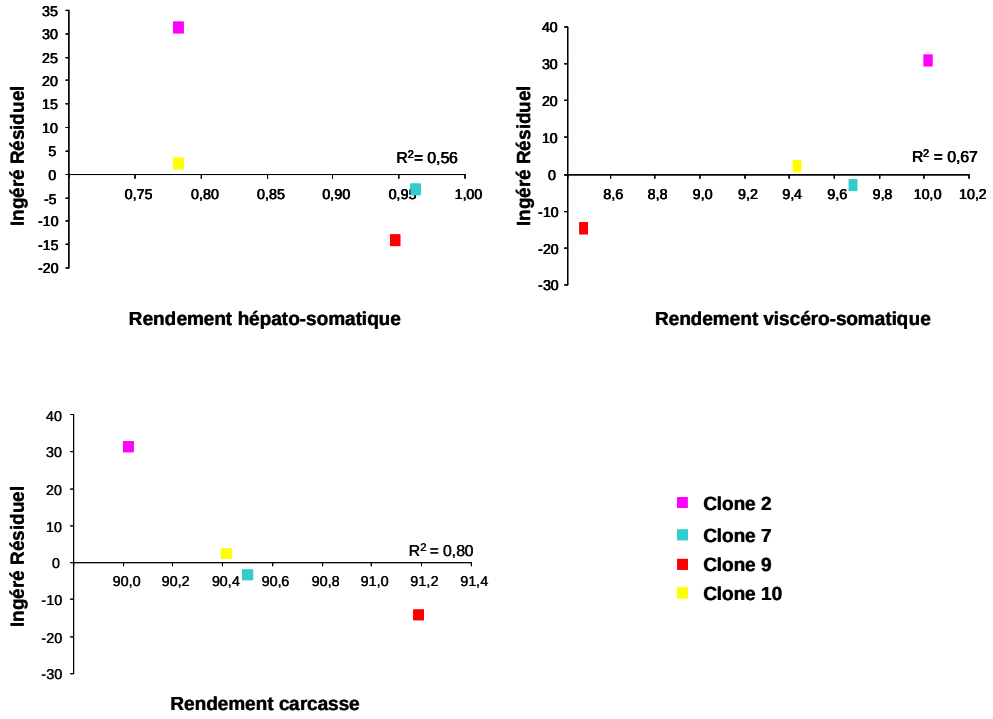


***Figure 5**. Corrélations de l'ingéré résiduel avec les rendements hépato-somatique (%), viscéro-somatique (%) et carcasse (%) entre quatre clones de truite arc-en-ciel sélectionnés sur leurs performances d'ingéré résiduel*

CHAPITRE 3 : VARIABILITE DE LA REPONSE A LA SELECTION SUR L'EFFICACITE D'UTILISATION DE L'ALIMENT ET REPONSES CORRELEES EN TERME DE QUALITE DE LA CHAIR CHEZ LA TRUITE ARC-EN-CIEL

Préambule

Cette étude a été réalisée en collaboration entre le laboratoire de génétique des poissons de l'INRA de Jouy-en-Josas et le laboratoire de nutrition aquaculture génomique (Nuage) de l'INRA de Saint-Pée-sur-Nivelle. L'ensemble des données a été obtenu à la pisciculture expérimentale INRA de Gournay sur Aronde (Oise), simultanément à celles de l'expérience présentée au chapitre 2. La présente étude a fait l'objet d'un stage de deux mois, effectué par Antoine Puren élève en troisième année de l'école d'ingénieur ESITPA, qui a mis au point le modèle de rationnement. Les analyses chimiques des compositions corporelles ont été réalisées à l'unité Nuage grâce à une collaboration avec Inge Guerden.
Les valeurs de compositions corporelles sont les dernières données que nous ayons obtenues. Le futur article est en préparation, c'est pourquoi ce chapitre n'est pas structuré comme les autres chapitres de la thèse qui font l'objet d'articles publiés ou en cours de révision.

1. Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons mis à profit les particularités génétiques des clones pour caractériser finement les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment de différents génotypes. Nous avons hiérarchisé 10 clones en fonction de leur ingéré résiduel (un critère de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, IR) et avons ainsi pu mettre en évidence de la variabilité génétique pour ce caractère dans notre population (23 % de la variation phénotypique). Les conditions d'élevage dans lesquelles nous avons travaillé sont les suivantes : poissons alimentés à volonté, utilisation d'un protocole d'estimation de l'ingéré nécessitant des manipulations des individus à répétition (technique des rayons-X) et clones élevés en mélange. Nous savons, néanmoins, que les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment peuvent varier en fonction des conditions d'élevage. Le rationnement alimentaire (Bureau et al, 2006), la température de l'eau lorsque celle-ci atteint des valeurs extrêmes (Gunther et al, 2007), ou encore les interactions sociales (Wang et al, 2000a; Ridha, 2006; Mary et Sakthivel, 2007) induisent des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. On peut alors se demander dans quelles mesures des conditions d'élevage plus classiques et parfois plus drastiques en termes de taux de rationnement peuvent influencer l'expression des performances des individus et donc la détection de variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

L'utilisation des clones nous a également permis de mettre en évidence un critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ce critère intègre les pertes et gains de poids en périodes de jeûne et de réalimentation, ses variations expliquent 60 % des variations de l'IR (chapitre 2). Il se pourrait, toutefois, que les performances de croissance d'individus soumis à une restriction alimentaire puissent également être utilisées comme critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, critère qui pourrait être plus facile à mesurer que celui mis en évidence dans le chapitre précédent. En effet, en conditions d'alimentation restreinte, l'efficacité d'utilisation de l'aliment peut être fortement corrélée aux performances de croissance des individus (Silverstein, 2006). Il est supposé que la croissance des poissons est intrinsèquement régulée par un objectif de poids, ou de rapport énergie / poids, et les poissons semblent capables d'évaluer si cet objectif est atteint ou non (Bureau et al, 2000). Lorsque le taux d'alimentation est contrôlé, la seule alternative des individus pour ajuster leur potentiel de croissance est d'accroître leur efficacité d'utilisation de l'aliment. Ainsi, en limitant l'alimentation, les écarts de croissance entre les individus pourraient être révélateurs de différences d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Par ailleurs nous avons montré dans le chapitre précédent une relation entre l'IR et les rendements viscéro-somatique et carcasse, laissant supposer un lien entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et les capacités de stockage des lipides péri-viscéraux. Il convient donc d'étudier plus en détails les réponses corrélées à l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment en termes d'utilisation des nutriments.

La littérature présente des données indiquant que les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont liées à des variations d'efficacité de rétention en nutriments ainsi qu'à des variations de composition corporelle. Il semble que les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont étroitement corrélées aux variations du turnover protéique. En effet, chez le saumon atlantique, 62% des variations d'efficacité alimentaire (EA) sont expliquées par les variations de rétentions protéiques (Kolstad et al, 2004). Dans cette étude, en revanche, l'efficacité de rétention en lipides n'explique pas de variations significatives de l'EA. Une autre étude conduite chez la truite arc-en-ciel a montré que les variations d'IR étaient associées aux variations d'efficacité de rétention en protéines (Silverstein et al, 2005).

Le coût énergétique du dépôt de tissu est différent s'il s'agit de tissu maigre ou de tissus gras. Or, il semble que les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont aussi

associées à des variations de la qualité du tissu déposé. Ainsi, chez la truite arc-en-ciel, il a été montré que des lignées divergentes pour leur teneur en lipides intra-musculaire présentaient des EA différentes, la lignée maigre étant la plus efficace (Quillet et al, 2007b). Chez le porc, une sélection contre l'adiposité de la carcasse peut également conduire à une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, (pour une revue, voir Hermesch 2004). Chez le corégone, Quinton et collaborateurs (2007b) ont montré l'existence d'une corrélation génétique négative entre les quantités d'aliment ingérées et le pourcentage en lipides corporels, ainsi qu'une corrélation génétique négative entre l'ingéré et l'EA. Les auteurs en déduisent qu'une sélection pour la croissance et contre le pourcentage de lipides corporels devrait conduire à une amélioration de l'EA des individus. Toutefois, dans cette étude, la relation entre le pourcentage de lipides corporels et l'EA a été estimée proche de zéro, cette faible corrélation pouvant, du reste, s'expliquer par une mesure imprécise de l'ingéré du fait de l'utilisation de la méthode des rayons-X.

Enfin, nous savons que les variations de poids, que nous utilisons comme critère indirect ne sont que des valeurs « brutes », qui ne reflètent pas en tant que telle l'utilisation des nutriments au cours de ces périodes. Par ailleurs, le jeûne et la réalimentation peuvent entraîner une évolution de la composition corporelle des individus. Pour caractériser plus en détails les particularités métaboliques des individus qui seront sélectionnés pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment sur la base de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice, nous avons analysé les variations de composition corporelle en lipides et en protéines au cours de périodes successives de jeûne et de réalimentation.

L'objectif de ce chapitre est triple i) attester de l'effet des conditions d'élevage dans l'étude des variations génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment ii) tester si les performances de croissance d'individus alimentairement restreints peuvent être utilisées pour caractériser les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment iii) étudier les réponses corrélées à la sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment en termes d'utilisation des nutriments (protéines et lipides).

Pour répondre à ces objectifs, nous avons mené une expérience en parallèle de celle présentée dans le chapitre précédent. Nous avons utilisé pour les deux expériences les mêmes clones, le même aliment et les mêmes conditions d'élevage. En revanche, à l'inverse de l'expérience présentée au chapitre 2, nous avons cette fois-ci, élevé les 10 clones en bassins séparés et nous avons restreint leur alimentation. Nous avons délibérément choisi une restriction alimentaire relativement sévère, 70 % de la satiété,

afin d'exacerber la réponse des clones à ces nouvelles conditions d'élevage. En effet, il a été mis en évidence qu'un rationnement au-delà de 90 % chez le porc et de 75 % chez la truite arc-en-ciel interagit avec les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment des individus (Hermesch, 2004; Bureau et al, 2006). L'ingéré de groupe des poissons contenus dans chacun des bassins a été enregistré précisément. Nous avons caractérisé les performances de croissance, d'ingéré et d'EA des 10 clones. Á la suite de cette première période de croissance, les clones ont subi 2 × 3 semaines de jeûne alternées par 2 × 3 semaines de réalimentation. En parallèle, sur la base de leur performance d'EA, quatre clones ont été sélectionnés pour des analyses de rétention en nutriments en période de croissance, ainsi que pour des analyses de compositions corporelles en fin de période de croissance et en fin de périodes de jeûne et de réalimentation.

2. Matériels et méthodes

2.1. Production des poissons et gestion de l'élevage

La présente expérience et l'expérience présentée dans le précédent chapitre ont été conduites simultanément. Qualité et température de l'eau ont donc été similaires pour ces deux expériences. Les poissons utilisés ici sont issus des 10 mêmes clones de truite arc-en-ciel étudiés précédemment (chapitre 2). Dix clones hétérozygotes avaient été produits le même jour en croisant une femelle homozygote à tous ses locus avec 10 mâles homozygotes à tous leurs locus. Ces 10 clones ont été élevés séparément en bassin dupliqués jusqu'à la mise en lot des poissons, effectuée le même jour pour la présente expérience et l'expérience du chapitre 2 (jour 182 après fécondation). Lors de la mise en lot le poids moyen des poissons était de 7,5g. Six cents poissons de chaque clone ont été pêchés équitablement dans les deux bassins dupliqués, puis répartis dans trois bassins expérimentaux, avec 200 poissons par bassin, chaque bassin contenant 100 poissons en provenance du premier bassin dupliqué et 100 poissons en provenance du deuxième bassin dupliqué.

L'élevage présentait les mêmes caractéristiques que celles de l'expérience précédente : élevage en bassin de 50 litres, circuit ouvert et poissons nourris sept jours sur sept avec le même aliment du commerce (Skretting 48 % de protéines et 24 % de lipides) à l'aide de tapis automatiques réglés pour distribuer l'aliment sur 12 heures. Les poissons ont été étudiés au cours de deux phases expérimentales successives, la première, la phase A de 147 jours, visait à caractériser les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment des

10 clones ainsi que les capacités de rétention en nutriments et les compositions corporelles de quatre clones divergents par leur EA. La seconde, la phase B de 89 jours, visait à mesurer les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des 10 clones ainsi que la composition corporelle des quatre clones divergents, à l'issue de ces périodes.

Outre le fait que les clones aient été élevés séparément, la principale différence entre la présente expérience et l'expérience décrite au chapitre 2 a été le taux de rationnement alimentaire des poissons pendant la phase A. Alors que les poissons ont été nourris à satiété lors de la précédente expérience, les poissons ont, ici, été restreints à 70 % de la satiété.

Le protocole alimentaire de la phase B a été similaire pour les deux expériences. Les poissons ont ainsi été sujets à une période de croissance de trois semaines, puis soumis à deux périodes de jeûne de trois semaines alternées par deux périodes de réalimentation de quatre et trois semaines, périodes pendant lesquelles ils étaient nourris à satiété.

2.2. Caractères mesurés

2.2.1. Phase A (jour 183 à jour 330 après fécondation) : mesure de l'efficacité alimentaire, analyse des compositions corporelles et calcul des rétentions en nutriments

La croissance

Le poids total des poissons contenus dans chaque bassin a été enregistré toutes les trois semaines par des mesures de groupe, une mesure par bassin. Pour ce faire, les poissons n'ont pas été alimentés la veille de la pesée. Le jour de la pesée, ils ont été anesthésiés (2-phenoxy-ethanol 0,3 mL. L^{-1}), puis sortis du bassin et pesés par groupe de 25 poissons, au dixième de gramme près. Au total huit pesées ont été effectuées par bassin, ces huit pesées ont ensuite été sommées pour obtenir le poids total des poissons contenus dans chaque bassin. La croissance des poissons contenus dans chaque bassin a été estimée selon la formule suivante :

Coefficient de croissance thermique (*TGC*) = $\frac{(P_{ftot}^{1/3} - P_{itot}^{1/3})}{\sum T} \times 100$

Où P_{ftot} est le poids total de tous les poissons contenus dans le bassin à la fin de la période, P_{itot} est le poids total de tous les poissons contenus dans le bassin au début de la période et

ΣT est la somme des températures journalières comprises entre le début et la fin de la période. Sept mesures de TGC ont ainsi été effectuées sur toute la période.

Le poids des poissons décédés au cours de chaque période expérimentale a été retranché à la mesure de P_{itot}. En effet, d'un poids généralement très inférieur à la moyenne, ces poissons n'avaient vraisemblablement pas mangé pendant la période.

L'ingéré

Pour définir les quantités d'aliment à distribuer quotidiennement nous avons combiné un modèle de croissance à un modèle d'EA en s'inspirant de l'approche utilisée par Muller-Feuga (Muller-Feuga, 1990). La première étape consistait à estimer la croissance des poissons (TGC), en fonction des taux de croissance précédemment exhibés par les individus et de la température de l'eau. Une fois le TGC défini, la deuxième étape consistait à définir la quantité d'aliment nécessaire pour obtenir des performances de croissance à 70 % de la croissance estimée. Les TGC ont été recalculés à chaque pesée pour la période s'achevant. Pour estimer le taux de croissance des poissons contenus dans les bassins, la moyenne de tous les TGC précédemment calculés a été utilisée pour obtenir une valeur plus précise des performances de croissance. Dans notre modèle, le poids des poissons a quotidiennement été estimé selon l'équation suivante :

$$P_{est} = \left(P^{1/3} + \frac{TGC \times T}{100} \right)^3$$

Où P_{est} est le poids estimé à la fin de la journée, P est le poids estimé de la veille, TGC est la moyenne des taux de croissance précédemment mesurés et T la température de l'eau de la veille.

Ce poids estimé a ensuite été multiplié par 0,7 pour définir le poids des individus avec un rationnement de 70 %. La ration à distribuer a été calculée à l'aide de la formule suivante mise au point par l'INRA :

$$Ration = \left[\left(Ln(P_f) - Ln(P_i) \right) \times \left(0{,}55 + 0{,}35 \times \frac{P_i}{1000} \right)^{1/4} \right] \times 100$$

Où *Ration* est la ration journalière estimée pour obtenir une croissance limitée à 70 %, P_f est le poids final attendu pour une croissance limitée à 70 % et P_i le poids estimé de la veille. 0,35 et 0,55 sont les paramètres de la courbe estimant l'EA en fonction du poids, ils proviennent d'ajustement de données réelles mesurées sur des lots de truites arc-en-ciel à la pisciculture expérimentale du Drennec (INRA, France) et sont régulièrement réajustés en fonction des progrès zootechniques (communication personnelle L. Labbé). Ce modèle suppose une EA moyenne de 1,35.

Enfin la quantité totale d'aliment à distribuer par bassin a été calculée en multipliant *Ration* par le poids moyen individuel estimé et le nombre de poissons présents dans chaque bassin. C'est cette ration totale qui a été quotidiennement distribuée aux bassins. Nous avons vérifié régulièrement qu'il n'y avait pas d'aliment non consommé et avons considéré la quantité d'aliment distribuée comme la quantité d'aliment ingéré. L'ingéré (*I*) correspond à la somme des rations journalières distribuées au cours de la phase expérimentale et a été utilisé pour calculer l'EA et les rétentions en nutriments.

L'efficacité d'utilisation de l'aliment

L'efficacité d'utilisation de l'aliment des clones a été calculée à partir de la croissance et de la consommation d'aliment mesurée par groupe de poissons contenus dans un bassin. Les quantités d'aliment ingéré par les poissons ayant été fixées par notre protocole, nous avons préféré caractériser les variations d'utilisation de l'aliment par les variations d'EA plutôt que par les variations d'IR. Pour contrôler le bon déroulé de l'expérience, nous avons suivi l'évolution de l'EA des clones au cours des différentes périodes de trois semaines. L'EA a été calculée selon la formule suivante :

- $$EA = \frac{P_{ftot} - P_{itot}}{I}$$

où P_{ftot} est le poids total de tous les poissons contenus dans le bassin à la fin de la période de trois semaines, P_{itot} est le poids total de tous les poissons contenus dans le bassin au début de la période de trois semaines et *I* les quantités d'aliment distribuées au cours de la même période. Puis, nous avons calculé et analysé l'EA globale des clones sur la totalité de la phase A, en divisant le gain de poids sur l'ensemble des sept périodes de trois semaines par les quantités d'aliment distribuées sur ces mêmes périodes.

Les compositions corporelles et les capacités de rétention en nutriments

Les 10 clones ont été classés en fonction de leur EA et d'après ce classement quatre clones significativement divergents ont été sélectionnés. Les compositions corporelles en

protéines et en lipides de ces quatre clones ont été enregistrées au début et à la fin de la période de croissance de 147 jours. La composition chimique de l'aliment distribué entre ces deux dates a également été mesurée, ce qui a permis de calculer les capacités de rétention en protéines et en lipides des clones.

Les analyses ont été effectuées sur un lot de cinq poissons prélevés dans chaque bassin au début et à la fin de la phase A. Les compositions corporelles ainsi que les rétentions en nutriments ont été quantifiées au moyen d'analyses classiques. Le pourcentage de matière sèche a été mesuré en plaçant les échantillons 24 heures dans une étuve à 103°C. La teneur en protéines a été déterminée par la méthode Kjeldahl, et la teneur en lipides par une extraction petroleum éther à température élevée (155°C) dans un extracteur Soxtherm. Pour chaque bassin, les variables suivantes ont été calculées :

- %P (pourcentage de protéines corporelles par rapport à la matière fraiche) = $\frac{\%P_{MS} \times \%MS_{MF}}{100}$

Où $\%P_{MS}$ est le pourcentage de protéines dans la matière sèche et $\%MS_{MF}$ est le pourcentage de matière sèche dans la matière fraîche.

- %L (pourcentage de lipides corporels par rapport à la matière fraiche) = $\frac{\%L_{MS} \times \%MS_{MF}}{100}$

Où est $\%L_{MS}$ est le pourcentage de lipides dans la matière sèche.

- Le ratio gain de lipides sur gain de protéines = $\frac{\%L_f \times P_f - \%L_i \times P_i}{\%P_f \times P_f - \%P_i \times P_i}$

Où est $\%L_f$ est le pourcentage en lipides corporels à la fin de la phase A, $\%L_i$ est le pourcentage en lipides corporels au début de la phase A, $\%P_f$ est le pourcentage en protéines corporelles à la fin de la phase A et $\%P_i$ est le pourcentage en protéines corporelles au début de la phase A.

- Rétention en protéines = $\frac{\%P_f \times PM_f - \%P_i \times PM_i}{I \times \%P_{al}}$

Où PM_f est le poids moyen final, PM_i est le poids moyen initial, I est l'ingéré total au cours de la phase A et $\%P_{al}$ est le pourcentage de protéines contenues dans l'aliment frais.

- Rétention en lipides = $\frac{\%L_f \times PM_f - \%L_i \times PM_i}{I \times \%L_{al}}$

Où $\%L_{al}$ est le pourcentage de lipides contenus dans l'aliment frais.

2.2.2. Deuxième phase expérimentale (jour 331 à jour 420 après fécondation) : mesure de la résistance au jeûne, de la croissance compensatrice et des compositions corporelles au cours de ces périodes

La résistance au jeûne et la croissance compensatrice

Suite à la phase A, les poissons ont été nourris à satiété pendant trois semaines (du jour 331 au jour 352 après fécondation). Ils ont ensuite été soumis à une période de jeûne de trois semaines (du jour 353 au jour 373 après fécondation), immédiatement suivie d'une période de réalimentation de quatre semaines (du jour 374 au jour 401 après fécondation), au cours de laquelle les poissons ont été nourris à satiété. Une seconde période de trois semaines de jeûne (du jour 402 au jour 423 après fécondation) suivie de trois semaines de réalimentation (du jour 424 au jour 444 après fécondation) a ensuite été réalisée.

Les poissons contenus dans chaque bassin ont été pesés à la fin de chacune des périodes expérimentales selon le même protocole que celui utilisé durant la phase A. Le TGC réalisé par les poissons contenus dans chaque bassin au cours de ces périodes a été calculé selon l'équation décrite précédemment. Nous appellerons TGC_{BG} le coefficient de croissance réalisé pendant la période de croissance de trois semaines, TGC_{FD1} et TGC_{FD2} les pertes de poids relatives au cours des première et deuxième périodes de jeûne, et TGC_{RF1} et TGC_{RF2} les gains de poids relatifs réalisés au cours des première et deuxième périodes de réalimentation.

Les compositions corporelles

Les compositions corporelles des quatre clones sélectionnés ont été mesurées à la fin de la période de croissance ainsi qu'à la fin des deux périodes de jeûne et de réalimentation, selon le même protocole décrit précédemment. Les %P et %L ont été calculés pour ces quatre clones à la fin de chaque période expérimentale. Par ailleurs, l'évolution du ratio L / P a été calculé en divisant %L par %P et a été suivi au cours de ces différentes périodes expérimentales.

2.3. Analyses statistiques

L'effet clone sur les variations de croissance, d'ingéré, d'EA, de rétention en nutriments, et de compositions corporelles a été analysé par des ANOVA en utilisant la procédure GLM du logiciel SAS (SAS Inst., Inc., Cary, NC). Avant chaque analyse, nous avons vérifié l'homostédasticité des résidus ainsi que l'indépendance de la variance des données par rapport à la moyenne. Les analyses ont été effectuées en utilisant le bassin comme unité expérimentale à l'aide du modèle suivant :

$Y_{ij} = \mu + clone_i + e_{ij}$

Où Y_{ij} est la valeur observée pour un bassin, μ est l'estimation de la moyenne de la population, $clone_i$ est l'effet fixe du clone, et e_{ij} le résidu.

Les valeurs %P et %L ont été analysées en prenant le logarithme du poids initial comme co-variable car nous avons observé des différences significatives de poids moyen entre les clones dès le début de la phase A.

Les corrélations entre l'EA et les compositions corporelles, les capacités de rétention en nutriments et les critères indirects ont été analysées avec la procédure CORR du logiciel SAS en utilisant le bassin comme unité expérimentale. Nous avons sommé pour chaque bassin TGC_{FD1} et TGC_{FD2} ainsi que TGC_{RF1} et TGC_{RF2} pour tester si l'utilisation conjointe des deux périodes de jeûne / réalimentation améliorait la prédiction de l'EA. Par ailleurs, TGC_{FD1} et TGC_{RF1} ont été sommés ainsi que TGC_{FD2} et TGC_{RF2}, pour tester si l'un des deux cycles de jeûne et de réalimentation expliquait plus de variations de l'EA et si l'utilisation conjointe des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice améliorait la prédiction des variations de l'EA. Enfin, tous les TGC ont été sommés pour estimer le degré de prédiction obtenu lorsque toutes les périodes expérimentales étaient prises en compte. Pour améliorer le degré de prédiction des critères composites, des coefficients de pondération ont été attribués aux TGC lors de la caractérisation de ces critères composites. Ces coefficients de pondération ont été estimés par une régression linéaire multiple des TGC sur l'EA, en utilisant la méthode de l'amélioration du R^2 maximum. Les corrélations entre ces critères indirects pondérés et l'EA ont également été estimées avec la procédure CORR du logiciel SAS en utilisant le bassin comme unité expérimentale.

3. Résultats et discussion

3.1. Variations inter-clones pour la croissance et l'efficacité alimentaire et comparaisons avec les performances de poissons nourris à satiété (phase A)

Le taux de mortalité au cours de cette première phase expérimentale était inférieur à 1 %, ce qui signifie que la restriction alimentaire pratiquée pendant cette phase de 147 jours n'a pas eu d'impact sur la survie des poissons.

Nous avons mesuré un effet clone significatif sur les variations du TGC, de l'ingéré et de l'EA (P <0,001 ; tableau 9). Les différences de potentiels de croissance ont conduit à une

hiérarchisation des clones pour leur poids moyen qui s'est maintenue jusqu'à la fin de la phase A (figure 6). Deux clones se sont démarqués par leur poids moyen élevé, le clone 6 et le clone 9 (150 g de poids moyen), le clone 10 présentant, lui, le plus faible poids moyen (70 g). Les clones ayant été restreints, leur TGC est inférieur à celui qu'ils avaient exprimé au cours de l'expérience du chapitre 2. Malgré tout, les performances de certains clones se sont hiérarchisés de manière identique au cours des deux expériences (tableau 7), *e.g.* le clone 6 a présenté un TGC supérieur et les clones 5 et 10 un TGC inférieur à la moyenne de la population dans les deux expériences. Pour d'autres clones, en revanche, les hiérarchies ne sont pas comparables entre les deux expériences. Le clone 9 a présenté un TGC au dessus et le clone 2 un TGC en dessous de la moyenne de la population dans la présente expérience, ce qui est l'inverse des résultats décrits au chapitre 2. Plusieurs facteurs, comme le taux de restriction alimentaire ou le mode d'élevage (séparé *vs* mélangé) peuvent expliquer ces différences. Il est, toutefois, important de noter que le choix de notre modèle de prédiction de l'ingéré peut être une des causes majeures expliquant les différences de TGC entre les deux expériences. En effet, dans notre modèle de prédiction, nous avons fixé l'EA de tous les clones à 1,35. Or, nous avons vu que les clones ont présenté des EA variables, comprises entre 1,22 et 1,43. Ces variations d'EA ont pu conduire à une sur ou une sous-estimation des quantités d'aliment nécessaires pour atteindre P_{est}. Ainsi, les clones présentant une EA inférieure à 1,35 requièrent une quantité d'aliment plus importante pour atteindre P_{est} que celle prédite par le modèle. Á l'inverse, les clones présentant une EA supérieure à 1,35 requièrent moins d'aliment que les quantités prédites. Pour chaque clone présentant une EA différente de 1,35, la sur(sous)estimation des quantités d'aliment à conduit à une restriction alimentaire moins(plus) sévère que les 70 % initialement prévus. Á titre d'exemple, nous avons calculé que le clone 9, qui présente la meilleure EA, n'avait été restreint qu'à 80 % de la satiété, alors que le clone 10, qui présente la plus faible EA, avait été rationné à 54 % de la satiété. Il ressort de cette constatation qu'il n'est finalement pas simple de restreindre les poissons à une ration fixée de la satiété. Une solution aurait pu être de calculer l'EA de chacun des clones à l'issue de chaque période de trois semaines et de réajuster le modèle en implémentant les vraies valeurs d'EA des clones, comme nous l'avions fait pour le TGC. Néanmoins, nous avons constaté lors cette expérience que l'EA était très variable d'une période de trois semaines à l'autre, et ne reflétait donc pas les vraies performances d'EA des clones. Caractériser la croissance des poissons à 70 % de la satiété ne sera donc pas une mesure simple à réaliser dans un programme de sélection.

***Tableau 9**. Taux de croissance thermique (TGC, thermal growth coefficient), quantité d'aliment ingéré et efficacité d'utilisation de l'aliment estimés par poissons issus de 10 clones hétérozygotes, élevés dans deux conditions expérimentales. La dernière ligne du tableau correspond à la valeur F de l'ANOVA incluant l'effet clone comme effet fixe. Les moyennes, figurant avec des indices différents, sont significativement différentes après le test de Newman et Keuls. *** indique que toutes les valeurs de F sont significativement différentes de zéro avec une probabilité supérieure à 0,999*

Alimentation	**70 % de la satiété**			**Satiété (chapitre 2)**		
Nombre jours	**147**			**43**		
Type d'élevage	**Séparé**			**Mélangé**		
réplicats	**3**			**6**		
Poids moyen initial (g)	**8**			**88**		
Poids moyen final (g)	**78**			**184**		
Clone	**TGC[a]**	**Ingéré[b] (g.jour^{-1})**	**Efficacité alimentaire**	**TGC**	**Ingéré[c] (g.jour^{-1})**	**Ingéré résiduel**
1	0,13^{bc}	0,35^{cd}	1,30^{b}	0,21^{d}	2,67^{b}	0,00^{bc}
2	0,15^{b}	0,40^{c}	1,35^{b}	0,21^{d}	2,25^{a}	0,58^{a}
3	0,12^{c}	0,29^{e}	1,30^{b}	0,23^{c}	1,29^{b}	-0,18^{bc}
4	0,13^{bc}	0,32^{de}	1,32^{b}	0,20^{e}	1,38^{b}	0,09^{bc}
5	0,12^{c}	0,28^{e}	1,22^{a}	0,22^{d}	1,59^{b}	-0,16^{bc}
6	0,17^{a}	0,53^{a}	1,43^{c}	0,24^{b}	1,65^{b}	-0,16^{bc}
7	0,13^{bc}	0,44^{b}	1,31^{b}	0,25^{a}	2,08^{a}	-0,05^{bc}
8	0,13^{bc}	0,33^{de}	1,34^{b}	0,22^{d}	1,61^{b}	-0,01^{bc}
9	0,17^{a}	0,55^{a}	1,42^{c}	0,21^{d}	1,47^{bc}	-0,28^{c}
10	0,12^{c}	0,28^{a}	1,23^{a}	0,22^{d}	1,60^{b}	0,12^{b}
F	17,71***	54,15***	20,02***	7,85***	15,0***	10,98***

N = 30 bassins

[a] TGC estimés par poisson au cours de la première phase expérimentale

[b] Ingéré estimé par poisson sur la totalité de la première phase expérimentale

[c] Ces valeurs d'ingéré ne sont pas comparables entre les deux expériences. En effet, l'une mesure l'ingéré en continu et l'autre mesure l'ingéré instantané par la technique des rayons-X, sur des poissons de poids moyen très différents. Ceux sont les hiérarchies des clones qui nous intéressent

Le fait que les quantités d'aliment à distribuer aux clones présentant une faible EA soient sous-estimées et que celles à distribuer aux clones présentant une forte EA soient surestimées est une des raisons qui explique l'étroite relation entre le TGC et l'EA, et

finalement l'écart de poids important entre les clones 9 et 10 (tableau 9, figure 6). En outre, il est possible que nous ayons involontairement accentué les écarts d'EA entre les clones, en ne les soumettant pas à la même restriction alimentaire. Dans la présente expérience, le TGC moyen est de 0,14, alors que dans l'expérience du chapitre 2, les mêmes clones, nourris à satiété, ont exhibé un TGC de 0,22, croissance que nous pouvons considérer comme optimale. Le TGC mesuré dans la présente expérience représente donc 62 % du TGC réalisé par les poissons nourris à satiété. Ces chiffres nous indiquent que nous aurions restreint les poissons légèrement plus que ce que nous avions souhaité. Ceci peut en partie s'expliquer par le fait que l'EA moyenne de la population était de 1,32 et non de 1,35 comme nous l'avions supposé dans notre modèle de prédiction de l'ingéré.

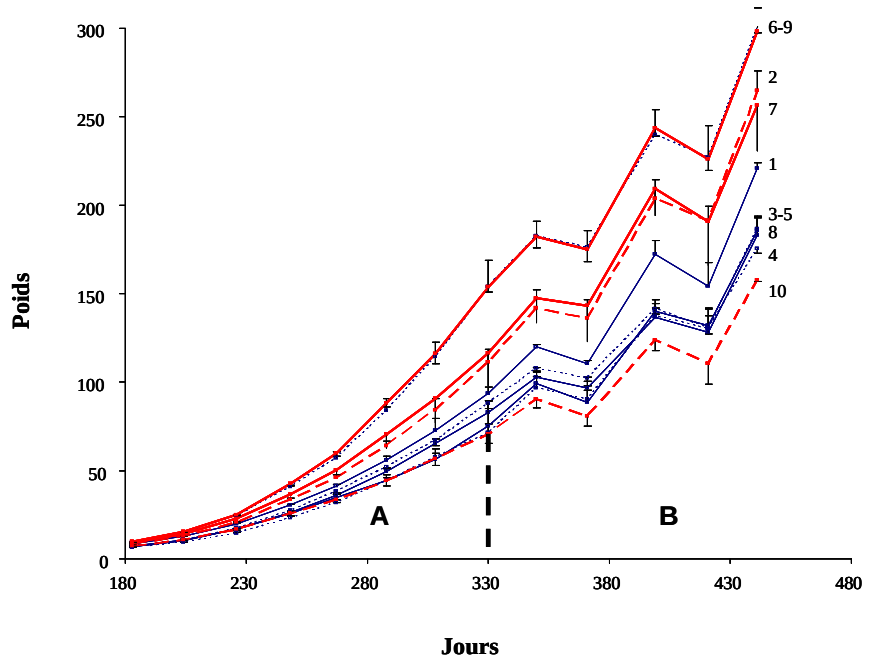


***Figure 6**. Évolution du poids moyen de 10 clones de truite arc-en-ciel, alimentés à 70 % de la satiété (phase A), puis nourris à satiété (phase B), et enfin soumis à deux fois trois semaines de jeûne alternées par quatre et trois semaines de réalimentation à satiété (phase B). Les clones présentés en rouge sont ceux qui ont été choisis pour les analyses de composition corporelle et de rétention en nutriments*

Les performances des clones en termes d'EA peuvent être classées en trois groupes, le groupe des clones présentant une EA élevée (clones 6 et 9), le groupe des clones présentant une EA moyenne (clones 1, 2, 3, 4, 7 et 8), et le groupes des clones présentant une faible EA (clones 5 et 10), les différences entre ces trois groupes étant significatives

(tableau 9). Dans l'expérience présentée au chapitre 2, nous avions également divisé les performances des clones en trois grands groupes. La plupart des clones se hiérarchise dans le même groupe dans les deux expériences : les clones 1, 3, 4, 7 et 8 présentent une efficacité d'utilisation de l'aliment moyenne et le clone 9 présente une bonne efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 9). Nous observons une modification de hiérarchie des autres clones (2, 5, 6 et 10). Ces résultats sont la preuve que des conditions d'élevage divergentes peuvent faire varier les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Evidemment, les facteurs de variation entre ces deux expériences sont nombreux : élevage en clones mélangés, alimentés à volonté et mesure de l'ingéré individuel par rayons-X pour la première (chapitre 2), élevage en clones séparés, alimentés de façon restreinte et contrôle de l'ingéré de groupe pour la seconde (présente expérience). Certaines divergences méritent toutefois d'être discutées. Le clone le moins performant dans l'expérience du chapitre 2 (clone 2) a présenté des performances d'EA dans la présente expérience au dessus de la moyenne de la population. En fait, lorsque nourri à volonté, ce clone a été hyperphagique comparativement aux autres, ce qui a eu pour conséquence de diminuer ses performances d'IR (tableau 9). Une telle interaction entre le taux de rationnement et les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment est comparable à ce qui avait déjà été démontré chez le porc (Hermesch, 2004).

Nous en concluons que le classement des performances de croissance lorsque les animaux sont restreints n'est pas une méthode optimale pour sélectionner les individus utilisant plus efficacement l'aliment, d'une part parce qu'il est très difficile de restreindre tous les individus au même niveau de satiété, et d'autre part parce qu'il peut conduire à conserver des individus qui, lorsqu'ils sont alimentés à volonté, sont hyperphagiques et moins efficaces.

Les conditions d'élevage, et particulièrement le niveau de restriction alimentaire, peuvent faire varier les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Nous en concluons que les performances de croissance en conditions d'alimentation restreinte ne sont pas utilisables comme critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment d'individus nourris à satiété.

3.2. Variabilité génétique et relation entre l'efficacité alimentaire, les capacités de rétention des nutriments et les compositions corporelles (phase A)

Nous avons étudié la variabilité inter-clones des compositions corporelles et des rétentions en protéines et en lipides ainsi les relations entre ces caractères et l'EA, chez quatre des 10 clones. Le choix des quatre clones a été basé sur les critères d'EA et d'ingéré (tableau 9). Le clone 9 a été sélectionné pour son EA élevée, le clone 10 pour sa faible EA. Les clones 2 et 7 ont été sélectionnés car ils présentaient tous deux une EA représentative de l'EA moyenne de la population mais qu'ils différaient l'un de l'autre par leur ingéré, le clone 2 ayant un ingéré plus faible que le clone 7. Notre étude n'ayant été réalisée que sur quatre clones, qui de plus, avaient été, au préalable, sélectionnés sur leur performance d'EA et restreints à 70 % de la satiété, ne nous pouvons évidemment pas estimer des paramètres génétiques précis à partir de ces données. Néanmoins, notre étude permet d'appréhender quelques particularités métaboliques et physiologiques des individus qui seront sélectionnés pour leur performance d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

La variabilité génétique des compositions corporelles et des rétentions en nutriments

Á la fin la phase A, nous avons mis en évidence de la variabilité inter-clones significative pour la teneur en lipides, mais pas pour la teneur en protéines (tableau 10). Ces résultats sont en accord avec la littérature qui montre, chez les salmonidés, une héritabilité élevée à modérée de la teneur en lipides : $h^2 = 0,21 \pm 0,06$ (Quinton et al, 2007b) ; 0,40 (Tobin et al, 2006); 0,47 ± 0,19 (Gjerde et Schaeffer, 1989) et une héritabilité faible à nulle pour la teneur en protéines : $h^2 = 0,07 \pm 0,04$ (Quinton et al, 2007b) ; 0,18 (Tobin et al, 2006); 0,08 ± 0,03 (Gjerde et Schaeffer, 1989).

En revanche, les rétentions en lipides comme en protéines sont significativement différentes entre clones, ces différences étant plus importantes pour les lipides (25 % de variations entre clones) que pour les protéines (15 % de variations entre clones) (tableau 10). On sait par ailleurs qu'il existe des variations inter-espèces de la rétention en protéines (Berg et Bremset, 1998; Rasmussen et Ostenfeld, 2000; Azevedo et al, 2004b). Nous montrons, ici, qu'il existe des variations inter-individus des capacités de rétentions en lipides et en protéines. Sous couvert d'une meilleure caractérisation des paramètres génétiques, on devrait pouvoir, chez la truite arc-en-ciel, sélectionner des individus sur leurs capacités de rétention en nutriments. Ces lignées divergentes pourraient, entre autres, être utilisées pour mieux comprendre le déterminisme génétique de la régulation de l'utilisation des lipides et des protéines chez ces espèces.

***Tableau 10**. Taux moyen de protéines et de lipides exprimés en % de matière fraîche*

(MF), rétention moyenne en protéines et en lipides (%) et corrélations entre ces caractères et l'efficacité alimentaire (EA) pour quatre clones sélectionnés sur la base de leur performance d'EA

	Compositions corporelles		Rétention		
Clone	**Protéine (% MF)**	**Lipide (% MF)**	**Rétention protéines (%)**	**Rétention lipides (%)**	**Efficacité alimentaire**
10	15,8[a]	9,26[b]	41,5[c]	59,1[b]	1,23[c]
7	15,8[a]	10,3[ab]	43,7[b]	67,4[ab]	1,31[b]
2	16,1[a]	11,5[a]	45,9[a]	77,6[a]	1,35[b]
9	16,0[a]	11,4[a]	47,8[a]	79,0[a]	1,42[a]
F_{clone}	0,92	6,39*	19,55***	8,36**	16,05**
R_{EA}	0,24	0,88***	0,97***	0,93***	-

** : P < 0,05 ; ** : P < 0,01 ; *** : P < 0,001*

N = 12 bassins

F est la valeur du test ANOVA incluant l'effet clone comme effet fixe

R_{EA} correspond au coefficient de corrélation entre les différentes variables du tableau et l'EA

Les corrélations entre l'EA, les compositions corporelles et les rétentions des nutriments

L'absence de relation significative entre la teneur en protéines corporelles et l'EA (tableau 10) montre que la teneur en protéines n'explique pas les variations d'EA observées. En revanche, dans notre étude une meilleure utilisation de l'aliment semble être associée à une plus forte teneur en lipides. Il existe, en effet, une corrélation positive entre la teneur en lipides et l'EA (tableau 10). De même, la corrélation positive entre l'EA et le rapport du gain lipidique sur le gain protéique (figure 7) indique une tendance pour le clone le plus efficace (clone 9) à déposer plus de lipides par gramme de protéines comparé aux clones ayant une EA plus faible.

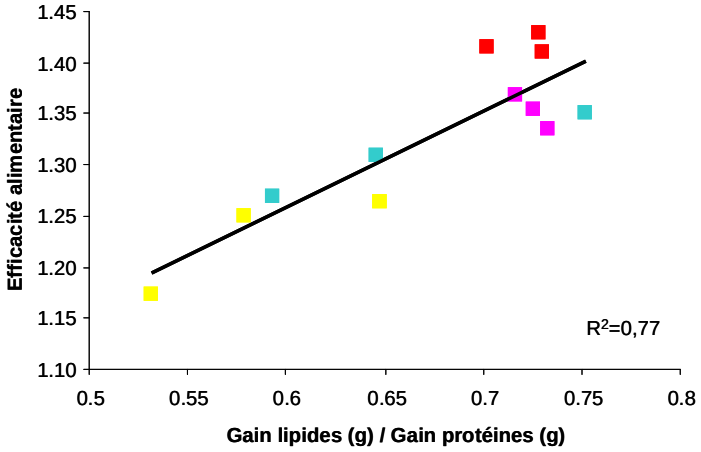


Figure 7*. Relation entre l'efficacité alimentaire et le ratio entre le gain en lipides corporels (g) et le gain en protéines corporelles (g), mesurée pour quatre clones (3 répétitions par clone) au cours d'une phase de croissance de 147 jours où les individus ont été restreints à 70 % de la satiété*

Les corrélations entre les rétentions en nutriments et l'EA des clones sélectionnés sont positives et de même importance pour les protéines (0,97) et les lipides (0,93) (tableau 10). Dans la littérature, les variations de rétentions protéiques expliquent 67 % et 62 % des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment respectivement chez la truite arc-en-ciel (Silverstein et al, 2005) et chez le saumon atlantique (Kolstad et al, 2004). Chez le saumon, les rétentions en lipides n'expliquent que 20 % des variations d'EA (Kolstad et al, 2004). Or, dans notre étude, il semble bien qu'il y ait une relation étroite entre l'EA et la rétention lipidique, le clone le moins efficace ne déposant que 59% des lipides ingérés contre 79% pour le clone le plus efficace (tableau 10). L'analyse des rétentions brutes en protéines ou en lipides ne permet, néanmoins, pas de savoir si la meilleure utilisation de l'aliment s'explique par i) une différence d'utilisation des nutriments pour assurer le métabolisme de base, ii) par une meilleure capacité de digestion / absorption des nutriments ou iii) par une meilleure utilisation des nutriments pour la croissance, ces trois processus physiologiques pouvant expliquer des variations d'EA. En effet, dans la littérature, les différences d'EA ont été associées soit à des différences de capacités digestives (Bureau et al, 2002), soit à des différences de vitesses de dégradation des protéines, ces dernières reflétant des variations de vitesse de turnover des protéines (Carter et al, 1993; MacCarthy et al, 1994).

La relation entre l'utilisation de lipides et l'EA observée, ici, contraste avec les résultats de la littérature ainsi qu'avec nos précédents résultats présentés au chapitre 2, qui tendent à montrer une relation négative entre l'adiposité de la carcasse et l'EA (Quillet et al, 2007b; Quinton et al, 2007b). Néanmoins, il convient de noter que contrairement aux études précédemment citées, où les animaux étaient nourris à satiété notre expérience a été menée dans des conditions de restriction alimentaire. Par ailleurs, l'adiposité de la carcasse est mesurée de différentes manières. Dans l'étude de Quillet et collaborateurs (2007b) c'est le pourcentage de lipides intra-musculaires qui est mesuré et dans l'étude présentée au chapitre 2 c'est la teneur en lipides péri-viscéraux. Or, les taux de lipides corporels, musculaires et péri-viscéraux ne sont pas nécessairement liés. En effet, dans l'étude de Quillet et collaborateurs (2007b) la lignée ayant un taux de lipides intra-musculaires faible présentait un taux de lipides corporels total comparable à la lignée au taux de lipides intra-musculaire élevé, la lignée maigre ayant un taux de lipides péri-viscéraux relativement plus élevé. Chez la truite arc-en-ciel, il a été observé une corrélation génétique négative ou nulle entre le taux de lipides dans les viscères et le taux de lipides musculaires (Gjerde et Schaeffer, 1989; Kause et al, 2002). Par ailleurs, notons que l'étude de Quinton et collaborateurs (2007b) portait sur le corégone. Il est possible que la relation entre l'EA et l'adiposité de la carcasse dépende du compartiment de stockage des lipides examiné, de l'espèce et du niveau d'alimentation.

Compte tenu de la forte relation entre les capacités de rétention en nutriments et l'EA, ainsi que de la composante génétique significative de ces caractères, il est probable qu'une sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment conduise à des individus présentant une meilleure efficacité de rétention en nutriments que la population d'origine. Par ailleurs nous ajoutons que les individus pourraient présenter une orientation métabolique préférentielle pour le dépôt de lipides par rapport au dépôt de protéines. Une sélection pour l'EA ne devrait pas modifier la teneur corporelle en protéines. En revanche, les conséquences d'une telle sélection sur la teneur corporelle en lipides sont à étudier spécifiquement, il faudra bien contrôler le niveau d'alimentation des individus et standardiser la mesure de l'adiposité.

La sélection pour l'efficacité alimentaire devrait logiquement conduire à une amélioration de l'utilisation globale des aliments. Dans nos conditions d'élevage, les individus les plus efficaces tendent à déposer plus de lipides par rapport aux protéines.

3.3. Corrélations entre l'efficacité alimentaire et les variations de poids réalisées au cours de périodes de jeûne et de réalimentation (phase B)

Nous cherchons, ici, à savoir si les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont utilisables comme critères indirects de l'EA pour des individus élevés en conditions d'alimentation restreinte et si les relations entre ces caractères peuvent être influencées par les conditions d'élevage.

Au début de cette deuxième phase expérimentale, la croissance des clones a été enregistrée au cours d'une période de trois semaines durant laquelle les poissons ont été nourris à satiété. Le TGC moyen des clones, pendant cette période de croissance a été de 0,18 (tableau 11) ce qui correspond à une augmentation de 30 % par rapport au TGC exprimé pendant la première phase expérimentale. Á la fin des deux périodes de jeûne et de réalimentation, le taux de mortalité a été inférieur à 1 % ce qui signifie que les clones ont relativement bien supporté les périodes de jeûne, à la suite desquelles ils ont tous exprimés une croissance compensatrice, le TGC moyen passant de 0,18 à 0,26 pour la première période de croissance compensatrice et à 0,31 pour la deuxième période de croissance compensatrice (tableau 11).

Nous n'avons pas mis en évidence de variations inter-clones significatives pour la résistance au jeûne ni pour la croissance compensatrice (tableau 11), alors que nous avions montré dans le chapitre précédent qu'il était possible de détecter de la variabilité génétique pour ces caractères avec la même population de 10 clones (chapitre 2). Il est possible que ce soit la restriction alimentaire de 147 jours qui ait lissé les variations inter-clones empêchant toute détection de variabilité génétique. Dans leur étude, Boujard et collaborateurs ont mis en évidence que le passé nutritionnel pouvait influencer les performances de croissance compensatrice (2000). Quoi qu'il en soit, ces résultats nous indiquent qu'il n'est pas possible de sélectionner sur la résistance au jeûne et la croissance compensatrice à partir d'individus ayant au préalable subi une période de restriction alimentaire.

***Tableau 11**. Moyenne des taux de croissances (± écart type) de 10 clones de truite arc-en-ciel, au cours de périodes de deux fois trois semaines de jeûne alternées par quatre et trois semaines de réalimentation à satiété. Dans l'avant dernière ligne du tableau est représentée la valeur F de l'ANOVA testant l'effet clone sur les différents TGC. R_{EA} correspond au coefficient de corrélation entre les TGC et l'efficacité alimentaire. TGC_{BG} correspond au coefficient de croissance thermique réalisés en période de croissance, TGC_{FD1} et TGC_{FD2} correspondent aux coefficients de croissance thermique réalisés respectivement en première et deuxième période de jeûne, TGC_{RF1} et TGC_{RF2} correspondent aux coefficients de croissance thermique réalisés respectivement en première et deuxième période de réalimentation*

Clone	TGC_{BG}	TGC_{FD1}	TGC_{RF1}	TGC_{FD2}	TGC_{RF2}
1	0,20±0,01	-0,07±0,05	0,31±0,10	-0,10±0,10	0,35±0, 04
2	0,20±0,01	-0,04±0,00	0,29±0,02	-0,07±0,03	0,33±0, 01
3	0,20±0,05	-0,05±0,03	0,27±0,02	-0,05±0,03	0,33±0, 05
4	0,15±0,03	-0,06±0,01	0,23±0,02	-0,05±0,01	0,32±0, 08
5	0,21±0,08	-0,09±0,06	0,29±0,05	-0,05±0,01	0,32±0, 02
6	0,16±0,05	-0,03±0,03	0,24±0,01	-0,06±0,03	0,30±0, 01
7	0,20±0,03	-0,02±0,02	0,28±0,02	-0,09±0,01	0,31±0, 05
8	0,15±0,01	-0,04±0,01	0,21±0,01	-0,07±0,03	0,27±0, 01
9	0,15±0,02	-0,05±0,01	0,26±0,01	-0,08±0,03	0,30±0, 1
10	0,20±0,02	-0,09±0,01	0,26±0,08	-0,09±0,08	0,31±0 ,01
Moyenne	0,18	-0,05	0,26	-0,07	0,32
F_{clone}	17,71***	1,28	1,49	0,65	1,07
R_{EA}	*-0,57***	*0,38**	*-0,25*	*0,13*	*-0,11*

*P < 0,05 ; *** : P < 0,001*

N = 30 bassins

Nous avons toutefois pu mettre en évidence des corrélations significatives entre l'EA et la résistance au jeûne exprimée en première période de jeûne (FD1, tableau 11) ainsi qu'entre l'EA et tous les critères composites intégrant FD1 (tableau 12). Intégrer d'autres variables explicatives que FD1 n'améliore pas la précision de prédiction des variations de l'EA. Les performances de résistance au jeûne en première période de jeûne permettent donc de prédire les variations d'EA dans nos conditions expérimentales.

***Tableau 12**. Étude des corrélations entre l'efficacité alimentaire et les critères composites. Dans la colonne de droite du tableau est représentée la valeur F de l'ANOVA testant l'effet clone sur les différents critères indirects. R_{EA} correspond au coefficient de corrélation entre les critères indirects testés et l'efficacité alimentaire. TGC_{FD1} et TGC_{FD2} correspondent aux coefficients de croissance thermique réalisés respectivement en première et deuxième période de jeûne, TGC_{RF1} et TGC_{RF2} correspondent aux coefficients de croissance thermique réalisés respectivement en première et deuxième période de réalimentation.*

Critères composites	R_{EA}	F_{clone}
$TGC_{FD1} + 0{,}08.TGC_{FD2}$	0,39*	1,16
$TGC_{RF1} + 3{,}89.TGC_{RF2}$	0,25	1,90
$TGC_{FD1} – 0{,}05.TGC_{RF1}$	0,39*	1,20
$TGC_{FD2} - 0{,}89.TGC_{RF2}$	0,18	1,32
$TGC_{FD1} + 0{,}09.TGC_{RF1} + 0{,}16.TGC_{FD2} – 0{,}18.TGC_{RF2}$	0,39*	1,33

** : P < 0,05*

N = 30 bassins

Les corrélations entre la résistance au jeûne, la croissance compensatrice et l'efficacité d'utilisation de l'aliment divergent entre la présente expérience et l'expérience présentée au chapitre 2. Tout d'abord, TGC_{FD1} est, ici, significativement corrélé aux performances d'EA (tableau 11), ce qui n'été pas le cas lors de la précédente expérience (chapitre 2). Par ailleurs, le sens des corrélations entre la croissance compensatrice et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, bien que non significatives, sont différentes entre les deux expériences, négatives dans la présente expérience (tableau 11) et positive lors de la précédente. De plus, dans l'expérience présentée au chapitre 2 l'utilisation conjointe de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice avait permis d'améliorer significativement la prédiction de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, alors qu'ici les variations de l'EA sont largement expliquées par FD1. Nos résultats fournissent donc une nouvelle confirmation de l'impact significatif du passé nutritionnel sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Néanmoins, prises en combinaison ces performances sont corrélées aux variations de l'EA, tout comme elles l'étaient lors de l'expérience présentée au chapitre 2. Notre étude renforce l'intérêt de considérer plusieurs périodes de jeûne et de réalimentation et de combiner les performances mesurées pour correctement refléter les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment, qu'elles qu'aient été les conditions d'élevage.

Les corrélations entre la résistance au jeûne, la croissance compensatrice et l'efficacité d'utilisation de l'aliment dépendent des conditions d'élevage. Toutefois, un critère composite intégrant deux périodes de jeûne et deux périodes de croissance compensatrice apparait suffisamment robuste pour être utilisé comme critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment dans différentes conditions d'élevage.

3.4. Relation entre l'efficacité alimentaire et les compositions corporelles en période de jeûne et de réalimentation (phase B)

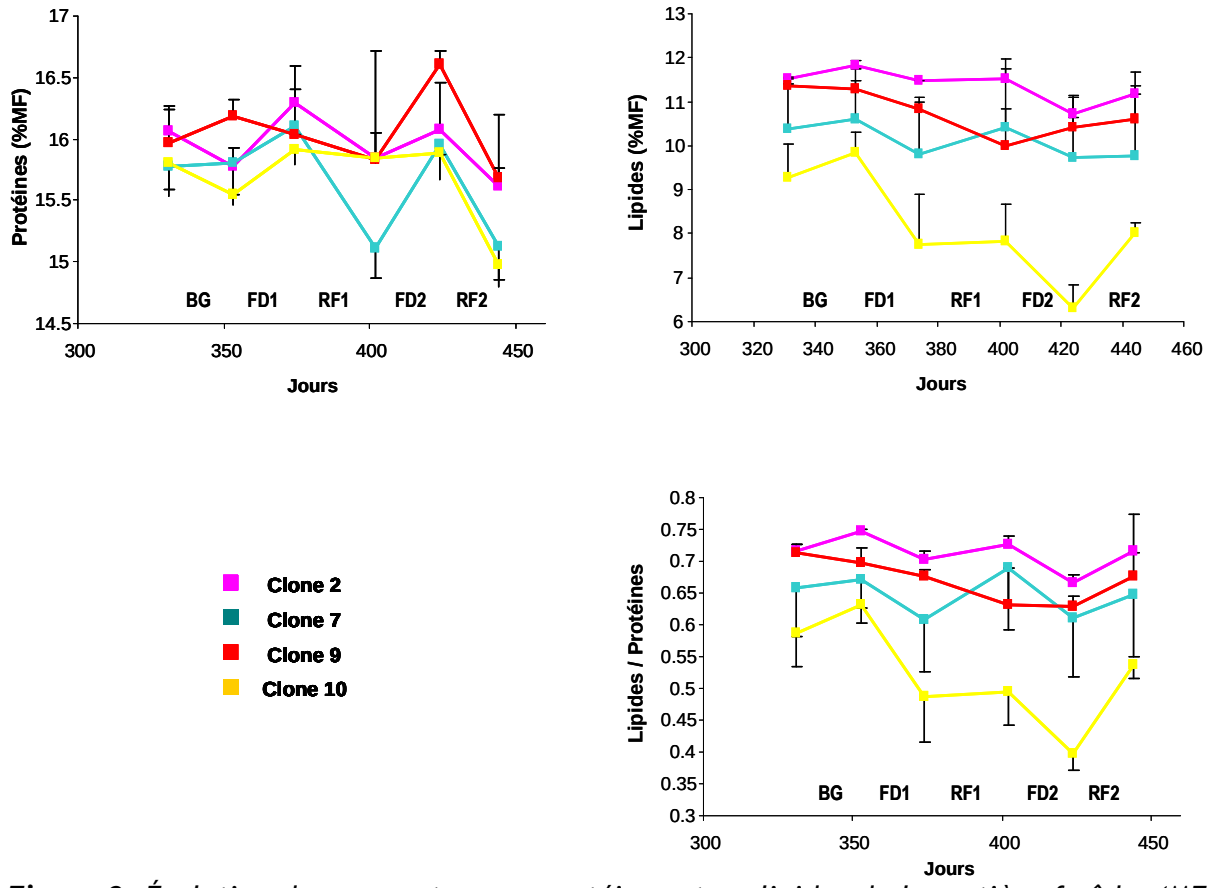


***Figure 8**. Évolution du pourcentage en protéines et en lipides de la matière fraîche (MF) et du ratio % lipides (MF) / % protéines (MF) au cours d'une période de croissance basique (BG) puis deux périodes successives de jeûne de trois semaines (FD1 et FD2), alternées par deux périodes successives de réalimentations de quatre et trois semaines (RF1 et RF2) pour quatre clones de truites arc-en-ciel divergents par leurs performances d'EA*

L'utilisation des nutriments au cours de périodes successives de jeûne et de réalimentation

Nous avons étudié les variations des compositions corporelles à l'issue de périodes de jeûne et de réalimentation afin d'appréhender les particularités métaboliques des individus qui seront sélectionnés sur leur performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice.

D'une manière générale nous avons constaté que %P augmentait pendant les périodes de jeûne et diminuait pendant les périodes de réalimentation alors que, et que, à l'inverse, %L diminuait pendant les périodes de jeûne et augmentait pendant les périodes de réalimentation (figure 8). Ces résultats nous laissent penser que les poissons ont utilisé préférentiellement leur réserve lipidique pour faire face aux périodes de jeûne. Ces observations corroborent des résultats précédents qui démontrent une utilisation préférentielle des lipides comme source d'énergie en période de jeûne pour des truites arc-en-ciel dont le poids moyen était compris entre 50 et 100 g (Quinton et Blake, 1990; Blake et al, 2006). En revanche, chez des truites plus jeunes (quatre grammes), il a été observé une utilisation préférentielle des protéines comme source énergétique (Lauff et Wood, 1996). Il est possible que le choix du substrat énergétique pendant les périodes de jeûne dépende de l'âge des individus, ce qui expliquerait ces différences de résultats. En effet, de jeunes truites de quatre grammes présentent une teneur en lipides corporels deux fois plus faible que des truites plus âgées (100 g) telles que celles utilisées dans notre expérience (Bureau et al, 2002). Il est possible que la réserve lipidique des jeunes truites ne soient pas suffisante pour couvrir les besoins énergétiques nécessaires en période de jeûne, elles seraient de ce fait « contraintes » d'utiliser leur réserve protéique.

Par ailleurs nos résultats ont montré que les clones n'ont pas retrouvé leur composition corporelle d'avant jeûne après la première période de réalimentation. Ces résultats sont en accord avec les résultats de Blake et collaborateurs (2006) qui ont constaté qu'après un cycle de trois semaines de jeûne et de trois semaines de réalimentation, les individus présentaient un %L inférieur à celui qu'ils avaient exhibé avant la période de jeûne, mais contrastent avec l'étude de Quinton et collaborateurs (1990) qui avait montré une restauration complète de la composition corporelle après un cycle de trois semaines de jeûne et de réalimentation. Il se peut qu'avec une période de croissance compensatrice plus longue nous aurions observé une restauration complète de la composition corporelle des clones. En effet, chez l'omble chevalier après une période de huit semaines de jeûne, huit semaines de réalimentation n'ont pas suffi à restaurer les compositions corporelles

d'avant jeûne, alors qu'après 16 semaines de réalimentation les individus ont présenté des compositions corporelles similaires aux individus n'ayant pas subi de périodes de jeûne (Miglavs et Jobling, 1989). En fait, il est probable que le temps nécessaire aux poissons pour restaurer leur composition corporelle varie avec de nombreux facteurs tels que la durée du jeûne, le poids des individus, l'espèce ou encore les conditions environnementales, dont l'importance relative n'a pas encore été déterminée. Quoiqu'il en soit, nos résultats ont montré que les clones n'ont pas abordé les premiers et seconds cycles de jeûne et de réalimentation avec les mêmes réserves corporelles.

Nous avons regardé si les clones qui présentaient des EA différentes divergeaient également par leur utilisation des nutriments en période de jeûne et de réalimentation. Nous avons montré que l'évolution du %P au cours de ces périodes ne divergeait pas entre les clones, ce qui laisse supposer que l'utilisation des protéines n'est pas corrélée aux variations de l'EA (figure 8). Les évolutions du %L et du ratio L/P sont très similaires entre elles. L'analyse de la séquence de l'utilisation des lipides et du ratio L/P nous montre que le clone le plus efficace (clone 9) est celui pour lequel le %L et le ratio L/P varient peu pendant les périodes de jeûne et de réalimentation. Le clone le plus efficace serait donc aussi celui qui serait capable de conserver sa composition corporelle quelle que soit la période expérimentale. Il se pourrait que ce soit cette stabilité qui lui confère ses propriétés d'utilisation efficace de l'aliment. Une sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment sur la base des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice pourrait donc conduire à des individus qui seraient capables de maintenir leur composition corporelle stable dans différentes conditions environnementales. *A contrario*, chez le clone le moins efficace (clone 10), on observe une utilisation drastique des lipides par rapport aux protéines pendant les périodes de jeûne. Néanmoins, il est difficile de savoir si cette chute drastique est liée à une plus mauvaise utilisation de l'aliment, ou simplement au fait que ce clone présentait dès le début de la première période de jeûne une composition corporelle en lipides bien plus faible que celles des autres clones. Clairement, ces deux clones n'ont pas entamé les séquences de jeûne et de réalimentation avec les mêmes réserves corporelles, le clone 10 ayant été beaucoup plus affaibli par la période de restriction alimentaire de 147 jours. De surcroit, ce clone présentant une plus faible EA, il a été plus restreint que les autres pendant cette période. Ainsi, il est difficile de savoir si les différences d'évolution de %L et de L/P sont expliquées par des différences d'EA ou par des différences de réserves corporelles en début de première période de jeûne.

En définitive, notre dispositif expérimental (poissons restreints à 70 % de la satiété pendant 147 jours, et clones présentant des poids moyens et des compositions corporelles très différentes au début de la première période de jeûne) ne nous permet pas de conclure quant aux différences d'utilisation des nutriments entre clones plus ou moins efficaces, étant donné que les clones n'ont pas entamé les séquences de jeûne et de réalimentation avec les mêmes réserves corporelles. Néanmoins il ressort de nos résultats qu'étudier l'évolution des cinétiques du ratio L/P est une piste intéressante pour mieux comprendre les variations d'utilisation des nutriments d'individus présentant des efficacités différentes. Disposer de lignées divergentes pour leur EA permettrait de mener ces investigations. Il conviendra, toutefois, dans la mesure du possible, d'utiliser des animaux présentant, en début de phase expérimentale, un poids moyen et des compositions corporelles similaires.

En conséquence, une sélection basée sur ces critères indirects pourrait conduire à retenir des individus ayant des capacités particulières à maintenir leurs réserves corporelles. Néanmoins, rappelons que nos résultats ont été obtenus sur des clones qui présentaient au début de la phase expérimentale des différences significatives de compositions corporelles.

CHAPITRE 4 : RELATION ENTRE LES CRITERES INDIRECTS ET L'EFFICACITE D'UTILISATION DE L'ALIMENT CHEZ LE BAR

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication en cours de révision à la revue Aquaculture : In search for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Part I: phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding period.
L. Grima, M. Vandeputte, F. Ruelle, A. Vergnet, M. Mambrini, B. Chatain.
Il est lié au chapitre 5, qui présente la seconde partie de l'étude et qui vise à mesurer l'héritabilité des critères indirects.

1. Présentation de l'étude

Dans les deux chapitres précédents, l'utilisation des clones a permis de mettre en évidence des corrélations génétiques significatives entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et un critère composite intégrant les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. L'objectif de cette étude est de tester si ces résultats peuvent être vérifiés chez une autre espèce, le bar, et d'estimer l'effet d'une sélection pour ce critère sur la qualité de la chair. Notre population de bars a été créée pour avoir une large variabilité génétique ce qui permettra d'étudier la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le critère indirect sur une population aux caractéristiques génétiques plus proche d'une population d'élevage que ne le sont les clones de truites arc-en-ciel. Nous avons produit 328 familles en croissant huit femelles avec 41 mâles. Les poissons issus de ce croisement ont été élevés en commun dès le stade œuf, puis 306 jours après la fécondation, 2000 d'entre eux ont été choisis au hasard pour être soumis à deux cycles de trois semaines de jeûne alternées par trois semaines réalimentation. Tous ces poissons ont été marqués individuellement par puce électronique et classés en fonction de leurs performances au cours de cette épreuve : FD^-, FD^+, RF^- and RF^+ pour les poissons ayant une perte (FD) ou un gain (RF) de poids relativement inférieur (-) ou supérieur (+) à la moyenne de la population. Ils ont ensuite été répartis dans quatre groupes divergents (FD^-/RF^-, FD^+/RF^+, FD^-/RF^+, FD^+/RF). Chacun de ces quatre groupes a été élevé dans trois bassins répliqués (50 poissons par bassin) pour mesurer leur ingéré résiduel (IR) sur une période de six mois. Après cette période, les poissons ont subi un nouveau cycle de jeûne et de réalimentation de trois semaines et une dernière période de jeûne de trois semaines. Á la suite de ces périodes, la teneur en lipides intra-musculaires a été mesurée individuellement. Á la fin de l'expérience, le poids et la teneur en lipides intra-musculaires ont été individuellement mesurés et 300 poissons abattus pour évaluer sur chacun d'entre eux les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse.

Les résultats ont permis de confirmer l'étroite relation entre FD et l'IR (P = 0,04 ; n = 12 bassins). La relation entre le critère composite (CC) intégrant la résistance au jeûne et la croissance compensatrice était, elle, proche de la signification (P = 0,06 ; n = 12 bassins). Á l'inverse de CC, FD est corrélé avec la teneur en lipides intra-musculaires (P < 0,05 ; n = 600) et il existe une tendance du rendement hépato-somatique en fin de jeûne à être corrélé à l'IR. Ces résultats suggèrent que les individus les plus efficaces seraient ceux qui stockent le plus de lipides dans le muscle et dans le foie. Nous recommandons donc une étude approfondie de la relation entre la teneur en lipides corporelles et l'IR chez le bar puisque nos résultats suggèrent, chez cette espèce, qu'une sélection pour l'IR conduirait à un engraissement des individus et donc à une altération de la chair. Le rendement en carcasse, quant à lui, ne semble pas avoir été modifié par les variations d'IR ce qui signifierait que l'efficacité apparente des individus présentant un faible IR s'expliquerait par une production plus importante en tissus musculaire.

En fin de chapitre, nous présentons les résultats complémentaires que nous avons obtenus sur les variations inter-groupes de l'IR mesuré individuellement par la technique des rayons-X.

2. Phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding period

In search for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*)
Part I: phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding periods

Laure Grima[a,b,], Marc Vandeputte[a,b*], François Ruelle[a], Alain Vergnet[a], Muriel Mambrini[b], Béatrice Chatain[a]

[a] *Ifremer, Station expérimentale d'aquaculture, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-Flots, France*

[b] *INRA, UMR 1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France*

* Corresponding author: tel: +33-4 67 13 04 07; fax: +33-4 67 13 04 58; e-mail: marc.vandeputte@jouy.inra.fr

ABSTRACT

No commercial breeding programs have yet started to improve feed utilization efficiency in fish, mainly because of the difficulty in accurately measuring individual feed intake in fish reared in groups. Our general goal is to propose indirect criteria to be used for breeding of commercial lines. In a previous study undertaken with rainbow trout clones, a genetic correlation was detected between residual feed intake (RFI), and body weight variation during successive periods of feed deprivation (FD) and re-feeding (RF). To assess the pertinence of such indirect criteria for future breeding programs, we set up a large experiment using sea bass (*Dicentrachus labrax*), a recently domesticated species with broad genetic diversity. The objectives of the present study were to analyze the relationship of FD and RF with RFI, and to assess the consistency of such indirect criteria over time and their correlation with carcass quality. Fish originating from a full factorial design combining eight dams and 41 sires, were raised in the same tank. At 306 days post fertilization 2,000 fish were individually tagged and their body weight recorded over a growth period of three weeks, followed by two successive periods of three weeks of feed deprivation and three weeks of *ad libitum* re-feeding. Fish performances were then classified, FD^-, FD^+, RF^- and RF^+ for fish exhibiting loss (FD) or gain (RF) of weight relatively lower (-) and higher (+) than the population mean. Fish were sorted into four groups (FD^-/RF^-, FD^+/RF^+, FD^-/RF^+, FD^+/RF). Each of the 4 groups was split between three replicated tanks of 50 fish. Body weight gain and feed intake were measured for each replicate every three weeks over a six months period to estimate residual feed intake. The fish then underwent a period of three weeks of feed deprivation followed by a period of three weeks of *ad libitum* re-feeding. At the end of each period, individual weight gain variations were recorded, as well as muscle fat using ultrasonic measurement.

The relationship with RFI variations was high for FD ($P = 0.04$, $n = 12$), and close to significance for a criterion merging FD and RF performances ($P = 0.06$, $n = 12$). FD but not RF was negatively correlated with muscle fat ($P < 0.05$, $n = 600$). In conclusion, selecting fish losing less weight during a three week feed deprivation period should lead to improve RFI, but also to increase muscle fatness. Using a combination of FD and RF as indirect criteria would result in slower progress in RFI, but would not impact carcass quality traits. The next step for inferring the potential genetic gain that can be expected is to assess the heritability of such criteria.

Keywords: residual feed intake, indirect criteria, feed deprivation, compensatory growth, sea bass

1. Introduction

In farmed fish, feed represents at least 50 % of production costs and is responsible for a substantial part of their environmental loading. Improving feed utilization efficiency thereby provides real hope to significantly reduce the cost and ecological impact of aquaculture production. These stakes are particularly important in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) which is one of the major aquaculture fish in the Mediterranean. Sea bass feed efficiency is low (g weight gain/g feed intake between 0.4 and 0.8) compared to other cultured fish species.

Large improvements in productivity can be expected with selective breeding in fish. The genetic variability of most production traits is large, probably due to the recent domestication of most species (Gjedrem, 2000). This is especially true for sea bass production, which has begun only about 20 years ago and, in many cases, still relies on wild broodstock. Heritability of growth traits is high for this species (Dupont-Nivet et al., 2008). A first attempt of experimental selection has led, with 5 % selection pressure, to a gain of 23 % body weight at commercial size in the first generation (Vandeputte et al., 2009).

In fish, feed utilization efficiency presents sufficient genetic variability to be detected in rearing conditions (Thodesen et al., 2001; Henryon et al., 2002; Kolstad et al., 2004). However, to the best of our knowledge, no selective breeding program for improving feed utilization efficiency has started yet with any species of fish. This is explained by the lack of knowledge regarding its genetic basis. In endothermic land vertebrates, RFI is the trait that is now widely used to study the genetic variability of feed utilization efficiency. It is calculated as the difference between actual and expected intake of an individual over a given weight gain interval. What is required is an accurate measurement of individual intake, and models describing the relationship between intake and growth. RFI presents the advantage of not being a ratio. Moreover, expected intake being generally predicted from maintenance and production requirements, RFI is assumed to be stable through life stages (Crews, 2005). In land vertebrates, RFI heritability is moderate and breeding programs aimed at improving this trait have been successful (Pitchford, 2004). In fish, improvements can be expected with selective breeding since recent experiments on rainbow trout pointed out significant genetic variability for RFI (Silverstein et al., 2005; Grima et al., 2008). However, because fish are reared in groups, individual feed intake can not be recorded directly. Also, because most of the fish species reared have been domesticated only recently, reference models are still lacking – although studies are underway (Bureau and Hua 2008). Indirect criteria for RFI are, therefore strongly needed

for developing future breeding programs. Such criteria should be non invasive and easily recordable at the individual level.

Selection for growth is often seen as a way to indirectly improve feed utilization efficiency by reducing the importance of maintenance costs relative to body weight gain (Pym, 1990). However, body weight gain, *per se*, may not be an accurate indirect criterion in fish. In some experiments, a positive genetic correlation between growth and feed efficiency can be seen (Thodesen et al., 1999; Kause et al., 2006; Quinton et al., 2007), while in other experiments selection for growth does not lead to improved feed efficiency (Sanchez et al., 2001; Ogata et al., 2002; Mambrini et al., 2004). Variability in the selection schemes and in the experimental conditions -in particular the feeding regime and the fish line chosen- may explain these discrepant conclusions. In land vertebrates, maintenance requirements have been identified as one of the major process explaining variation in feed utilization efficiency (Herd et al., 2004). In fish, maintenance requirements are usually estimated by energy loss at zero intake (Cho and Bureau, 1998; Bureau et al., 2002; Lupatsch et al., 2003). This trait can be measured either by recording oxygen consumption of fish being feed deprived since three to seven days, either by measuring carcass energy loss after a long feed deprivation period (Lupatsch et al., 2003). None of those traits can be easily used to evaluate the performances of breeding candidates, as measurement of oxygen consumption needs very specific equipment, and carcass energy loss measurement is lethal. Fish, because of their relatively low maintenance requirements for energy as compared to mammals, can sustain large periods of feed deprivation, and are able, when they are re-fed, to boost their performance in terms of intake and feed utilization efficiency to recover their weight gain (Ali et al., 2003). Because the objective is to rank individuals or lines according to their relative variations in feed utilization efficiency, our assumption is that individual discrepancies of weight loss during feed deprivation (FD) and weight gain during a following re-feeding period (RF) can reflect variations in feed utilization efficiency. Because they are easily recordable in usual farm conditions, they could be pertinent indirect criteria to be used in selective breeding programs aiming to improve feed utilization efficiency. The first step to examine this assumption is to look at the genetic correlations between these indirect criteria and RFI itself. We therefore used rainbow trout clones and found that a criterion integrating body weight loss during feed deprivation and body weight gain during subsequent re-feeding periods could explain 59 % of the genetic variation in RFI (Grima et al. 2008). Clones are highly appropriate models for separating genetic and environmental variation components, but they do not offer high genetic diversity in an experimental population. The next step would be to verify the pertinence of such indirect criteria in

population of larger diversity. Sea bass populations are extremely diverse, mainly because their production still partly relies upon wild-caught broodstock.

The objective of the present study was to test if FD and RF could be pertinent for selecting RFI variations with sea bass. We set up a protocol to assess the relationship between RFI variations and FD plus RF performance. In addition, we analyzed the consistency over time of FD and RF performance. As selection for body weight variations can also lead to variations in carcass quality traits, such as increased fatness when selecting for body weight gain in fish (Gjedrem, 1997; Kause et al., 2007). The present study then also aimed to infer the impact of using such traits on muscle quality.

2. Materials and methods

We aimed to produce 328 families based a full factorial mating design using wild broodstock. We took care to raise fish in the same common environment as early as possible. The study comprised two main experimental phases and 4 steps (Fig. 1); 1) phase 1 step 1: individual growth, FD and RF performance were recorded on the largest number of fish representative of the families and reared in a common tank, 2) step 2: fish performance were classed as FD^-, FD^+, RF^- and RF^+ for fish exhibiting loss (FD) and gain (RF) of weight relatively lower (-) and higher (+) than the population mean and were separated into four triplicate groups FD^-/RF^-, FD^+/RF^+, FD^-/RF^+ and FD^+/RF^- 3) phase 2 step 3: group RFI was estimated based on body weight gain and feed intake recorded over a period of 6 months and 4) step 4: at the end of the experiment individual FD and RF performance were checked; muscle fat and perivisceral fat content of the fish from each group were evaluated.

2.1. Fish production

Fish were produced according to a full factorial mating design combining eight dams and 41 sires (see also Grima et al., 200X). Immediately after fertilization, eggs were pooled for 48 h incubation (14°C), then 50 ml of viable eggs (~ 40,000) were collected and placed in a single 0.5 m^3 incubator. Standard rearing conditions were used, water temperature was gradually increased from 14°C to 20°C in the first 68 days. Fish were transferred into a common 5 m^3 fiberglass tank until the start of the experiment. During this pre-growing phase, salinity varied between 24 and 39 $g.l^{-1}$.

2.2. Experimental phase 1: Individual weight loss and weight gain performance, and subsequent group composition

2.2.1. Recording performance: At day 306 post fertilization (pf), 2,000 fish were randomly chosen, individually tagged with a Passive Integrated Transponder (AEG-Id, Germany) and individually weighed. We checked the pedigree of 1,300 fish using six microsatellite markers and can assess that at least 261 families were represented (see also Grima et al., 200X). They were placed into a single 5 m^3 tank equipped with recirculated water system; water temperature was maintained around 20°C and salinity was on average 37 $g.l^{-1}$. Fish were fed *ad libitum* a standard commercial diet (Neogrower, Le Gouessant, France), containing 45 % protein and 17 % lipid, using a self feeder to which the fish had day-long access. Individual weight was recorded at day 341 and day 370 pf for assessing the basic growth (BG). Fish were then submitted to two successive periods, each consisting of three weeks of feed deprivation (FD1 day 371 to day 392 pf, and FD2 day 415 to day 436 pf) followed by three weeks of *ad libitum* re-feeding (RF1 day 393 to day 414 pf, and RF2 day 437 to day 458 pf). To record individual weight, free access to food was stopped 24 h before the measurement for BG and RF periods, fish were anaesthetized (2-phenoxy-ethanol 0.4 ml. l^{-1}), individually identified using a PIT-Tag reader and weighed to the nearest 0.1 g. They were re-fed the day after the measurements, except when the following period was FD.

Growth rate in each period was expressed as the Thermal Growth Coefficient, which offers a standardized measure of growth that is unaffected by body weight, time interval and water temperature (Iwama and Tautz, 1981).

$$\text{Thermal growth coefficient (TGC)} = \frac{(W_f^{1/3} - W_i^{1/3})}{\sum T} \times 100$$

Where W_f and W_i are the final and initial body weights of the considered period, and $\sum T$ is the sum of day temperatures during the period. Growth rates for the different periods are referred to as TGC_{BG}, TGC_{FD1}, TGC_{RF1}, TGC_{FD2}, and TGC_{RF2}.

2.2.2. Separation into groups: The objective was to sort the fish according to the TGC values measured during the feed deprivation and re-feeding periods: low or high weight loss during feed deprivation (FD^- and FD^+, respectively), low or high TGC during re-feeding (RF^- and RF^+, respectively), low or high TGC during re-feeding (RF^- and RF^+, respectively) and constitute four groups: FD^-/RF^-, FD^+/RF^+, FD^-/RF^+ and FD^+/RF. The sorting was realized at the end the second re-feeding period (day 458 post fertilization), so groups were constituted based on the performance of the two TGC_{FD} (1 and 2), which were averaged

(TGC_{FD}), and only one RF (TGC_{RF1}) periods. Among the 2,000 fish, 1,907 had valid data for all TGCs and could be used.

Body weight gain and loss during feed deprivation and re-feeding periods are closely linked to individual growth performances. Because we want to characterize the direct relationship between RFI and FD or RF performance, we corrected TGC_{FD} and TGC_{RF1} values by growth performance. Moreover, as fish lose proportionally less weight during deprivation periods than they gain during re-feeding periods, the corrected TGC values were standardized (mean = 0; SD = 1) to give as much importance to weight loss as to weight gain. In practice, TGC_{FD} and TGC_{RF1} were each regressed on TGC_{BG} and BW_{341} in a multiple linear regression. The residuals of the regressions were standardized and their values (FD_{corr} and $RF_{corr,}$ Table 1) were used to constitute the groups (Fig. 2). We wish to rise to the reader that fish identified as FD^- are those fish that lose little weight during feed deprivation, and then are fish with a positive value of FD_{corr}, while FD^+ fish lose much weight and have a negative value of FD_{corr}. We selected 208 fish from each group, representing 10.9% of the initial experimental population. Among those fish, 150 were randomly chosen to be used in the present study.

2.3. Experimental phase 2: Growth and feed intake of the groups, stability of the indirect criteria

2.3.1. Fish Management: The 150 fish from each group were randomly dispatched into three replicated tanks (1 m^3; 50 fish per tank). Tanks were supplied with flow-through seawater, temperature varied between 16 and 22°C, and salinity between 30 and 39 $g.l^{-1}$. Fish were hand-fed once daily (seven days a week) to apparent satiation with the same commercial diet as the one used in the first experimental phase, each meal lasting approximately one hour.

After a six weeks adaptation period (day 505 post fertilization), group body weight and intake were recorded once or two times a month until day 679 post fertilization. Individual body weight were measured as previously described. To measure feed intake, feed distributed and feed waste were weighed for each replicate as described in Helland et al. (1996).

2.3.2. Consistency of weight loss and weight gain performance and relationship with carcass traits: From day 679 pf on, fish were subjected to a feed deprivation (day 679 to day 700 pf) followed by a re-feeding (day 701 to day 722 pf) and then a final feed deprivation period (day 723 to day 744 pf). At the end of each period, fish were

individually weighed as previously described and the dorsal muscle lipid content was assessed using indirect ultrasonic measurement (Distell Fish Fatmeter, FM 692) according to the method described by Douirin et al. (1998). In short, after a fish had been anaesthetized and weighed, the Fatmeter was applied at four different locations on each side of the spine (anterior, posterior, left and right). At day 744 pf, half of the fish per replicate were slaughtered (lethal dose of 2-phenoxy-ethanol, 1.5 ml. l^{-1}) and eviscerated. The weight of the dressed carcass was recorded. Perivisceral fat was delicately dissected from the digestive tract and weighed to the nearest 0.1g.

2.4. Traits measured

Body weight gain (BWG) and feed intake recorded for each replicated tank between day 505 and day 679 pf, were used to estimate RFI. During this period nine fish obviously did not eat, as they continuously lost weight, and were thus removed from the analysis. Body weight per replicate was calculated as the sum of the individual body weights of the fish present in the tank. BWG calculated as the difference between the final body weight (BW_{679}) and initial body weight (BW_{505}). For each replicate, feed intake was calculated as the difference between feed distributed and feed waste over the period lasting from day 505 to day 679 pf. For each replicate, the mean metabolic body weight (MMWT) was calculated as the weight at the midpoint of the test period (day 596 pf) raised to the power 0.8, used to account for the decrease in metabolic rate with increasing body weight (Lupatsch et al., 2003).

The expected FI was estimated using the following model (Crews, 2005):

$$Y_i = B_0 + B_1 BWG_i + B_2 MMWT_i$$

where Y_i is the expected FI over the test period of the replicate i, B_0 is the regression intercept, B_1 is the partial regression coefficient of FI on BWG, B_2 is the partial regression coefficient of FI on MMWT. RFI was calculated as the difference between Y_i and the observed FI of each replicate.

The TGC during the subsequent feed deprivation (between day 679 and day 700 pf, FD3) and re-feeding (between day 701 and day 722 pf, RF3) periods were calculated as previously described, and will be referred to as TGC_{FD3}, TGC_{RF3}.

Muscle fat content (% of wet weight) was calculated as the mean of the four ultrasonic measurements recorded at day 679 pf (Fat $content_{679}$) and at the end of the subsequent feed deprivation (Fat $content_{FD3}$) and re-feeding (Fat $content_{RF3}$) periods.

The other variables were the peri-visceral fat weight (g) and the carcass yield measured at

day 744 pf, the latter being calculated as follows:

Carcass yield (%) = dressed carcass weight (g) ÷ body weight (g) × 100

2.5. Statistical analyses

The effect of group (FD^-/RF^+, FD^-/RF^-, FD^+/RF^-, FD^+/RF^+) was assessed using ANOVA and ANCOVA (GLM procedure, SAS Inst., Inc., Cary, NC), after having verified residual homoscedasticity and the independence of the variance from the mean.

The initial performance of the fish before their separation into groups was re-examined. TGC_{BG}, TGC_{FD1}, TGC_{RF1}, TGC_{FD2}, and TGC_{RF2} for each fish were re-assigned according to group. The analysis was performed using individual fish as the experimental unit (n = 600) with the following model:

$Y_{ij} = \mu + group_i + e_{ij}$

where Y_{ij} is the performance of an individual fish, μ is the population mean, $group_i$ is the fixed effect of the group i (i=1,..4), and e_{ij} is the random residual.

The effect of the groups was assessed on each variable recorded during the second phase. In addition, to test the effect of feed deprivation performance alone, we merged the data obtained for the FD^-/RF^- group with that from FD^-/RF^+, and did the same for FD^+/RF^- and FD^+/RF^+. In the same way, we merged the data obtained for FD^-/RF^- with that for FD^+/RF^-, and data for FD^-/RF^+ with that for FD^+/RF^+, to test the contrast between fish with low (RF^-) and high (RF^+) weight gain during re-feeding.

Group effects on FI and RFI were analyzed using tank replicate as the experimental unit (as FI and RFI cannot be estimated on individuals) with the following model:

$Y_{ij} = \mu + group_i + e_{ij}$

where Y_{ij} is the performance of the replicate, μ is the population mean, $group_i$ is the fixed group effect, and e_{ij} is the random residual.

BWG, TGC_{FD3} and TGC_{RF3} analyses were performed using individual fish as the experimental unit (n = 600) and the following mixed model:

$Y_{ijk} = \mu + group_i + replicate(group)_{ij} + e_{ijk}$

Where Y_{ijk} is the performance of an individual fish, μ is the population mean, $replicate(group)_{ij}$ is the random tank replicate effect nested within group, and e_{ijk} is the random residual.

Analyses on muscle fat content$_{(679,\ FD3,\ RF3)}$, and fish carcass quality (carcass yield, peri-visceral fat) were performed with individual fish as the experimental unit (600 fish for fat content in the dorsal muscle, 300 for carcass quality), using the following model:

$Y_{ijk} = \mu + group_i + replicate(group)_{ij} + aBW + e_{ijk}$

Where Y_{ijk} is the performance of an individual fish, μ is the population mean, $replicate(group)_{ij}$ is the random tank replicate effect nested within group, BW is the individual body weight at the date at which the data were recorded (day 679, 701, and 723 for Fat content$_{(679,\ FD3,\ RF3)}$, and day 744 for the carcass yield and peri-visceral fat) used as a covariate, and e_{ijk} is the random residual.

The correlations between RFI and the other variables were examined with the CORR procedure of SAS, using tank as the experimental unit (n = 12).

The consistency of fish response to feed deprivation and re-feeding periods was assessed by the correlations between $TGC_{FD1\&2}$ and TGC_{FD3} and between $TGC_{RF1\&2}$ and TGC_{RF3} (n = 600), using the CORR procedure of SAS.

3. Results

As expected, fish overcame feed deprivation and had higher growth rates during the re-feeding periods than during the BG period (Fig. 3; Table 1). Mortality was lower than 2% over the two experimental phases. Fish displayed large inter-individual variability of performance during the successive periods of the first experimental phase (BG, FD1, RF1, FD2 and RF2, Fig. 3, Table 1). This enabled us to sort the four groups with significantly different FD and RF performance (Table 1, Fig. 2).

During the second experimental phase, fish separated into groups exhibited significant variations in body weight gains during the period dedicated to RFI estimation (Fig. 4, Table 2). The model generated for estimating expected FI was the following:

- Expected $FI = 5917.1 + 1.245 \times MMBW + 0.842 \times BWG$

RFI varied among groups. It was significantly lower for groups with lower body weight loss during feed deprivation (Table 3). The highest RFI was recorded for the FD^+/RF^+ group and the lowest for the FD^-/RF^- group, the differences were close to significance (P = 0.061). The observed variations in RFI between groups were not linked to initial body weight, BWG, or FI variations (Table 4). However, the correlation between RFI and FI was close to significance (P = 0.061), indicating that there may be a tendency for low RFI to be associated with low FI. In addition, variation in RFI was not correlated with variation in muscle fat content (Table 4). RFI was comparable among RF groups, and RF^+ fish had a better growth than RF^- fish (Table 3). It appears that the higher body weight of RF^+ fish can be explained by higher intakes. In contrast, FD^- fish had a growth comparable to FD^+ fish, but had a lower RFI.

Concerning FD and RF performance at the end of the experiment, contrary to what

was observed during the first experimental phase, there was no significant difference among groups during the feed deprivation period (TGC_{FD3}; Table 5). But performances of the FD^+ groups were highly variable. Indeed, when the performances of the FD groups are merged, TGC_{FD3} of fish from FD^- groups was significantly less than that of fish from FD^+ groups. The performances of fish during the last re-feeding period were as expected: fish from the RF^+ groups grew better than fish from the RF^- groups. At the individual level, the phenotypic correlations between performances recorded during the initial and last periods of feed deprivation were low to moderate but highly significant (TGC_{FD1} and TGC_{FD3}, r = 0.30; $P < 0.001$; TGC_{FD2} and TGC_{FD3}; r = 0.35; $P < 0.001$), and quite similar to the correlation between TGC_{FD1} and TGC_{FD2} (r = 0.45; $P < 0.001$). On the other hand, the phenotypic correlations of the weight gains between the initial and last re-feeding periods, were weak (TGC_{RF1} and TGC_{RF3}; r = 0.08; $P = 0.06$), unlike the correlation between TGC_{RF1} and TGC_{RF2} (r = 0.51; $P<0.001$). It should, however, be noted that the growth rates during RF3 period were low compared to those during the RF1 and RF2 periods.

Dorsal muscle fat $content_{(679,\ RF3,\ FD3)}$ was comparable among groups (Table 5). However, when performance of FD groups were merged, fish from FD^- groups did have greater muscle fat content than fish from FD^+ groups at day 701 and day 723 pf (Table 5). No differences in muscle fat $content_{(679,\ FD3,\ RF3)}$ were observed between the RF groups (Table 5). As a general pattern, fish tended to lose muscle fat during the feed deprivation period and regain muscle fat during re-feeding periods (Table 5). The correlation between muscle fat contents at day 679 pf and after the last feed deprivation was highly significant (r = 0.812, $P < 0.001$), as was the correlation between Fat $content_{FD3}$ and Fat $content_{RF3}$ (r = 0.853, $P < 0.001$), indicating that rankings for this trait were not severely affected by the feed deprivation and re-feeding periods. Finally, there were no differences in carcass yield or in perivisceral fat weight between groups, but it must be noticed that this last trait was highly variable among individuals (Table 5).

4. Discussion

The aim of the present study was to test the suitability of indirect criteria that could be used in future breeding programs to improve feed utilization efficiency in sea bass. Our assumption was that body weight variations during successive periods of feed deprivation (FD) and re-feeding (RF) should be pertinent. In the present study we have shown that the traits measured meet the quality requirements of indirect criteria, because they i) are easy to record under usual rearing conditions, ii) are representative of variations of RFI - not merely variation evident in one day's intake and growth measurement, iii) are

independent from growth rates, so as to reflect feed utilization efficiency *per se*, and iv) if we refer to our previous study with rainbow trout clones (Grima et al., 2008), seem applicable to a range of fish species. In addition, we have shown that they are rather consistent along time, and that they correlate with fish flesh quality.

Here we showed that sea bass inter-individual variation in FD and RF is high, even if fish are reared in the same environment. Moreover, weight loss during feed deprivation is a trait that is stable over a long period (308 days), even though fish went through various rearing conditions. This suggests that the genetic determinism of such traits is strong. In the present study, we noticed that fish losing less weight during feed deprivation are also those that exhibit the highest muscle fat content. Thus FD is likely linked to individual variations in lipid utilization. This has to be further investigated and we may suggest three complementary directions: fish behavior and activity, lipid turnover rate and source of energy supply during feed deprivation (*i.e.* protein or lipid).

In designing the experiment, our hypothesis was clearly that variations in FD and RF were linked to variations in RFI. Indeed the four groups selected according to FD and RF performance exhibited contrasted RFI values. The group of fish that had lost less weight during the feed deprivation periods was also the most efficient groups. Because fish from the FD^- group had a comparable growth rate to fish from FD^+ group, it can be inferred that selecting fish which lose less weight during a three week period of feed deprivation, will lead to improved feed utilization efficiency without affecting growth. However, it must be taken into account that FD^- is linked to higher muscle fat. Regarding RF performances they were neither correlated with variations in RFI, nor with variations in muscle fatness, but were linked to variations in weight gain, RF^+ group exhibiting a higher body weight gain than RF^- group. If we consider these performances in addition to FD performances, the most efficient group (*i.e.* lower RFI), tended to be FD^-/RF^- and the least efficient group, FD^+/RF^+. We estimated that for a BWG of 100 g, the average population would consume 152.1 g, while the FD^- fish would eat 147.3 g, and FD^-/RF^- fish would eat 147.6 g. This improvement corresponds to 3.12 % and to 2.93 % feed saving for FD^- fish and FD^-/RF^- fish, respectively.

In the present study the combination of FD and RF is linked to the variations of RFI. This is in line with what has been formerly found with rainbow trout clones (Grima et al., 2008). However, the indirect criterion explaining most of variations of RFI varies among those two studies. It was FD in the present study, while in the study of Grima and collaborators (2008), RF was more closely linked to RFI. Besides the specific effect linked to the differences in protocol and variations in the physiological status, the discrepancy may reflect inter-species differences in nutrient utilization. In salmonids, protein and lipid

utilization vary among species (Azevedo et al., 2004a and b), while in marine species such traits appears to be rather constant (Lupatsch et al., 2003). Nutrient turnover rate has been more extensively studied in rainbow trout than in sea bass, and we can not infer from literature data the major features of metabolism for each of those two species. What is known for a long time is that sea bass compared to rainbow trout deposit more fat in the liver and less in the digestive tract and muscle (Sheridan, 1988; Corraze and Kaushik, 1999). Whether particularities of lipid storage influence the relationship between RFI and FD or RF can not be inferred from the present data. What is apparent from our study in trout (Grima et al., 2008) and the present one is that the relationship between RFI and FD or RF may vary in both studies between species or experimental conditions. Nevertheless, the criterion combining FD and RF appears systematically significantly related to RFI. This strengthens the recommendation to merge these two traits when studying the variations in feed utilization efficiency. Although the correlations between FD, RF, and RFI need to be verified in other fish species, it appears that, at least for species as different as rainbow trout and sea bass, these two traits are sufficient to select fish with variable feed utilization efficiency.

In land vertebrates, the relationship between metabolism and RFI variations has been widely studied. Variations in maintenance requirement (Archer et al., 1999; Herd and Bishop, 2000; Bulle et al., 2007), or in the rate of fractional protein degradation (McDonagh et al., 2001) are closely linked to variations in RFI. In rainbow trout (Silverstein, 2006), as in land vertebrates (Archer et al., 1998; Arthur et al., 2001; Rauw et al., 2006), feed intake is generally positively correlated with RFI. The positive relationship between FI and RFI is assumed to be due to the higher loss of energy with the heat increment of feeding (Herd et al., 2004). The positive relationship between RFI and FI that we underlined in the present study is in line with this assumption.

The correlation between RFI and Fat content estimated in our study differs from previous results in the literature. In whitefish, improved feed utilization may be a correlated response to selection for lower fat (Quinton et al., 2007). The relationship between feed utilization efficiency and fatness is, however, generally weak or null in most other species studied until now (Archer et al., 1999; Quinton et al., 2007; Cai et al., 2008). In contrast, our present results in sea bass suggest that selection based on FD will lead to an improvement of RFI but also to a fattening of the flesh. However, using a criterion merging FD and RF would result in stable carcass quality traits. The link between maintenance requirement and lipid metabolism requires further investigation in this species. However, to draw definitive conclusions on the genetic consequences of selecting on FD and RF for fat content, genetic correlations shall be estimated.

To conclude, in the present study we showed that the weight loss during a three weeks feed deprivation period and the weight gain during a subsequent three weeks period of re-feeding are linked to variations in RFI in sea bass as in rainbow trout. Such traits could be used as indirect criteria for improving RFI in fish through selective breeding, provided they are heritable. The present study highlights that selecting FD^- fish would significantly improve RFI but would also lead to fatter flesh. Using RF trait in addition to FD should allow to select for RFI improvement without affecting carcass quality traits. These indirect criteria (FD, and combination of FD and RF) are of potential high interest for individual selection for reduced RFI, but their heritability and their genetic correlation with RFI must be estimated, to be able to estimate the genetic gain that a breeding program based on such traits could generate in terms of RFI and then ultimately in terms of reduced feed costs and effluents in sea bass culture.

Acknowledgements

We thank the three referees for constructive comments on the earlier version of the manuscript. This study was financed by INRA and Ifremer in the frame of their common research group (GDR) “Genetic improvement of fish”.

Reference List

Ali, M., Nicieza, A., Wootton, R.J., 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. Fish Fish. 4, 147-190.

Archer, J.A., Pitchford, W.S., Hughes, T.E., Parnell, P.F., 1998. Genetic and phenotypic relationships between food intake, growth, efficiency and body composition of mice post weaning and at maturity. Anim. Sci. 67, 171-182.

Archer, J.A., Richardson, E.C., Herd, R.M., Arthur, P.F., 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. Aust. J. Agr. Res. 50, 147-161.

Arthur, P., Archer, J., Johnston, D., Herd, R., Richardson, E., Parnell, P., 2001. Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. J. Anim. Sci. 79, 2805-2811.

Azevedo, P.A., Leeson, S., Cho, C.Y., Bureau, D.P., 2004a. Growth and feed utilization of large size rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) and Atlantic salmon (Salmo salar) reared in freshwater: diet and species effects, and responses over time. Aquacult. Nutr. 10, 401-411.

Azevedo, P.A., Leeson, S., Cho, C.Y., Bureau, D.P., 2004b. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. Aquaculture 234, 393-414.

Bulle, F., Paulino, P., V, Sanches, A., Sainz, R., 2007. Growth, carcass quality, and protein and energy metabolism in beef cattle with different growth potentials and residual feed intakes. J. Anim. Sci. 85, 928-936.

Bureau, D.P., Hua, K., 2008. Models of nutrient utilization by fish and potential applications for fish culture operation. Math. Model. in Anim. Nutr. 442-461.

Bureau, D.P., Kaushik, S.J., Cho, C.Y., 2002. Bioenergetics. 1-53.

Cai, W., Casey, D., Dekkers, J., 2008. Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. J. Anim. Sci. 86, 287-298.

Cho, C.Y., Bureau, D.P., 1998. Development of bioenergetic models and the Fish-PrFEQ

software to estimate production, feeding ration and waste output in aquaculture. Aquat. Living Resour. 11, 199-210.

Corraze, G., Kaushik, S., 1999. Lipids in marine and freshwater fish. OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides 6, 111-115.

Crews, D.H., 2005. Genetics of efficient feed utilization and national cattle evaluation: a review. Genet. Mol. Res. 4, 152-165.

Douirin, C., Haffray, P., Vallet, J., Fauconneau, B., 1998. Determination of the lipid content of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) fillets with the Torry Fish Fat Meter(R). Sciences des Aliments 18, 527-535.

Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B., 2008. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (Dicentrarchus labrax L.) using a marker-based pedigree. Aquaculture 275, 81-87.

Gjedrem, T., 1997. Flesh quality improvement in fish through breeding. Aquacult. Int. 5, 197-206.

Gjedrem, T., 2000. Genetic improvement of cold-water fish species. Aquac. Res. 31, 25-33.

Grima, L., Chatain, B., Ruelle, F., Vergnet, A., Launay, A., Mambrini, M., Vandeputte, M., 200X. In search for indirect criteria to improve feed utilization efficiency in sea bass (*Dicentrachus labrax*). Part 2: beritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods. Aquaculture submitted.

Grima, L., Quillet, E., Boujard, T., Robert-Granié, C., Chatain, B., Mambrini, M., 2008. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. Genet. Sel. Evol. 40, 607-624.

Helland, S.J., GrisdaleHelland, B., Nerland, S., 1996. A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks. Aquaculture 139, 157-163.

Henryon, M., Jokumsen, A., Berg, P., Lund, I., Pedersen, P.B., Olesen, N.J., Slierendrecht, W.J., 2002. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout.

Aquaculture 209, 59-76.

Herd, R., Bishop, S., 2000. Genetic variation in residual feed intake and its association with other production traits in British Hereford cattle. Livest. Prod. Sci. 63, 111-119.

Herd, R., Oddy, V., Richardson, E., 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. Aust. J. Exp. Agr. 44, 423-430.

Iwama, G.K., Tautz, A.F., 1981. A Simple Growth-Model for Salmonids in Hatcheries. Can. J. Fish Aquat. Sci. 38, 649-656.

Kause, A., Tobin, D., Houlihan, D.F., Martin, S.A.M., Mantysaari, E.A., Ritola, O., Ruohonen, K., 2006. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. J. Anim. Sci. 84, 807-817.

Kause, A., Tobin, D., Mantysaari, E.A., Martin, S.A.M., Houlihan, D.F., Kiessling, A., Rungruangsak-Torrissen, K., Ritola, O., Ruohonen, K., 2007. Genetic potential for simultaneous selection of growth and body composition in rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) depends on the dietary protein and lipid content: Phenotypic and genetic correlations on two diets. Aquaculture 271, 162-172.

Kolstad, K., Grisdale-Helland, B., Gjerde, B., 2004. Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (Salmo salar). Aquaculture 241, 169-177.

Lupatsch, I., Kissil, G.W., Sklan, D., 2003. Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (Sparus aurata), European sea bass (Dicentrarchus labrax) and white grouper (Epinephelus aeneus): energy expenditure for protein and lipid deposition. Aquaculture 225, 175-189.

Mambrini, M., Medale, F., Sanchez, M.P., Recalde, B., Chevassus, B., Labbe, L., Quillet, E., Boujard, T., 2004. Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. J. Anim. Sci. 82, 2865-2875.

McDonagh, M., Herd, R., Richardson, E., Oddy, V., Archer, J., Arthur, P., 2001. Meat quality and the calpain system of feedlot steers following a single generation of divergent selection for residual feed intake. Aust. J. Exp. Agr. 41, 1013-

1021.

Ogata, H., Oku, H., Murai, T., 2002. Growth performance and macronutrient retention of offspring from wild and selected red sea bream (Pagrus major). Aquaculture 206, 279-287.

Pitchford, W.S., 2004. Genetic improvement of feed efficiency of beef cattle: what lessons can be learnt from other species? Aust. J. Exp. Agr. 44, 371-382.

Pym, R.A.E., 1990. Nutritional genetics. Poultry breeding and genetics 847-876.

Quinton, C.D., Kause, A., Ruohonen, K., Koskela, J., 2007b. Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (Coregonus lavaretus L.) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments. J. Anim. Sci. 85, 3198-3208.

Rauw, W., Soler, J., Tibau, J., Reixach, J., Raya, L., 2006. The relationship between residual feed intake and feed intake behavior in group-housed Duroc barrows. J. Anim. Sci. 84, 956-962.

Sanchez, M., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet, E., Mambrini, M., 2001. Selection for growth of brown trout (Salmo trutta) affects feed intake but not feed efficiency. Aquat. Living Resour. 14, 41-48.

Sheridan, M., 1988. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization. Comp. Biochem. Phys. B 90, 679-690.

Silverstein, J.T., 2006. Relationships among feed intake, feed efficiency, and growth in juvenile rainbow trout. N. Am. J. Aquacult. 68, 168-175.

Silverstein, J.T., Hostuttler, M., Blemings, K.P., 2005. Strain differences in feed efficiency measured as residual feed intake in individually reared rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum). Aquac. Res. 36, 704-711.

Snowder, G.D., Van Vleck, L.D., 2003. Estimates of genetic parameters and selection strategies to improve the economic efficiency of postweaning growth in lambs. J. Anim. Sci. 81, 2704-2713.

Thodesen, J., Gjerde, B., Grisdale-Helland, B., Storebakken, T., 2001. Genetic variation in feed intake, growth and feed utilization in Atlantic salmon (Salmo salar).

Aquaculture 194, 273-281.

Thodesen, J., Grisdale-Helland, B., Helland, S.J., Gjerde, B., 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (Salmo salar). Aquaculture 180, 237-246.

Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadelli, S., Parati, K., Vidal, M.O., Vergnet, A., Chatain, B., 2009. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (Dicentrachus labrax) in separate and mixed tanks. Aquaculture 286, 20-27.

Figure captions

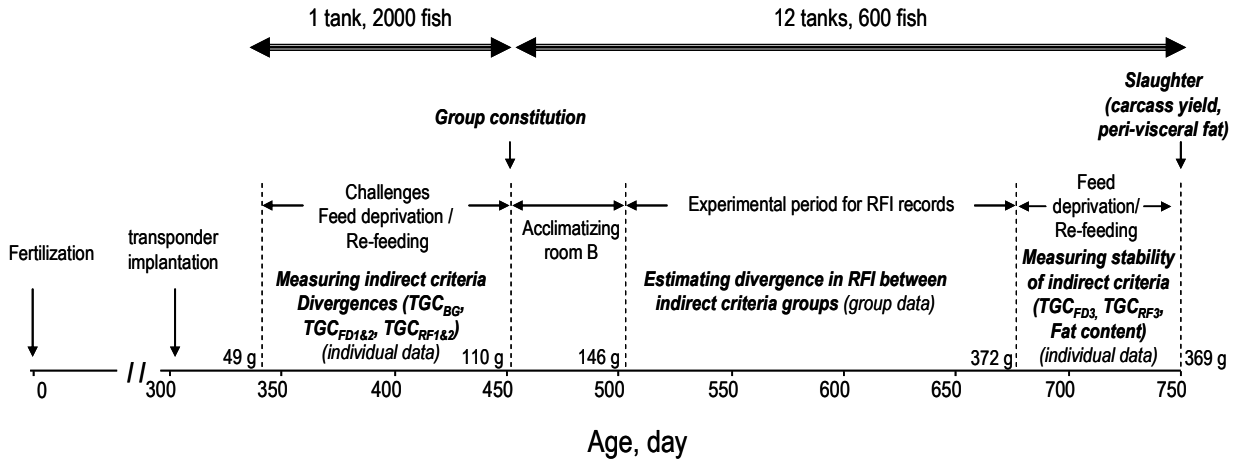
Figure 1. Schematic outline and time frame of the experimentation conducted with sea bass. The recorded traits are listed between brackets.

Figure 2. Individual performances of sea bass in terms of body weight loss during two periods of three weeks feed deprivation (FD_{corr}) and weight gain during an intermediate period of three weeks re-feeding (RF_{corr}), based on 1907 sea bass from a factorial cross combining eight dames and 41 sires. Squares (□ ■) correspond to the fish that showed a small weight loss during feed deprivation (FD^-), triangles (△ ▲) correspond to FD^+ fish. White symbols (□ △) correspond to fish selected for high weight gain after re-feeding (RF^+), black symbols (■ ▲) to RF^- fish; × symbols correspond to fish that were not classified in this way. Performances are expressed in units of phenotypic standard deviations.

Figure 3. Mean body weight evolution (g ± SE) of the four groups of sea bass before they were separated (first experimental period), during the first period of growth and two successive periods of feed deprivation and re-feeding. BG corresponds to the basic growth period, FD1 and FD2 correspond respectively to the first and the second period of feed deprivation, and RF1 and RF2 correspond respectively to the first and the second period of re-feeding. Squares (■ □) correspond to the groups of fish selected for a small weight loss during feed deprivation (FD^-), triangles (△ ▲) correspond to the groups with FD^+ fish. White symbols (□ △) correspond to groups of fish selected for high weight gain after re-feeding (RF^+), black symbols (■ ▲) to the groups with RF^- fish. Continuous lines correspond to FD- groups, dotted lines to FD^+ groups.

Figure 4. Mean body weight (g ± SE) evolution of the four groups of sea bass (second experimental period) fed *ad libitum* for 174 days (phase A) then submitted to three weeks feed deprivation followed by three weeks re-feeding (phase B). FD3 corresponds to the third period of feed deprivation and RF3 to the third period of re-feeding. Squares (■ □) correspond to the groups of fish selected for a small weight loss during feed deprivation (FD^-), triangles (△ ▲) correspond to the groups with FD^+ fish. White symbols (□ △) correspond to groups of fish selected for high weight gain after re-feeding (RF^+), black symbols (■ ▲) to the groups with RF^- fish. Continuous lines correspond to FD^- groups, dotted lines to FD^+ groups.

Figure 1


1 tank, 2000 fish
12 tanks, 600 fish
Group constitution
Slaughter
(carcass yield,
peri-visceral fat)
Fertilization
transponder
implantation
Challenges
Feed deprivation /
Re-feeding
Measuring indirect criteria
Divergences (TGC$_{BG}$,
TGC$_{FD1\&2}$, TGC$_{RF1\&2}$)
(individual data)
Acclimatizing
room B
Experimental period for RFI records
Estimating divergence in RFI between
indirect criteria groups (group data)
Feed
deprivation/
Re-feeding
Measuring stability
of indirect criteria
(TGC$_{FD3}$, TGC$_{RF3}$,
Fat content)
(individual data)
49 g
110 g
146 g
372 g
369 g
0
300
350
400
450
500
550
600
650
700
750
Age, day

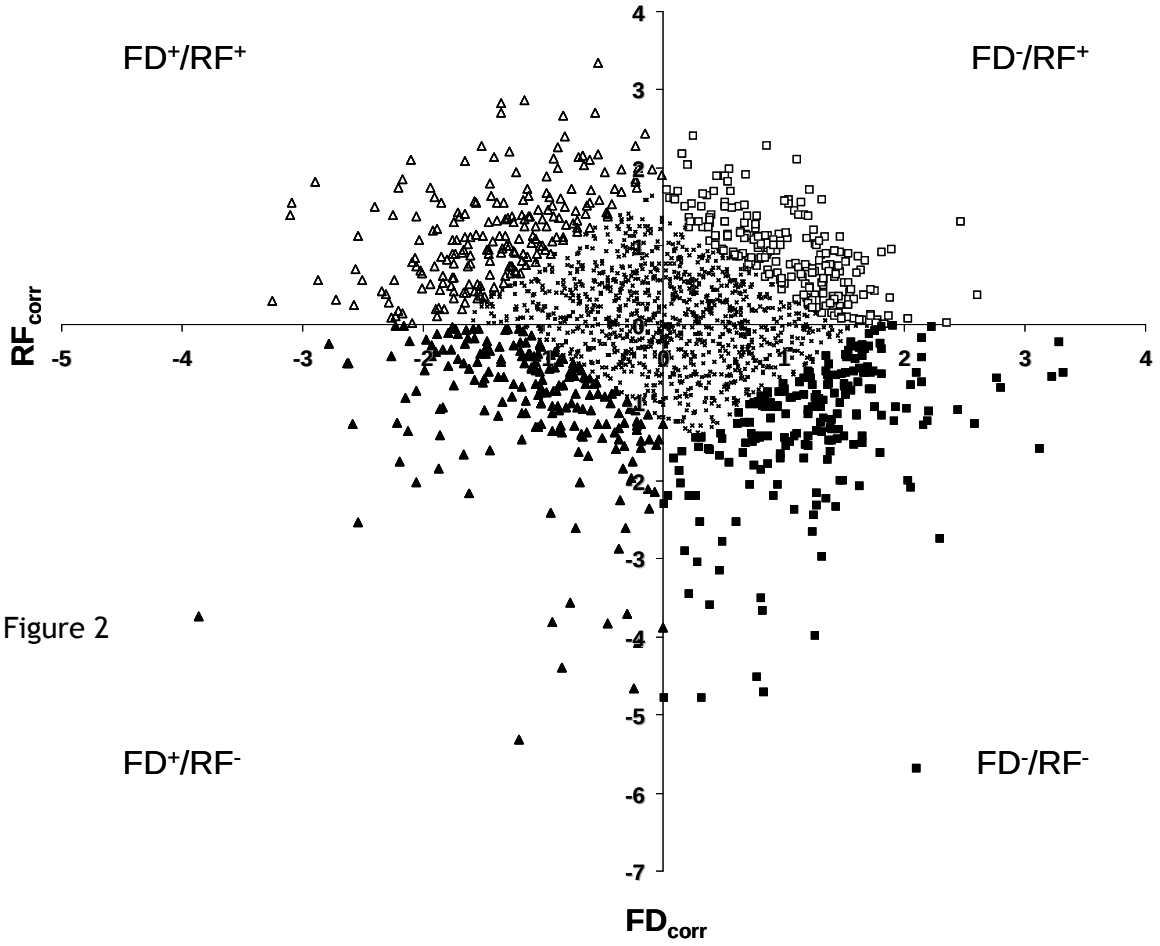
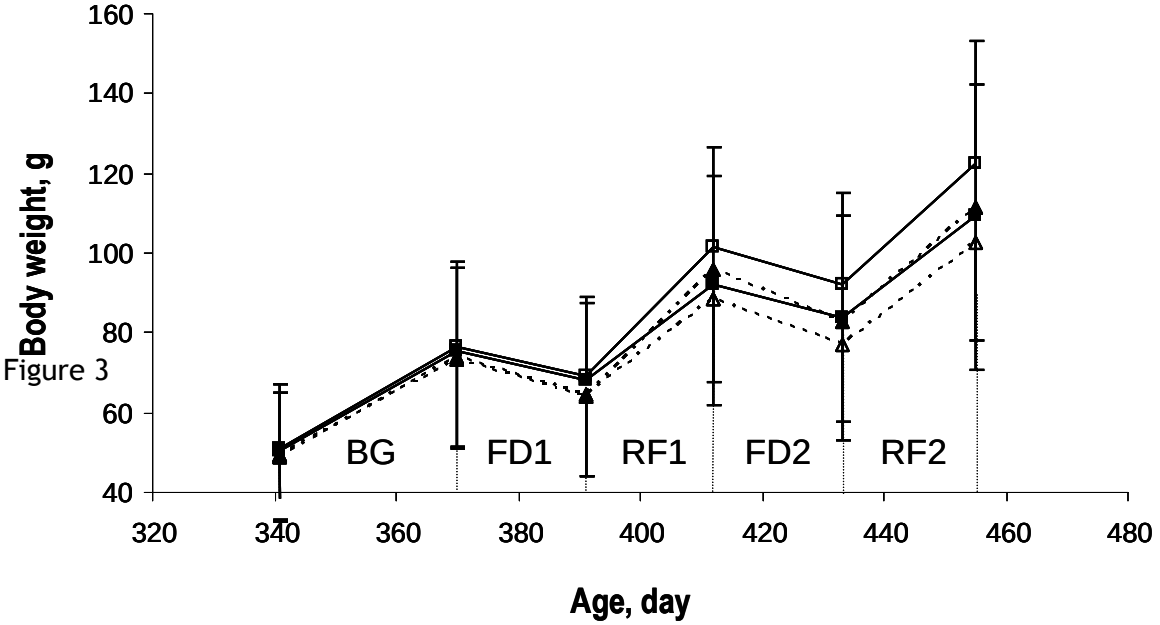

FD+/RF+
FD-/RF+
FD+/RF-
FD-/RF-
RFcorr
FDcorr
4
3
2
1
0
-1
-2
-3
-4
-5
-6
-7
-5
-4
-3
-2
-1
0
1
2
3
4

Figure 2

Figure 3


Body weight, g
160
140
120
100
80
60
40
320
340
360
380
400
420
440
460
480
Age, day
BG
FD1
RF1
FD2
RF2

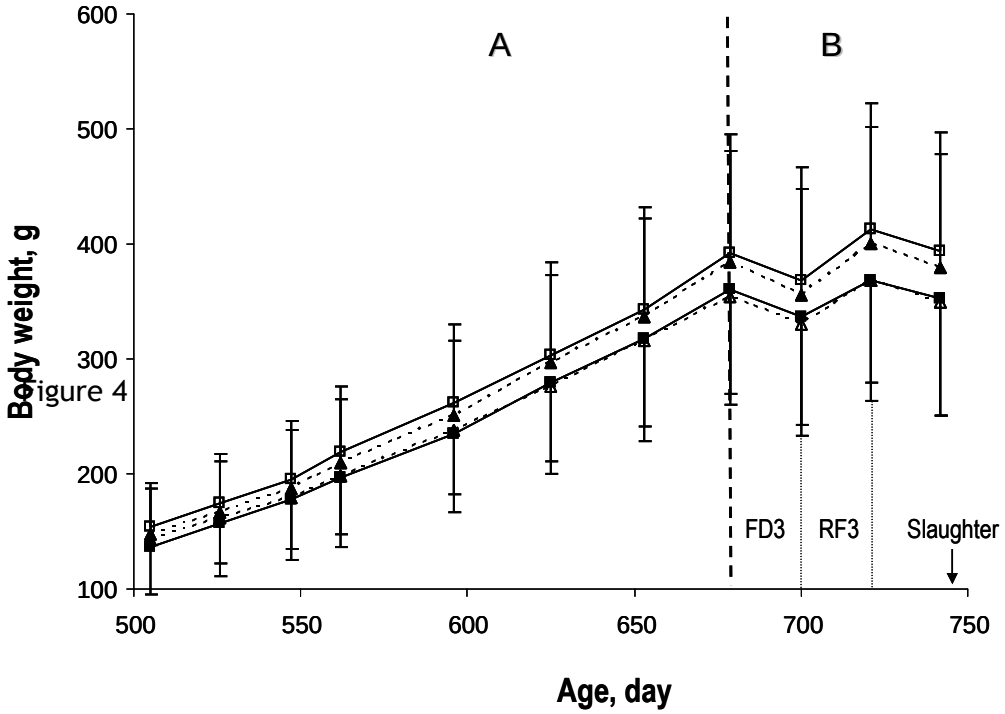

600
500
400
300
200
100
Body weight, g
A
B
FD3
RF3
Slaughter
500
550
600
650
700
750
Age, day

Figure 4

Table 1. Means ± SE of the thermal growth coefficient (TGC) in sea bass during a basic growth period (BG), followed by two periods of three weeks feed deprivation (FD1 and FD2) alternated with two periods of three weeks *ad libitum* re-feeding (RF1 and RF2), for the four groups of fish with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD^-/FD^+) and weight gain during re-feeding (RF^-/RF^+). FD_{corr} corresponds to the standardized residuals (mean = 0, SD = 1) of the regression of the mean of TGC_{FD1} and TGC_{FD2} on body weight at day 341 and TGC_{BG}. RF_{corr} corresponds to the standardized residuals of the regression of TGC_{RF1} on body weight at day 341 and TGC_{BG}. n gives the number of fish in each group.

	FD^-/RF^+	FD^-/RF^-	FD^+/RF^+	FD^+/RF^-	F^a
n	147	146	149	149	
TGC_{BG}	0.082 ± 0.010	0.080 ± 0.011	0.079 ± 0.019	0.081 ± 0.014	1.24
TGC_{FD1}	-0.034 ± 0.005	-0.033 ± 0.005	-0.045 ± 0.006	-0.045 ± 0.006	245.64***
TGC_{RF1}	0.128 ± 0.009	0.099 ± 0.015	0.130 ± 0.011	0.103 ± 0.015	240.35***
TGC_{FD2}	-0.035 ± 0.005	-0.032 ± 0.005	-0.050 ± 0.007	-0.047 ± 0.006	366.85***
TGC_{RF2}	0.103 ± 0.016	0.091 ± 0.016	0.104 ± 0.019	0.096 ± 0.023	22.45***
FD_{corr}	1.03	1.27	- 1.38	- 1.08	842.47***
RF_{corr}	0.90	-1.35	1.19	-1.05	426.60***

[a] *F* value for the group effect (***$P < 0.001$)

Table 2. Means ± SE of initial body weight (BW_{341}, g) *ad libitum* feed intake (FI, $g.fish^{-1}.day^{-1}$) and body weight gain (BWG, $g.fish^{-1}.day^{-1}$) for seven periods of two to four weeks in groups of sea bass with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD^-/FD^+) and weight gain during re-feeding (RF^-/RF^+). Based on these performances, residual feed intake was estimated. Exponents indicate the age of the fish (day) when the traits were recorded.

rit.	Exp.ini	Period 1[505-526]		Period 2[526-547]		Period 3[547-562]		Period 4[562-596]		Period 5[596-625]		Period 6[625-543]		Period 7[643-679]	
p	BW_{341}	BWG	FI	BWG	FI	BWG	FI	BWG	FI	BWG	FI	BWG	FI	BWG	FI
	145±39	0.97±0.40	1.34±0.11	1.00±0.37	1.48±0.10	1.38±0.48	1.78±0.14	1.25±0.46	1.92±0.27	1.43±0.51	2.11±0.13	1.60±0.59	2.41±0.21	1.54±0.67	2.34±0.22
-	145±40	0.92±0.38	1.45±0.07	0.92±0.37	1.49±0.08	1.34±0.50	1.81±0.19	1.22±0.40	1.97±0.09	1.39±0.50	2.17±0.22	1.67±0.58	2.52±0.11	1.42±0.66	2.32±0.24
	0.00	3.42	3.44	7.78**	0.06	1.60	0.08	0.59	0.20	1.03	0.27	2.22	1.28	4.95*	0.02
	140±39	0.96±0.38	1.39±0.12	0.91±0.35	1.54±0.09	1.22±0.45	1.90±0.13	1.19±0.42	2.03±0.19	1.36±0.50	2.26±0.19	1.63±0.57	2.45±0.21	1.35±0.67	2.47±0.13
-	151±40	0.94±0.40	1.40±0.10	1.01±0.38	1.43±0.05	1.50±0.49	1.69±0.11	1.27±0.44	1.86±0.18	1.44±0.51	2.02±0.06	1.65±0.60	2.49±0.14	1.61±0.64	2.18±0.19
	11.84***	0.37	0.05	14.37***	5.47*	55.78***	9.56*	5.80*	2.39	4.09*	8.39*	0.22	0.16	24.07	9.18*
F-	153±38	0.94±0.41	1.36±0.15	1.04±0.40	1.54±0.12	1.54±0.48	1.88±0.07	1.30±0.48	2.01±0.29	1.39±0.52	2.18±0.16	1.61±0.62	2.38±0.25	1.65±0.64	2.49±0.18
F+	137±38	0.98±0.40	1.33±0.09	0.96±0.34	1.41±0.02	1.23±0.44	1.69±0.12	1.19±0.43	1.82±0.28	1.46±0.50	2.04±0.04	1.59±0.55	2.45±0.21	1.43±0.67	2.19±0.13
RF-	148±41	0.90±0.40	1.42±0.10	0.99±0.37	1.53±0.08	1.47±0.50	1.93±0.19	1.24±0.39	2.04±0.06	1.50±0.49	2.33±0.21	1.68±0.56	2.52±0.17	1.57±0.63	2.46±0.09
F+	142±39	0.94±0.37	1.48±0.02	0.85±0.36	1.45±0.08	1.20±0.47	1.70±0.12	1.98±0.42	1.90±0.05	1.27±0.48	2.01±0.08	1.66±0.58	2.53±0.06	1.28±0.66	2.18±0.28
	4.75**	1.33	1.24	7.66***	1.62	19.30***	2.67	2.46	0.74	6.28*	3.16	0.81	0.43	9.82***	2.49

[a] *F* value for group effect (* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$)

Table 3. Mean ± SE of body weight gain (BWG, $g.fish^{-1}.day^{-1}$), *ad libitum* feed intake (FI, $g.fish^{-1}.day^{-1}$) and residual feed intake (RFI, per fish) of sea bass between the ages of 505 and 679 day post fertilization, reared in groups with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD^-/FD^+) and weight gain during re-feeding (RF^-/RF^+).

Ind. crit.	Total Period		RFI
group	BWG	FI	
FD-	1.33±0.10	1.96±0.11	-6.35±7.7
FD^+	1.28±0.10	2.01±0.10	6.40±7.3
F	1.87	0.59	8.59*
RF^-	1.25±0.08	1.91±0.07	-2.98±9.4
RF^+	1.36±0.07	2.05±0.08	3.03±10.0
F	12.52***	10.88**	1.14
FD-/RF^+	1.37±0.10	2.03±0.10	-2.08±7.4
FD-/RF^-	1.28±0.08	1.89±0.08	-10.62±6.3
FD^+/RF^+	1.35±0.04	2.08±0.06	8.14±10.8
FD^+/RF^-	1.21±0.09	1.93±0.07	4.67±2.7
F^a	5.00**	3.64	3.73

[a] *F* value for group effect (*$P < 0.05$, ** $P<0.01$, ***$P<0.001$)

Table 4. Correlations and corresponding *P*-values, between residual feed intake (RFI) and body weight at day 505 post fertilization, body weight gain (BWG), feed intake (FI) and the Fat content in the dorsal muscle at day 679 (Fat content$_{679}$), 701 (Fat content$_{FD3}$) and 723 (Fat content$_{RF3}$) (n = 12) in sea bass.

Trait	RFI	
	r	*P*-value
BW_{505}	0.18	0.58
BWG	<0.01	0.99
FI	0.55	0.06
Fat content$_{679}$	-0.22	0.48
Fat content$_{FD3}$	-0.30	0.33
Fat content$_{RF3}$	-0.35	0.27

Table 5. Mean ± SE of thermal growth coefficient (TGC) during the third period of feed deprivation (TGC_{FD3}) followed by a period of *ad libitum* re-feeding (TGC_{RF3}) of groups of sea bass with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD^-/FD^+) and weight gain during re-feeding (RF^-/RF^+). Evolution of the Fat content in the dorsal muscle (% of weight matter) measured using indirect ultrasonic measurements, carcass yield (%) and peri-visceral fat (g) measured at the end of the experimental period after a further three weeks of feed deprivation.

	FD^-/RF^+	FD^-/RF^-	FD^+/RF^+	FD^+/RF^-	F^a	FD^-	FD^+	F^a	RF^-	RF^+	F^a
GC_{FD3}	-0.036±0.01	-0.037±0.01	-0.055±0.16	-0.060±0.16	1.46	-0.037±0.01	-0.058±0.16	4.08*	-0.049±0.11	-0.046±0.11	0.06
GC_{RF3}	0.066±0.03	0.052±0.03	0.067±0.03	0.060±0.02	4.88**	0.059±0.03	0.063±0.02	1.75	0.056±0.02	0.067±0.03	10.88**
$ontent_{679}$	8.19±2.57	7.71±2.58	7.21±1.98	7.09±1.98	1.31	7.95±2.58	7.15±1.98	4.42	7.40±2.31	7.71±2.35	0.01
$ontent_{FD3}$	8.03±2.17	7.91±2.47	7.17±2.65	7.06±2.22	1.40	7.97±2.32	7.11±2.44	4.97*	7.49±2.38	7.60±2.45	0.10
$ontent_{RF3}$	8.09±2.07	8.34±2.67	7.35±2.10	7.20±2.09	2.04	8.22±2.38	7.28±2.09	5.89*	7.78±2.46	7.73±2.11	0.38
r.Yield	90.7±1.62	91.0±1.73	91.0±1.75	91.7±1.51	0.96	90.82±1.67	91.32±1.67	1.54	91.31±1.65	90.2±1.69	1.43
vis.fat	12.80±6.54	9.56±4.06	11.34±6.14	9.52±5.40	1.47	11.22±5.69	10.45±5.84	0.42	9.55±4.73	12.10±6.39	2.00

[a] *F* value for group effect (*$P < 0.05$, **$P<0.01$)

3. Relations entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse

La moitié des poissons (n = 300) a été abattue à la fin de l'expérience pour mesurer les rendements hépato-somatique, viscéro-somatique et carcasse. Les relations présentées ici, entre l'IR et ces trois caractères, ne sont données qu'à titre informatif pour dégager certaines tendances métaboliques chez le bar. Elles ne sont en aucun cas une représentation précise des relations réellement existantes dans une population d'élevage car : i) nous ne disposons que de quatre points, ii) les mesures ont été réalisées à la suite d'une période de jeûne de trois semaines et iii) les individus avaient au préalable été sélectionnés sur leurs performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice.

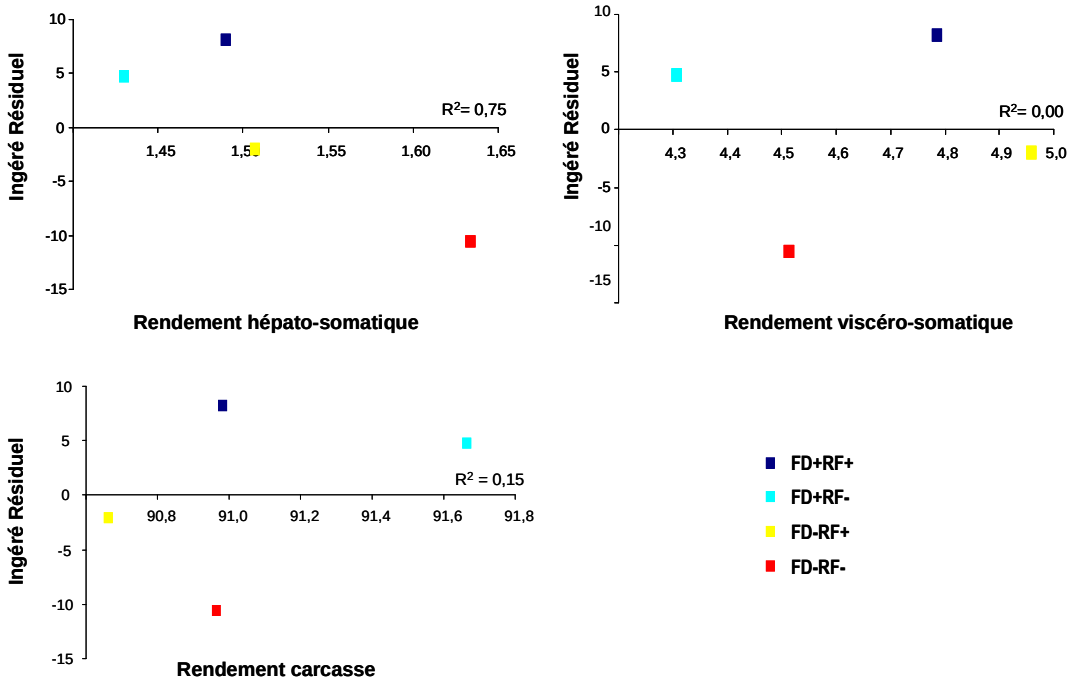


***Figure 9**. Corrélations entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique (%), viscéro-somatique (%) et carcasse (%) entre quatre groupes de bars sélectionnés sur leurs performances de résistance au jeûne (FD) et de croissance compensatrice (RF)*

Les tendances que nous observons (figure 9) sont i) une relation entre l'IR et les rendements viscéro-somatique et carcasse proche de zéro ii) une relation négative entre le

rendement hépato-somatique et l'IR. Ceci suggère que, chez le bar, espèce qui stocke les lipides principalement dans le foie, les individus les plus efficaces seraient ceux qui stockent le plus de lipides. Comme nous avons également constaté que les individus les plus efficaces étaient aussi ceux qui stockaient le plus de lipides dans le muscle, nous recommandons une étude approfondie de la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides avec un jeu de données plus complet et sur des individus n'ayant pas subi de période de jeûne. En ce qui concerne le rendement en carcasse, comme il ne semble *a priori* pas altéré par les variations d'IR, nous suggérons que pour un ingéré donné, le gain de poids plus important des poissons efficaces se répartit équitablement entre le muscle et les viscères. Ces conclusions ne s'appliquent pas à la truite, espèce chez laquelle les individus les plus efficaces étaient ceux qui présentaient le meilleur rendement carcasse (chapitre 2). Il se pourrait que les relations entre le rendement en carcasse et l'IR soient non seulement espèce-dépendant, mais aussi affectées par le protocole expérimental.

4. Utilisation de la technique des rayons-X chez le bar

Nous avons tenté de mesurer l'IR individuel chez le bar avec la technique des rayons-X en appliquant les résultats obtenus avec les clones de truites arc-en-ciel. Pour ce faire, nous avons répartis 48 poissons de chaque groupe divergent dans quatre bassins (douze poissons par groupe par bassin) et réalisé quatre mesures d'ingéré instantané espacées de deux semaines. La corrélation entre l'IR et le gain de poids est significative (r = 0,61, figure 10), mais nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences d'IR par cette méthode entre les groupes (tableau 13) alors que ces dernières sont significatives lorsque l'ingéré est mesuré globalement à l'échelle du groupe. Il s'est, en fait, avéré difficile de mettre en place le protocole de mesure par rayons-X sur le bar car ils étaient capables d'anticiper les changements d'aliment les jours de mesure et refusaient l'aliment expérimental. Même après quatre mesures, la variabilité inter-jours de l'ingéré individuel a été de l'ordre de 70 %. De plus, les animaux de cette expérience ont présenté un retard de croissance de l'ordre de 30 % par rapport aux animaux où l'efficacité d'utilisation de l'aliment était mesurée à l'échelle du groupe (tableau 13). Les manipulations répétées nécessaires pour l'estimation de l'ingéré individuel semblent donc avoir été trop « stressantes » pour cette espèce. C'est pourquoi nous n'avons pas mieux exploité ces données et conclu que la technique des rayons-X ne pouvait être utilisée pour caractériser la variabilité inter-individus de l'efficacité d'utilisation de l'aliment avec des espèces sensibles aux manipulations. L'exemple du poisson chat, espèce particulièrement rustique et dont la

domestication est antérieure à celle des salmonidés, conforte cette hypothèse : la technique des rayons-X, en effet, a permis de décrire avec précision la relation entre l'ingéré et le gain de poids (r = 0,64 ; P < 0,001) et d'estimer une héritabilité significative pour l'ingéré (0,40 ± 0,18) chez cette espèce (Silverstein et al, 2001).

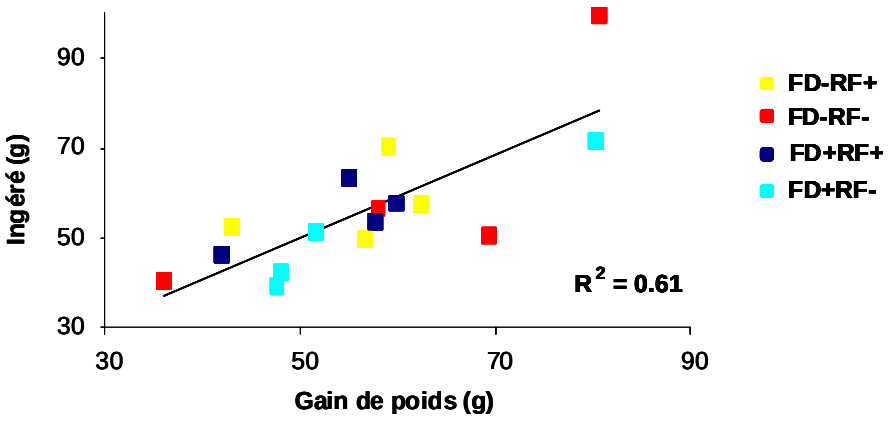


***Figure 10**. Relation entre le gain de poids et l'ingéré estimé avec la technique des rayons-X entre quatre groupes de bars divergents pour leurs performances de résistance au jeûne (FD) et de croissance compensatrice (RF). Chaque carré représente la moyenne d'un groupe dans un bassin*

***Tableau 13**. Ingéré (g) et gain de poids moyen (g) estimés par poisson, entre quatre groupes de bars divergents pour leurs performances de résistance au jeûne (FD) et de croissance compensatrice (RF). Dans les deux premières colonnes du tableau, l'ingéré des individus a été estimé par des mesures de groupe, dans les deux dernières colonnes, l'ingéré des individus a été estimé par la technique des rayons-X*

Groupe de critères indirects	**Expérience « de groupe »**		**Expérience « rayons-X »**	
	Ingéré.semaine^{-1}	GainPoids.semaine^{-1}	Ingéré.semaine^{-1}	GainPoids.semaine^{-1}
FD-RF+	14,32	9,67	6,38	6,03
FD-RF-	13,42	9,11	7,03	6,92
FD+RF+	14,19	9,22	6,12	5,93
FD+RF-	13,28	8,34	5,58	6,20

CHAPITRE 5 : ADEQUATION DES CRITERES INDIRECTS DANS UN PROGRAMME DE SELECTION CHEZ LE BAR

Ce chapitre fait l'objet d'une publication en cours de révision à la revue Aquaculture : Research for indirect criteria to improve feed efficiency in sea bass (*Dicentrachus labrax)*; Part II: Heritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods, L. Grima, B. Chatain, F. Ruelle, A. Vergnet, A. Launay, M. Mambrini, M. Vandeputte.

1. Présentation de l'étude

Après avoir confirmé, dans le chapitre précédent, l'existence d'un lien entre la résistance au jeûne, la croissance compensatrice et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, l'objectif de ce chapitre est de tester la faisabilité d'une sélection sur ces critères chez le bar en i) estimant l'héritabilité de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice ii) testant la stabilité de ces critères par l'estimation des corrélations phénotypiques et génétiques entre les performances des individus réalisées entre deux périodes successives de jeûne et entre deux périodes successives de réalimentation iii) étudiant la compatibilité d'une sélection sur ces critères avec une sélection pour la croissance. Pour estimer les différents paramètres génétiques des critères indirects, 1300 individus, parmi les 2000 utilisés dans le chapitre précédent, ont été génotypés par analyse microsatellite et affiliés à leurs parents respectifs. Nous montrons que la résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont des caractères modérément héritables (h^2 comprises entre 0,13 et 0,38) qui peuvent donc être utilisés dans un programme de sélection. Les corrélations phénotypiques et génétiques entre deux périodes de jeûne ou entre deux périodes de réalimentation sont modérées ($r = 0,45$-$0,51$ et 0,71-0,73 respectivement pour les corrélations phénotypiques et génétiques), ce qui suggère une certaine stabilité de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice dans le temps. Enfin, nos résultats soulignent le fait qu'il est possible d'inclure dans une sélection combinée nos critères indirects et un critère de croissance. Á la fin du chapitre, est présentée une analyse critique de notre expérience conduite chez le bar. Trois points seront étudiés en détails : la définition du critère indirect, le choix du critère de l'ingéré résiduel (IR) et le choix du modèle de l'ingéré.

2. Heritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods

In search for indirect criteria to improve feed utilization efficiency in sea bass (*Dicentrarchus labrax*)

Part II: Heritability of weight loss during feed deprivation and weight gain during re-feeding periods

Laure Grima[a,b], Béatrice Chatain[a], François Ruelle[a], Alain Vergnet[a], Amandine Launay[b], Muriel Mambrini[b], Marc Vandeputte[a,b,*]

[a] *Ifremer, Station d'aquaculture expérimentale, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-flots, France*

[b] *INRA, UMR 1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France*

* Corresponding author: tel: +33-4 67 13 04 07; fax: +33-4 67 68 04 58; e-mail: marc.vandeputte@jouy.inra.fr

Abstract

Selective breeding to improve residual feed intake (RFI) in sea bass is a major goal that would optimize economic gain while minimizing the environmental impact of production. Due to the difficulty in accurately measuring individual feed intake, no selective breeding program has yet been started. In a previous study, we identified a criterion phenotypically related to RFI variations: the loss of weight during feed deprivation, FD. Moreover, an additional composite criterion (CC) integrating both FD and weight gain during subsequent re-feeding (RF) was closely related to RFI, even though the relationship was only close to significance ($P = 0.06$). The aim of the present study was to estimate the heritability of these two traits, in order to complete the analysis of their pertinence as indirect criteria for use in a selective breeding program to improve RFI. We set up a full factorial mating design combining 41 sires and eight dams to produce mixed families offspring, which were all raised in the same tank. At 50 g, 1,300 individuals were individually tagged and a fin clip was sampled for DNA extraction and parentage reassignment using five to six microsatellite loci, which showed they originated from 261 families. The evolution of individual body weight was recorded during a growth period of three weeks, followed by successive periods of three weeks feed deprivation and three weeks *ad libitum* re-feeding, repeated twice. Phenotypic and genetic correlations between the two feed deprivation periods or the two re-feeding periods were moderate ($r = 0.45$-0.51, and 0.71-0.73 respectively for phenotypic and genetic correlations) indicating that FD and RF are relatively repeatable. FD, RF and CC heritabilities were of the same magnitude (0.23 ± 0.04, 0.19 ± 0.04 and 0.22 ± 0.04, respectively), and sufficient to consider the use of such criteria in a future breeding program.

Keywords: genetic parameters, feed deprivation, composite criteria, indirect criteria, residual feed intake, sea bass

1. Introduction

In fish, improving feed utilization efficiency is a crucial step toward reducing the cost and ecological impact of aquaculture production. Thanks to better knowledge of rearing methodologies and feeding, major progress has been done in the last 40 years in fish feed utilization efficiency. However, the possibility of enhancement by genetic means only starts to be explored (Kause et al., 2006b; Quinton et al., 2007a; Quinton et al., 2007b), while breeding programs in fish have been quite successful due to the moderate to high heritability of most production traits (Gjedrem, 2000).

In land vertebrates, residual feed intake (RFI) is the criterion commonly used to express feed utilization efficiency performance in breeding programs. It is calculated as the difference between actual and expected intake of an individual over a given weight gain interval. The expected intake is generally predicted from maintenance and production requirements which permit to select individuals using feed efficiently with no loss in production (Crews, 2005). Usually maintenance requirements are estimated from the metabolic body weight, and the production requirements from the body weight gains. This means that RFI is phenotypically independent from these two traits, which enables to compare feed utilization efficiency of individuals diverging for their body weight or their body weight gain. The part of feed utilization which is independent on body weight gain is precisely what we want to access, as all fish breeding programs incorporate selection for growth, which may (Thodesen et al., 1999; Kause et al., 2006b; Quinton et al., 2007b) or may not (Sanchez et al., 2001; Ogata et al., 2002; Mambrini et al., 2004) lead to improved feed utilization, depending on species and experiments. In any case, our objective is to find a trait independent from growth to allow further improvements in feed utilization efficiency. Recent experiments with rainbow trout, measuring the RFI on individually-raised fish (Silverstein et al., 2005), or using radiographically-labelled feed to estimate individual intake (Grima et al., 2008), revealed significant genetic variability in RFI. In fish, the lack of breeding strategies to improve RFI is explained by the difficulties of accurately estimating individual intakes (Kause et al., 2006a) and by the lack of knowledge regarding the genetic basis of residual feed intake.

Although RFI offers a potential new means of improving feed utilization efficiency to form the basis of future selective breeding programmes, indirect criteria must be found that are easily recorded and non-invasive. We recently identified a non-invasive criterion in rainbow trout (Grima et al., 2008) which is genetically correlated with RFI and can be easily measured under normal rearing conditions. It combines the weight loss during a feed deprivation period (FD) and the weight gain during a subsequent re-feeding period (RF).

We tested this combined criterion because the underlying assumption is that its variation reflects both those of maintenance requirement (FD) and of protein and lipid turnover rates (RF). In sea bass, we constituted four divergent groups of fish according to their performance for this criterion. We estimated the RFI of these groups using the metabolic body weight and the body weight gain to predicted group's intake. These four groups presented phenotypic differences of RFI close to significance ($P = 0.06$ - Grima et al., 200X). On the other hand, phenotypic differences of RFI between groups of fish constituted according to their FD divergences were significant ($P<0.05$). These two indirect criteria are therefore interesting candidates for selective breeding programs on feed utilization efficiency, provided that they are stable and heritable. The aim of the present study was to validate the relevance of FD and CC as indirect criteria by testing their heritability, their repeatability, and their suitability for use in breeding programs previously based on body weight.

Accurate estimation of heritabilities and genetic correlations is possible by the use of genomic markers for *a posteriori* parentage assignment, which enables the use of factorial designs producing a large number of families and the rearing of all the fish in a common environment from hatching, thus avoiding any environmental effect common to full-sibs (Vandeputte et al., 2001). Microsatellite markers are reliable tools to perform parentage assignment, since assignment rate higher than 95 % have been reached in several species such as Atlantic salmon, common carp and sea bass (Dupont-Nivet et al., 2008; Norris and Cunningham, 2004; Vandeputte et al., 2004).

2. Materials and methods

2.1 Animals

The study was carried out on a full factorial mating design combining eight dams and 41 sires, with 328 possible full-sibs families. The breeders were caught from the wild (West Mediterranean). Sperm was collected in advance and cryopreserved in 250 ml straws according to the method described in Fauvel et al. (1998). Egg release was obtained by hand stripping following hormonal induction of ovulation (10 µg/kg luteinizing hormone-releasing hormone, Sigma, D-TRP6LHRH). A fin clip was collected from all parents and kept in 90% ethanol for DNA analyses and parentage assignment. Fertilization was performed as soon as the eggs were stripped. Eggs from all dams were pooled by mixing an identical volume of eggs from each dam (180 ml), and the pooled eggs were then divided into 41 aliquots of 20 ml each. Each aliquot was individually fertilized by a single sire. Five

minutes after fertilization, eggs were pooled for incubation (48 hours at 14°C), after which 50 ml of viable eggs (~ 40,000) were collected and placed in a single 0.5 m^3 incubator containing all families. Standard rearing conditions were used, with temperature gradually increased from 14°C to 20°C over the first 68 days, after which fish were transferred into a 5 m^3 fiberglass tank until the start of the experiment. Salinity varied between 24 and 39 $g.l^{-1}$ during this pre-growing phase.

2.2 Measurements of indirect criteria

At day 306 post fertilization, 2,000 randomly chosen fish were individually tagged with a Passive Integrated Transponder (AEG-Id, Germany) and placed in a common fiberglass tank (volume: 5 m^3) within a recirculated system, where water temperature was recorded daily and maintained around 20°C. The salinity was recorded daily as well, and was 37 $g.l^{-1}$ on average. After an initial four weeks period of basic growth (BG: from day 341 to day 370), fish were submitted to two successive periods of three weeks feed deprivation (FD1: from day 371 to day 392, and FD2: from day 415 to day 436, respectively), alternated with two successive periods of three weeks re-feeding (RF1: from day 393 to day 414, and RF2: from day 437 to day 458, respectively). During basic growth and re-feeding periods, fish were fed *ad libitum* using a 24h-access self feeder with a standard commercial diet (Neogrower, Le Gouessant, France) containing 45% proteins and 17% lipids. Fish were individually weighed at the beginning and end of each experimental period. Before each body weight measurement, all fish were starved for 24 hours. The fish were re-fed the day after the measurements, except during the two periods of feed deprivation.

2.3 Calculation of indirect criteria

Different calculation methods might be used to characterize the loss of body weight during feed deprivation periods, FD, and the gain of weight during re-feeding periods, RF. In the present we used i) the thermal growth coefficient (TGC), this growth rate offering a standardized measure of growth that is unaffected by live weight, time interval and water temperature (Iwama and Tautz, 1981) ii) the corrected values of TGC used in the companion paper to study the relationship between RFI, FD and RF (Grima et al 200X). Calculation details of these two criteria are given below.

TGC values were calculated using the following equation:

Thermal growth coefficient (TGC) = $\frac{(W_f^{1/3} - W_i^{1/3})}{\sum T} \times 100$

where W_f and W_i are the final and initial body weight, of the period considered, and $\sum T$ is the sum of day degrees during this period. Growth rates for the different periods will be referred to as TGC_{BG}, TGC_{FD1}, TGC_{RF1}, TGC_{FD2}, and TGC_{RF2}.

Body weight gain and loss during feed deprivation and re-feeding periods are closely linked to individual growth performances. Because we want to characterize the part of the relationship between RFI and FD or RF which is independent on growth performance, we corrected TGC_{FD} and TGC_{RF1} values by growth performance (Grima et al. 200X). Moreover, as fish lose proportionally less weight during deprivation periods than they gain during re-feeding periods, the corrected TGC values were standardized (mean = 0; SD = 1) to give as much importance to weight loss as to weight gain. In practice, TGC_{FD} and TGC_{RF1} (for time schedule reasons, TGC_{RF2} could not be included in the calculations) were each regressed on TGC_{BG} and BW_{341} in a multiple linear regression. The residuals of the regressions were standardized and their values (FD_{corr} and RF_{corr}) were used to used to select fish for RFI studies described in Grima et al. (200X).

We also calculated a composite criterion (CC), by subtracting RF_{corr} to FD_{corr} ($CC = RF_{corr} - FD_{corr}$), so that the most divergent fish for CC were also the most divergent ones for RFI according to the results of the companion paper (Grima et al, 200X).

We considered both uncorrected (TGC_{FD1}, TGC_{RF1}, TGC_{FD2}, and TGC_{RF2}) and corrected (FD_{corr} RF_{corr}, and CC) values of TGC as potential indirect criteria for RFI. In futher parts of the paper, unless otherwise stated, FD refers to all criteria describing weight loss during feed deprivation, namely TGC_{FD1}, TGC_{FD2} and FD_{corr}, while RF refers to all criteria describing growth during re-feeding, TGC_{RF1}, TGC_{RF2} and RF_{corr}, while CC always refers to $RF_{corr} - FD_{corr}$.

2.4 Parentage assignment

After measuring the indirect criteria, 1,300 fish out of the 2,000 were randomly chosen to be assigned to their respective parents through microsatellite DNA analysis. A fin clip was taken from each of these 1,300 individuals.

Rapid DNA extractions were made from the fin clips, using Chelex resin as described in Estoup et al. (1996). Parents and offspring were assayed at five or six microsatellite loci as described in Chistiakov et al. (2005) and Garcia De Leon et al. (1995). Four loci were combined in two multiplex panels (multiplex 1: DLA0016 and DLA0014; multiplex 2: Labrax 8 and Labrax 17) while the locus Labrax 29 was assayed singly. Parentage assignment was performed by exclusion using VITASSIGN (Vandeputte et al., 2006). When more than one

parent pair was found per individual, the locus Labrax 3 was used to discriminate the potential families. At the end of this process, 99.5% of the fish sampled (1,294/1,300) had been successfully and unambiguously assigned. The 1,294 assigned fish belonged to 261 out of the 328 possible full-sib families. The number of offspring per sire varied between three and 83, and was 31 on average. The number of offspring per dam varied between 10 and 410, and was 162 on average.

2.5 Statistical analyses

The variance components of all TGCs, BW_{340}, FD_{corr}, RF_{corr} and CC were assessed on the 1,294 assigned fish using VCE5.0 software Kovac and Groeneveld, 2003, fitting animal models (without fixed effects) to estimate heritabilities and additive genetic correlations. In order to ensure that maternal effect did not strongly affect genetic parameters estimations, we first tried animal models with a random maternal effect in VCE, but they did not converge. Then, we performed analyses of variance on all the corrected and uncorrected TGCs with sire and dam as random effect, and we estimated the maternal effect using $m^2 = (\sigma^2_d - \sigma^2_s) / \sigma^2_P$, with σ^2_d the dam component of variance, σ^2_s the sire component and σ^2_P the phenotypic variance. Although these estimates cannot be considered reliable as the number of dams (eight) is low, their value was low enough (0.01- 0.05) to decide that they could be excluded from the analysis. Variance components of BW_{340}, TGC_{BG}, TGC_{FD1}, TGC_{RF1}, TGC_{FD2}, and TGC_{RF2} were tested in the same multi-trait animal model, to take into account the fact that they were issued from repeated body weight measurements of the same fish. Heritabilities of FD_{corr}, RF_{corr} and CC were estimated using single-trait animal models. To estimate genetic and phenotypic correlations between those three traits and basic growth, body weight and the uncorrected TGCs, we used mutiple-traits animal models. However, not all of the uncorrected TGCs could be included in a single model together with FD_{corr}, RF_{corr} and CC because of convergence problems. Therefore, different combinations of traits ensuring convergence were used.

3. Results

By the end of the experiment, mortality was only 2%, meaning that fish underwent food shortage with no particular problems.

3.1 Correlations between indirect criteria

The two periods of feed deprivation were genetically and phenotypically correlated, as were the two periods of re-feeding. All the correlations were moderate (r_g = 0.73; r_p = 0.45 and r_g = 0.73; r_p = 0.51 for the feed deprivation periods and the re-feeding periods, respectively).

Genetic and phenotypic correlations of CC with FD_{corr} or with RF_{corr} were of comparable magnitude (r_g = -0.83 with FD_{corr}, 0.75 with RF_{corr} and r_p = -0.82 with FD_{corr} and 0.78 with RF_{corr}), showing that CC integrates these two traits to the same degree (Table 1). Genetic and phenotypic correlations between CC and the uncorrected TGCs were high to moderate, negative for TGC_{FD1} and TGC_{FD2}, and positive for TGC_{RF1} and TGC_{RF2}. Then genetic correlation between TGC_{FD1} and TGC_{RF1} was moderate (-0.32), and the genetic correlation between TGC_{FD2} and TGC_{RF2} was low (-0.19), while the genetic correlation between FD_{corr} and RF_{corr} was in-between (r_g = -0.25).

3.2 Heritability of indirect criteria

Estimates of additive genetic and environmental variances are presented in Table 2, with the heritabilities of the traits. The heritability estimated for BW_{341} was moderate (h^2 = 0.39). Heritability estimates for uncorrected TGC were low to moderate, ranging from 0.13 for TGC_{FD1} to 0.38 for TGC_{RF2}. TGC measured during feed deprivation periods displayed lower heritability than TGC measured during re-feeding periods. Heritabilities of TGC were slightly lower during the first round of feed deprivation / re-feeding (TGC_{FD1} and TGC_{RF1}) than during the second round of feed deprivation / re-feeding (TGC_{FD2} and TGC_{RF2}). This did not result from a decrease in the residual variation (σ^2_E remained stable between the two feed deprivation periods and increased from 0.0035 to 0.0040 between the first and the second re-feeding periods), but from an increase in genetic variance. The standard errors of all estimated heritabilities were low (0.03-0.04), demonstrating the accuracy of the estimates and the relevance of the data set.

3.3 Genetic and phenotypic correlations between body weight and indirect criteria

Genetic and phenotypic correlations of the indirect criteria with the body weight are presented in Table 1. Almost all the TGCs were phenotypically correlated with BW_{341} (except TGC_{FD2} for which r_p = -0.08). In addition, TGC_{RF1} and TGC_{RF2} were significantly genetically correlated with BW_{341} (r_g = 0.57 and 0.56, respectively).

Phenotypic correlations of BW_{341} with FD_{corr}, RF_{corr} and CC were very close to zero, as

expected from adjusting BW_{341} in the calculation of FD_{corr} and RF_{corr}. However, genetic correlations of BW_{341} with FD_{corr} (0.26) and RF_{corr} (0.29) were significantly different from zero, while the genetic correlation of BW_{341} with CC was equal to zero.

4. Discussion

In fish, despite the important economic and environmental potential impact of improved residual feed intake (RFI), no selection program to improve RFI has started yet because this trait is highly sensitive to environmental variations and because individual feed intake is difficult to measure. Indirect criteria on which selection could be targeted are therefore of highest interest for the initiation of a future breeding program for this trait. In previous studies carried out on rainbow trout (Grima et al., 2008) and on sea bass (Grima et al., 200X) we highlighted that the loss of weight during feed deprivation (FD), alone or as part of a composite criterion (CC) integrating FD and the gain of weight during re-feeding (RF), is significantly related with RFI variations. The aim of the present study was to estimate the heritability of these two traits, in order to complete the analysis of their pertinence as indirect criteria for use in a selective breeding program to improve RFI. We used a common tank to raise offspring of Mediterranean sea bass produced from a full factorial mating design with wild breeders (eight dams and 41 sires). Among the 328 possible families, 261 were present in the sample genotyped and were therefore genetically analyzed. Two types of criteria were used to characterize FD and RF. First, we expressed the loss of weight during feed deprivation periods and the subsequent gain of weight during re-feeding periods using the thermal growth coefficient (TGC). Second, we used the corrected values of TGC (corrected by the body weight and the growth performances, and standardized (mean = 0, SD= 1)) calculated in the companion paper (Grima et al. 200X), because these were the ones we used to demonstrate the significant relationship between RFI and FD and CC.

All traits presented low to moderate, but significant, heritability. These heritability values mean that both corrected and uncorrected TGC values present enough genetic variability to be used in a breeding program. The heritability of the CC was also significantly different from zero. In addition, the detection of substantial heritability of $TGC_{FD1\&2}$ and $TGC_{RF1\&2}$ provided the first evidence of significant heritability in FD and RF in fish. Genetic variability of these traits had already been demonstrated in rainbow trout, but with an experimental design that did not allow heritability estimations (Grima et al., 2008). Both in rainbow trout and sea bass, FD presented lower genetic variance than RF.

With our experimental design (eight dams crossed with 41 sires), it was not possible to reliably estimate maternal effects variance, due to the limited number of dams used, and then we only studied the additive genetic variance. However, we verified that there was no evidence for large maternal effects, and additionally it has been shown previously that, in marine fish, maternal effect have little influence on growth (Saillant et al., 2006; Dupont-Nivet et al., 2008), especially when fish are getting older (Doupe and Lymbery, 2005).

As there are no heritability estimates for FD and RF in the literature, we could not compare our heritability estimates with previous data. Nevertheless, we did compare them with existing heritability estimates for growth. Our heritability estimations for FD varied between 0.13 and 0.24, which is in the lower end of heritabilities for growth rates found in the literature: 0.04 to 0.26 in Atlantic Salmon (Gjerde et al., 1994), 0.26 ± 0.12 in rainbow trout (Kinghorn, 1983), and on average 0.35 in turbot (Gjerde et al., 1997). Our heritability estimates for RF varied between 0.19 and 0.38 and are therefore more in the same range as those found in the literature. Surprisingly, the heritability of initial growth (TGC_{BG}) in our study was found to be lower ($h^2 = 0.19 \pm 0.03$) than the estimates for TGC_{FD2}, TGC_{RF1} and TGC_{RF2}. One explanation could be that growth was recorded over a too short period, preventing accurate measurement of its heritability. The body weight heritability estimated here was moderate (0.39), which is in the range of what is found in the literature: between 0.38 and 0.44 in sea bass (Dupont-Nivet et al., 2008), 0.35 ± 0.10 in Atlantic salmon (Rye and Refstie, 1995), 0.25 ± 0.10 in chinook salmon (Winkelman and Peterson, 1994), 0.52 ± 0.26 in Atlantic cod (Gjerde et al., 2004), 0.21-0.26 ± 0.03 in rainbow trout (Kause et al., 2003), 0.52 ± 0.17 in arctic char (Nilsson, 1992), and 0.33 ± 0.07 in common carp (Vandeputte et al., 2004). It should be noted that the heritabilities calculated here may be a little upward biased if maternal effects are present, which is quite unlikely (see material and methods) but cannot be formally ruled out.

The significant genetic and phenotypic correlations between TGC_{FD1} and TGC_{FD2}, and between TGC_{RF1} and TGC_{RF2}, indicate that FD and RF performances are relatively stable and that individual differences remain rather consistent across time, which is an asset for their use in a breeding program. However, the correlations estimated were significantly lower than unity, which suggests that performances exhibited during the first and the second period of feed deprivation / re-feeding may involve different physiologic processes. This hypothesis is supported by the fact that TGC_{FD1} and TGC_{FD2}, as well as TGC_{RF1} and TGC_{RF2},

had different genetic determinism (*e.g.* different heritabilities as well as different additive genetic variance). These results underline the need to integrate at least two periods of feed deprivation to accurately characterize FD performances, as well as two periods of re-feeding to characterize RF performances. We also showed that the two successive periods of feed deprivation and re-feeding were moderately correlated, demonstrating that selection made solely on FD performances would moderately influence the RF performance variations and *vice versa*. When choosing a criterion integrating both FD and RF performances to predict RFI variations, CC is a good compromise as we have seen that this trait reflects the average performance of both FD and RF. Practically speaking, the FD and RF performances studied here are valid for early growth (80 to 120 g BW), but we demonstrated that they were phenotypically correlated with FD and RF performances at a later stage (350g, Grima et al 2000X), for which we could not estimate heritabilities, due to a smaller sample size. Early evaluation of FD and RF is more practical, but a later evaluation could also be more representative of the stage where fish eat the most. The final choice would need heritabilities and genetic correlations to be estimated at the two stages.

We estimated the genetic correlations of body weight with the different indirect criteria to assess whether our indirect criteria fit with breeding programs previously based on body weight. We found a moderate positive genetic correlation of FD_{corr} with body weight, meaning that selection for high $FD_{corr,}$ which is expected to decrease RFI (Grima et al. 200X) should increase body weight at the same time. Selection for CC, which may also reduce RFI (Grima et al 2000X), would have no impact on body weight. The other uncorrected criteria are either positively genetically correlated with body weight (TGC_{RF1}, TGC_{RF2}) or not significantly correlated with body weight (TGC_{FD1}, TGC_{FD2}). This indicates that all these traits could be easily introduced in selection breeding program based on body weight, with no adverse effect.

We calculated the expected genetic response after individual selection for FD and CC. Based on our results, a selection intensity of 1 would improves FD_{corr} of 0.23 phenotypic standard deviations (SD) per generation, and of 0.33 phenotypic SD per generation for CC value. Knowing that mean FD_{corr} values of fish from the FD^- group tested in Grima et al (200X) is 1.15 phenotypic SD, and that these fish eat in average 3.12 % less than the average population for the same weight gain, we can predict that a selection for increased FD_{corr} with a selection intensity of 1 (equivalent to a proportion selected of 38%) will lead to 0.62 % feed saving per generation. Of course this prediction is subject to caution since we only know the phenotypic relation between RFI and FD. Using the same type of

calculations, a selection for CC with a selection intensity of 1 should lead to 0.36 % feed saving per generation.

While a selection for FD or for CC appears to be a promising approach to improve RFI and feed efficiency, three other strategies have been proposed to indirectly improve feed utilization efficiency in fish i) selection for growth (Kause et al., 2006b; Quinton et al., 2007b) ii) simultaneous selection for growth and against feed intake (Kause et al., 2006b; Quinton et al., 2007b) iii) simultaneous selection for growth and against lipid content (% of wet weight). Authors predicted that selection intensity of 1 for growth would lead to 8.4 % and to 0.49 % increase in feed efficiency per generation respectively in rainbow trout (Kause et al., 2006b) and in European whitefish (Quinton et al., 2007b). In rainbow trout simultaneous selection for growth and against feed intake would not improve genetic response of feed efficiency compared with selection solely for growth (Kause et al., 2006b), while in European whitefish the same strategy would double the genetic gain (1.06 %) compared with selection solely for growth (Quinton et al., 2007b). Finally, the third strategy is expected to lead to 0.73 % increase in feed efficiency in European whitefish (Quinton et al., 2007b). When comparing results obtain from these two studies, it appears that expected genetic gain may be species or experimental protocol (experimental diet, etc..) dependent. It seems therefore very delicate to evaluate indirect criteria relevance from different studies, and then we cannot precisely compare our indirect criteria with those presented in literature. Nevertheless, in European whitefish (when expected genetic gains are weak), combining different indirect criteria conducted to an enhancement of the expected genetic gain. Hence, combining FD and CC with other indirect criteria could be of interest to improve the response of selection. Because we took a particular attention to work with indirect criteria independent from growth performances, it is likely that FD and CC are indirect criteria complementary to growth which could be advantageously combined to this trait in a breeding program to improve feed utilization efficiency. Regarding the use of fat content as indirect criteria our results contrast with those presented by Quinton et al. (2007b), as while our results predict that the most efficient fish are also the fatter ones (Grima et al. 200X), it seems that in European whitefish selection for leaner individual leads to more efficient fish. These differences may be explained either by the fact that we used two different species, or by the fact that we used different criteria to characterize the fat content, lipid percentage base on wet weight in Quinton et al. (2007b) study and percentage of fat content in dorsal muscle in the present study. As it has been shown to be significantly related to feed utilization efficiency, carcass lipid content could be included as an indirect criterion in a breeding program to improve feed utilization efficiency in combination with growth and

our indirect criteria. Nevertheless, the relationship between fat content and feed utilization efficiency need further investigation before including fat content as indirect criteria in breeding program in sea bass, as our results pointed out that fish using feed efficiently were also those presented the highest muscle fat content.

5. Conclusion

We validated the relevance of FD and of the composite criterion CC, two traits previously shown to be correlated with RFI variations (Grima et al 2008, 200X), as indirect criteria for breeding programs. Indeed, i) FD and CC are heritable, ii) FD performances are stable, as are RF performances (the second component of CC), and iii) FD and CC could be easily introduced in breeding programs previously based on body weight.

Selective breeding to constitute two divergent lines for the CC (FD^-/RF^- and FD^+/RF^+) and for FD (FD^- and FD^+) will be carried out in our experimental facilities, in order to investigate the correlated response to selection using our indirect criteria on traits of agronomic interest (RFI, fat percent and carcass yield).

Acknowledgements

The authors thank the three anonymous referees for constructive comment on early version of the manuscript. This study was financed by INRA and Ifremer in the frame of their common research group (GDR) “Genetic improvement of fish”.

Reference List

Chistiakov, D., Hellemans, B., Haley, C., Law, A., Tsigenopoulos, C., Kotoulas, G., Bertotto, D., Libertini, A., Volckaert, F., 2005. A microsatellite linkage map of the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. Genetics 170, 1821-1826.

Crews, D.H., 2005. Genetics of efficient feed utilization and national cattle evaluation: a review. Genet. Mol. Res. 4, 152-165.

Doupe, R.G., Lymbery, A.J., 2005. Additive genetic and other sources of variation in growth traits of juvenile black bream *Acanthopagrus butcheri*. Aquac. Res. 36, 621-626.

Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B., 2008. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. Aquaculture 275, 81-87.

Estoup, A., Largiader, C., Perrot, E., Chourrout, D., 1996. Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. Mol. Mar. Biol. Biotech. 5, 295-298.

Fauvel, C., Suquet, M., Dreanno, C., Zonno, V., Menu, B., 1998. Cryopreservation of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) spermatozoa in experimental and production simulating conditions. Aquat. Living Resour. 11, 387-394.

Garcia De Leon, F.J., Dallas, J.F., Chatain, B., Canonne, M., Versini, J.J., Bonhomme, F., 1995. Development and use of microsatellite markers in sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linneaus, 1758) (Perciformes: Serranidae). Mol. Mar. Biol. Biotech. 4, 62-68.

Gjedrem, T., 2000. Genetic improvement of cold-water fish species. Aquacult. Res. 31, 25-33.

Gjerde, B., Roer, J.E., Lein, I., Stoss, J., Refstie, T., 1997. Heritability for body weight in farmed turbot. Aquacult. Int. 5, 175-178.

Gjerde, B., Simianer, H., Refstie, T., 1994. Estimates of genetic and phenotypic parameters for body weight, growth rate and sexual maturity in Atlantic salmon.

Livestock Production science 38, 133-143.

Gjerde, B., Terjesen, B., Barr, Y., Lein, I., Thorland, I., 2004. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua)*. Aquaculture 236, 167-177.

Grima, L., Quillet, E., Boujard, T., Robert-Granié, C., Chatain, B., Mambrini, M., 2008. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. Genet. Sel. Evol. 40, 607-624.

Grima, L., Vandeputte, M., Ruelle, F., Vergnet, A., Mambrini, M., Chatain, B., 200X. In search for indirect criteria to improve feed utilization efficiency in sea bass (*Dicentrachus labrax*). Part 1: phenotypic relationship between residual feed intake and body weight variations during feed deprivation and re-feeding periods. Aquaculture (submitted).

Iwama, G.K., Tautz, A.F., 1981. A Simple Growth-Model for Salmonids in Hatcheries. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38, 649-656.

Kause, A., Ritola, O., Paananen, T., Mantysaari, E., Eskelinen, U., 2003. Selection against early maturity in large rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: the quantitative genetics of sexual dimorphism and genotype-by-environment interactions. Aquaculture 228, 53-68.

Kause, A., Tobin, D., Dobly, A., Houlihan, D., Martin, S., Mantysaari, E.A., Ritola, O., Ruohonen, K., 2006a. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. Genet. Sel. Evol. 38, 389-409.

Kause, A., Tobin, D., Houlihan, D.F., Martin, S.A.M., Mantysaari, E.A., Ritola, O., Ruohonen, K., 2006b. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. J. Anim. Sci. 84, 807-817.

Kinghorn, B., 1983. Genetic-Variation in Food Conversion Efficiency and Growth in Rainbow-Trout. Aquaculture 32, 141-155.

Kovac,M., Groeneveld, E., 2003. VCE5 User's guide and manual, version 5.1. Department of Animal Sciences, University of Ljubljana, Slovenia.

Mambrini, M., Médale, F., Sanchez, M.P., Recalde, B., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet,

E., Boujard, T., 2004. Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. J. Anim. Sci. 82, 2865-2875.

Nilsson, J., 1992. Genetic variation in resistance of Arctic char to fungal infection. J. Aquat. Anim. 4, 126-128.

Norris, A.T., Cunningham, E.P., 2004. Estimates of phenotypic and genetic parameters for flesh colour traits and farmed Atlantic salmon based on multiple trait animal model. Livest. Prod. Sci. 89, 209-222.

Ogata, H., Oku, H., Murai, T., 2002. Growth performance and macronutrient retention of offspring from wild and selected red sea bream (Pagrus major). Aquaculture 206, 279-287.

Quinton, C.D., Kause A., Koskela J., Ritola O, 2007a. Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environments. Genet. Sel. Evol 39, 431-446.

Quinton, C.D., Kause, A., Ruohonen, K., Koskela, J., 2007b. Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments. J. Anim. Sci. 85, 3198-3208.

Rye, M., Refstie, T., 1995. Phenotypic and genetic parameters of body size traits in Atlantic salmon Salmo salar L. Aquacult. Res. 26, 875-885.

Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chatain, B., 2006. Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) raised under communal rearing conditions. Aquaculture 254, 139-147.

Sanchez, M., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet, E., Mambrini, M., 2001. Selection for growth of brown trout (Salmo trutta) affects feed intake but not feed efficiency. Aquat. Living Resour. 14, 41-48.

Silverstein, J.T., Hostuttler, M., Blemings, K.P., 2005. Strain differences in feed efficiency measured as residual feed intake in individually reared rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). Aquacult. Res. 36, 704-711.

Thodesen, J., Grisdale-Helland, B., Helland, S.J., Gjerde, B., 1999. Feed intake, growth

and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (Salmo salar). Aquaculture 180, 237-246.

Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chatain, B., Chevassus, B., 2001. Setting up a strain-testing design for the seabass, *Dicentrarchus labrax*: a simulation study. Aquaculture 202, 329-342.

Vandeputte, M., Kocour, M., Mauger, S., Dupont-Nivet, M., De Guerry, D., Gela, D., Vallod, D., Linhart, O., Chevassus, B., 2004. Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). Aquaculture 235, 223-236..

Vandeputte, M., Mauger, S., Dupont-Nivet, M., 2006. An evaluation of allowing for mismatches as a way to manage genotyping errors in parentage assignment by exclusion. Mol. Ecol. Notes 6, 265-267.

Vandeputte, M., Quillet, E., Chevassus, B., 2002. Early development and survival in brown trout (*Salmo trutta fario* L.): indirect effects of selection for growth rate and estimation of genetic parameters. Aquaculture 204, 435-445.

Winkelman, A., Peterson, R., 1994. Genetic parameters (heritabilities, dominance ratios and genetic correlations) for body weight and length of chinook salmon after 9 and 22 months of saltwater rearing. Aquaculture 125, 31-36.

Table 1. Phenotypic correlations (above diagonal) and genetic correlations ± S.E (below diagonal) between body weight at day 341 (BW_{341}), basic growth (TGC_{BG}) and 7 potential indirect criteria for RFI in sea bass. TGC_{FD1} and TGC_{FD2} correspond to body weight loss during the first and second feed deprivation periods, respectively, and TGC_{RF1+} and TGC_{RF2} to body weight gain during the first and the second re-feeding periods, respectively. FD_{corr} and RF_{corr} are the standardized residuals of the regressions on TGC_{BC} and BW_{341} of mean $TGC_{FD1\&2}$ and $TGC_{RF1,}$ respectively; CC (composite criterion) was calculated with the following equation = RF_{corr} - FD_{corr}. 1241 < sample size< 1294

Trait	BW_{341}	TGC_{BG}	TGC_{FD1}	TGC_{RF1}	TGC_{FD2}	TGC_{RF2}	FD_{corr}	RF_{corr}	CC
BW_{341}		0.12	-0.19	0.30	-0.08	0.46	0.00	-0.02	-0.02
TGC_{BG}	0.12 ± 0.09		-0.37	0.45	-0.26	0.33	-0.01	-0.07	-0.04
TGC_{FD1}	-0.14 ± 0.11	-0.34 ± 0.09		-0.28	0.45	-0.22	0.75	-0.07	-0.55
TGC_{RF1}	0.57 ± 0.07	0.52 ± 0.07	-0.32 ± 0.09		-0.32	0.51	-0.19	0.84	0.65
TGC_{FD2}	-0.16 ± 0.10	-0.27 ± 0.10	0.71 ± 0.05	-0.25 ± 0.08		-0.30	0.86	-0.21	-0.70
TGC_{RF2}	0.56 ± 0.05	0.25 ± 0.07	-0.22 ± 0.08	0.73 ± 0.04	-0.19 ± 0.09		-0.16	0.27	0.27
FD_{corr}	0.26 ± 0.06	0.00 ± 0.04	0.76 ± 0.04	-0.06 ± 0.10	0.93 ± 0.02	-0.07 ± 0.11		-0.22	-0.82
RF_{corr}	0.29 ± 0.07	0.24 ± 0.12	-0.17 ± 0.15	0.87 ± 0.03	-0.24 ± 0.11	0.64 ± 0.08	-0.25 ± 0.15		0.78
CC	0.00 ± 0.09	0.15 ± 0.14	-0.66 ± 0.09	0.60 ± 0.08	-0.79 ± 0.05	0.46 ± 0.09	-0.83 ± 0.05	0.75 ± 0.07	

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

Table 2. Mean, additive, and environmental variance estimates and heritability of body weight at day 341 (BW_{341}), basic growth (TGC_{BG}) and 7 potential indirect criteria for RFI in sea bass. TGC_{FD1} and TGC_{FD2} correspond to body weight loss during the first and second feed deprivation periods, respectively, and TGC_{RF1+} and TGC_{RF2} to body weight gain during the first and the second re-feeding periods, respectively. FD_{corr} and RF_{corr} are the standardized residuals of the regressions on TGC_{BC} and BW_{341} of mean $TGC_{FD1\&2}$ and $TGC_{RF1,}$ respectively; CC (composite criterion) was calculated with the following equation = RF_{corr} - FD_{corr} 1241 < sample size < 1294

Trait	Mean	σ^2A	σ^2E	Heritability
BW_{341}	48.26	91	141	0.39 ± 0.03
TGC_{BG}	0.08	0.0027	0.011	0.19 ± 0.03
TGC_{FD1}	-0.04	0.00053	0.0035	0.13 ± 0.03
TGC_{RF1}	0.12	0.0055	0.012	0.31 ± 0.03
TGC_{FD2}	-0.04	0.0013	0.0040	0.24 ± 0.03
TGC_{RF2}	0.10	0.0073	0.012	0.38 ± 0.02
FD_{corr}	0	0.21	0.70	0.23 ± 0.04
RF_{corr}	0	0.15	0.64	0.19 ± 0.04
CC	0	0.45	1.60	0.22 ± 0.04

3. Analyse critique du protocole bar

Lors de la mise en place de l'étude et de l'analyse de ces résultats nous avons fait un certains nombre de choix dont nous souhaiterions discuter ici. Ces choix sont de trois ordres : définition du critère indirect (correction par le poids et la croissance, données centrées-réduites), utilisation de l'IR comme critère de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et détermination du modèle de l'ingéré résiduel.

3.1. Définition du critère indirect

Lorsque nous avons défini le critère indirect sur lequel s'est fait la répartition des poissons dans les quatre groupes divergents, nous avons choisi de corriger les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par le poids initial et par les performances de croissance exprimées juste avant le jeûne. Ce choix avait été motivé par le fait que les articles parus sur les variations génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons mentionnaient que ce caractère était corrélé au poids et à la croissance (Thodesen et al, 2001; Henryon et al, 2002; Silverstein, 2006). Nous avons réalisé ces corrections pour n'étudier que l'effet des variations des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sur les variations de d'IR, en excluant tout effet des variations des performances de croissance. Bien que partant d'un souci de rigueur pour l'analyse des relations entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, il peut être difficile après ces transformations de visualiser ce que représentent ces nouveaux critères indirects. En particulier, nous avons voulu vérifier que ces critères indirects « transformés » étaient toujours le reflet des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Pour cela, nous avons étudié les corrélations entre la moyenne des performances de résistance au jeûne « brutes » exprimées en première et en deuxième période de jeûne et la moyenne des ces performances corrigées par le poids et la croissance. Nous avons fait de même pour les différentes mesures de croissance compensatrice enregistrées en première période de réalimentation (brutes et transformées). Que ce soit pour la résistance au jeûne ou pour la croissance compensatrice ces corrélations sont élevées (R = 0,93 ; P < 0,0001 et R = 0,84 ; P < 0,0001 respectivement pour la résistance au jeûne et la croissance compensatrice). Ces résultats nous indiquent que les transformations effectuées

n'ont pas altéré la signification de nos critères indirects, ce qui signifie que ces données transformées peuvent, effectivement, être considérées comme des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Ainsi, nous pouvons affirmer que les différences d'IR observées entre nos quatre groupes divergents étaient bien expliquées par des différences spécifiques aux performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice et non simplement par des différences de potentiel de croissance comme cela aurait pu être suggéré. Enfin, pour des raisons de calendrier nous n'avons pas intégré dans le critère indirect les performances de croissance compensatrice réalisées en deuxième période réalimentation. Nous pensons que l'ajout de ces données n'aurait de toute façon pas modifié de manière substantielle nos résultats étant donné que, dans notre expérience, la croissance compensatrice n'était pas liée aux performances d'IR.

Une fois les valeurs des critères définies, il a fallu choisir la méthode la plus appropriée pour sélectionner conjointement les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Il était possible soit i) de faire une sélection dite à deux seuils, c'est-à-dire déterminer pour chaque groupe un seuil (le même pour la résistance au jeûne et la croissance compensatrice) au-delà duquel les poissons sont sélectionnés, soit ii) de faire une sélection sur un seuil composite combinant à la fois les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. La représentation graphique de ces deux méthodes de sélection est illustrée sur la figure 11. Pour chaque méthode de sélection, les seuils ont été déterminés pour que chaque groupe divergent comprenne 200 individus. Nous avons choisi une sélection à seuil composite car elle permettait d'inclure tous les individus présentant des valeurs extrêmes pour la résistance au jeûne et la croissance compensatrice. En effet, si on observe la représentation graphique de la sélection à deux seuils, on remarque que les individus se situant proches des axes des abscisses ou des ordonnées ne sont pas intégrés dans les quatre groupes divergents. Ces individus présentent, pourtant, des valeurs extrêmes pour la résistance au jeûne ou pour la croissance compensatrice. La raison de leur non inclusion dans les groupes est qu'ils présentent une valeur très proche de la moyenne de la population pour la résistance au jeûne (si leur performance extrême est pour la croissance compensatrice) ou pour la croissance compensatrice (si leur performance extrême est pour la résistance au jeûne). Par ailleurs, ce choix nous a permis de multiplier par 30 les écarts entre la moyenne des performances de

résistance au jeûne des groupes sélectionnés pour être résistants au jeûne et les groupes sélectionnés pour être moins résistants et par 200 les écarts entre les moyennes des performances de croissance compensatrice entre les groupes présentant une faible ou une forte croissance compensatrice, par rapport à la sélection à deux seuils.

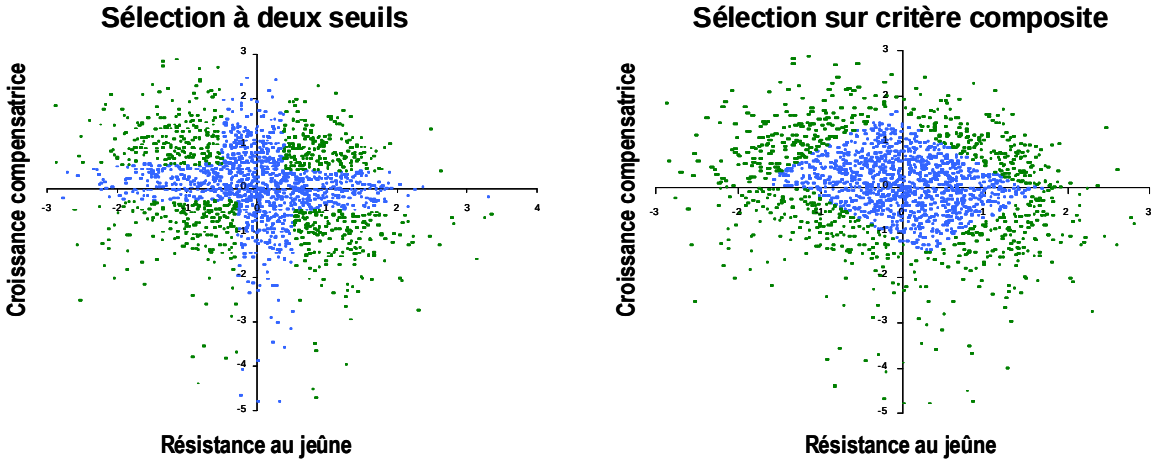


***Figure 11**. Performances individuelles de 2000 bars pour leur perte et gain de poids en période de jeûne et de réalimentation. Ces performances ont été corrigées par le poids initial et la croissance, et centrées-réduites. Les deux représentations graphiques correspondent aux deux types de sélection possibles pour constituer les quatre groupes divergents. En vert sont représentés les individus à sélectionner pour faire parti des quatre groupes divergents, en bleu sont représentés les individus qui ne sont pas à sélectionner*

3.2. Choix de l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment

Nous l'avons vu, deux critères sont principalement utilisés pour décrire les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment : l'efficacité alimentaire (EA) et l'IR. Chez les vertébrés terrestres, l'IR est aujourd'hui communément utilisé ce critère, chez ces espèces, présente l'avantage i) de ne pas être représenté sous forme de ratio et donc d'être statistiquement analysable ii) d'être relativement stable au cours de la vie de l'individu iii) d'être indépendant du poids et du gain de

poids et donc de permettre une comparaison entre individus présentant des différences significatives pour ces deux caractères. Pour toutes ces raisons nous avons choisi d'utiliser l'IR. La caractérisation de l'IR des individus nécessite un modèle de l'ingéré, non disponible chez le bar. Nous avons donc utilisé les données de l'expérience, en utilisant le modèle proposé pour les vertébrés terrestres, prenant en compte le poids métabolique et le gain de poids moyen. Or, nous ne disposons que de douze mesures (douze bassins). Toutefois, dans nos conditions, le modèle utilisé permet d'expliquer 70 % des variations de l'ingéré. Nous avons donc jugé qu'il était concevable d'utiliser l'IR pour caractériser les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment de nos groupes. Pour valider ce choix, nous avons comparé les résultats à ceux que nous aurions obtenus si nous avions opté pour l'utilisation de l'EA. Pour cela nous avons calculé l'EA de chacun de nos douze bassins et nous avons regardé s'il existait des variations de ce critère entre nos groupes divergents. Les résultats montrent que les variations entre nos quatre groupes divergents pour le critère composite (CC) sont proches de la signification (F = 3,42 ; P = 0,073), tout comme elles l'étaient pour l'IR. Les différences inter-groupes présentant des résistances au jeûne différentes (FD^- *VS* FD^+) sont significatives (F = 9,09 ; P = 0,013), mais pas les différences inter-groupes présentant des croissances compensatrice différentes (RF^- *VS* RF^+ ; F = 0,29 ; P = 0,603). Ces résultats sont donc similaires à ceux obtenus avec l'IR.

3.3 Modèle de l'ingéré résiduel

Dans notre expérience conduite chez la truite, nous avions modélisé l'ingéré en n'utilisant que le gain de poids puisque nous avions travaillé sur des individus en croissance (chapitre 2). Chez le bar nous avons également travaillé sur des individus en croissance, malgré cela, comme nous n'avions que douze points pour modéliser l'ingéré de notre population, nous avons préféré ajouter le poids métabolique au modèle de l'ingéré pour affiner autant que possible sa prédiction. En outre, nos quatre groupes divergents présentant des poids moyens différents, ajouter le poids métabolique à la modélisation de l'ingéré devait nous permettre de comparer l'efficacité d'utilisation de l'aliment de ces groupes malgré ces différences de poids. *A posteriori* nous nous sommes aperçu que l'ajout du poids métabolique au modèle n'avait pas augmenté la part de variations de l'ingéré expliqué par le modèle (R^2 = 0,70 avec ou sans le poids métabolique dans la modélisation de l'ingéré). Par ailleurs, l'IR calculé comme la résiduelle de la

régression du gain de poids sur l'ingéré était déjà indépendant du poids initial des groupes (R = 0,29; P = 0,35). Très vraisemblablement, comme nous avons travaillé sur des individus en croissance, le poids et le gain de poids des individus étaient corrélés, et la régression initiale du gain de poids sur l'ingéré a probablement suffit à rendre l'IR indépendant du poids. Nous concluons donc, que l'ajout du poids métabolique à la modélisation de l'ingéré n'était pas nécessaire ici et que nous aurions pu utiliser le même modèle que précédemment (chapitre 2). Nous avons ré-analysé les variations inter-groupes de l'IR calculé par la régression du gain de poids sur l'ingéré. Nous avons montré que les variations inter-groupes pour le critère composite (CC) devenaient, dans ce cas, significatives (F = 4,34 ; P = 0,043). En revanche, les conclusions pour les groupes FD et RF restent inchangées (F = 7,43 ; P = 0,021 et F = 1,81 ; P = 0,208 respectivement pour FD et RF). Dans nos conditions, prendre en compte le poids métabolique dans le modèle d'estimation de l'ingéré théorique n'a finalement pas amélioré la précision de l'estimation.

Nous avons montré qu'il existait une relation entre le teneur en lipides intra-musculaires et l'IR. Il aurait donc pu être suggéré d'intégrer ce caractère dans le modèle de prédiction de l'ingéré comme cela est parfois réalisé chez les vertébrés terrestres et notamment chez le porc. Néanmoins, nous avons fait le choix de ne pas l'inclure pour deux raisons. La première, est que nous n'avons pas mesuré un engraissement total de nos individus mais seulement la teneur en lipides intra-musculaires. Deuxièment, la relation entre l'ingéré et l'engraissement des individus n'est pas la même entre les vertébrés terrestres et les poissons. En effet, du fait que la plupart des espèces de poissons présente une croissance continue, la relation est moins intense chez ces espèces. La teneur en lipides corporels ne peut donc être utilisée pour prédire l'ingéré comme elle l'est chez les vertébrés terrestres. Nous avons, tout de même, voulu tester l'effet de l'ajout de la teneur en lipides intra-musculaires, dans le modèle de l'ingéré, sur la prédiction de ce dernier et sur les variations inter-groupes d'IR et ce afin de s'assurer que nous n'avions pas négligé un paramètre important de l'ingéré. Nous avons constaté que l'ajout du pourcentage de lipides intra-musculaires dans le modèle de l'ingéré n'augmentait pas de façon substantielle la part de variations de l'ingéré expliquée par le modèle (R^2 = 0,72). De plus, les variations inter-groupes de l'IR calculées ainsi sont similaires aux variations précédemment mises en évidence (F = 3,86 ; P = 0,056 ; F = 10,75 ; P = 0,008 et F = 0,75 ; P = 0,406 respectivement pour CC, FD

et RF). L'ajout de la teneur en lipides intra-musculaires, ici, n'est donc pas justifié.

CHAPITRE 6 : DISCUSSION GENERALE : PROPOSITION D'UN FUTUR PROGRAMME DE SELECTION POUR AMELIORER L'INGERE RESIDUEL CHEZ LE POISSON

Á l'issue de ce travail de thèse, nous sommes parvenus à répondre aux cinq grandes questions soulevées lors de la mise en place de notre protocole expérimental :

- *Est-il possible de mettre en évidence de la variabilité génétique pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment à partir d'individus élevés en groupe ?*

Oui, un protocole associant les clones de truites arc-en-ciel et la technique des rayons-X peut être utilisé pour détecter de la variabilité inter-clones de l'ingéré résiduel (IR). En revanche, chez le bar, la technique des rayons-X n'a pas permis de mesurer la variabilité inter-individuelle de l'IR. La technique des rayons-X n'est donc pas applicable à toutes les espèces. Pour ces dernières, il semblerait que l'on puisse utiliser des critères indirects pour sélectionner l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

- *La résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont-ils des critères pertinents, en d'autres termes les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont-elles génétiquement corrélées aux variations de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ?*

Oui, un critère intégrant les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice réalisées au cours de deux cycles de trois semaines de jeûne et de trois semaines réalimentation explique, dans notre population de 10 clones, 60 % des variations d'IR quelles que soient les conditions d'élevage. Chez le bar, sélectionner les individus sur la base de ce critère composite a été une stratégie efficace pour constituer des groupes présentant des performances d'IR significativement différentes.

- *Sélectionner des poissons sur la base de différences d'efficacité d'utilisation de l'aliment peut-il avoir un impact sur la composition corporelle du poisson produit ?*

Oui, les clones utilisant efficacement l'aliment, dans nos conditions expérimentales, et en particulier élevés en alimentation restreinte, ont tendance à montrer une teneur en lipides corporels élevée. Par ailleurs, les groupes de bars utilisant le plus efficacement l'aliment sont également ceux qui présentent la teneur en lipides intra-musculaires la plus élevée.

- *Les relations entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects, mises en évidence chez une espèce d'intérêt piscicole, sont-elles à nouveau observées chez une autre espèce d'intérêt piscicole ?*

Oui, nous avons observé chez la truite et chez le bar une relation significative entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Compte tenu des divergences entre ces deux espèces, nous pouvons raisonnablement penser que la résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont des critères indirects qui pourraient être appliqués à un large nombre d'espèce.

- *Dans le cas où elles seraient corrélées à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont-elles suffisamment héritables pour être utilisées comme critères indirects dans un programme de sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment ?*

Oui, chez le bar, nous avons montré que tous les critères indirects étudiés étaient héritables. Chez la truite, nous avons mesuré des variations inter-clones significatives pour la résistance au jeûne et la croissance compensatrice, suggérant une héritabilité non nulle de ces critères chez cette espèce. En outre, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont répétables chez les deux espèces.

Les principaux résultats obtenus au cours de cette thèse sont résumés dans les figures 12 et 13. Ils permettent d'envisager une amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment par une sélection sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice.

Expérimentation Truite : mise au point du protocole

Expérience mélangée

- 10 clones par bassin
- Alimentation *ad libitum*
- Mesures ingéré par rayons-X
- Pesées individuelles

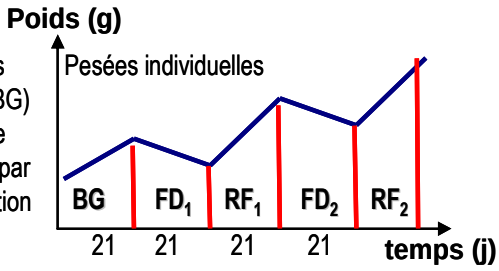
Expérience séparée

- 1 clone par bassin
- Alimentation 70 % *ad lib.*
- Mesures ingéré de groupe
- Pesées de groupes

1. Variabilité intra & inter-clone de l'efficacité d'utilisation de l'aliment

Conservation des poissons les mêmes bassins

Pour les deux expériences une période de croissance (BG) suivie de deux périodes de jeûne (FD_1 & FD_2) alternées par deux périodes de réalimentation *ad libitum* (RF_1 &RF_2)



2. Corrélations entre efficacité d'utilisation de l'aliment, résistance au jeûne & croissance compensatrice

- Expérience mélangée : pesées individuelles
- Expérience séparée : pesées de groupe

3 semaines de jeûne supplémentaires

Pour les 4 clones divergents par leur efficacité d'utilisation de l'aliment pesées :

- ✓ Foie
- ✓ Viscères
- ✓ Carcasses

Pour les 4 clones divergents par leur efficacité d'utilisation de l'aliment

- ✓ Calculs des rétentions en nutriments
- ✓ Analyses compositions corporelles à la fin des périodes BG, $FD_{1\&2}$, $RF_{1\&2}$

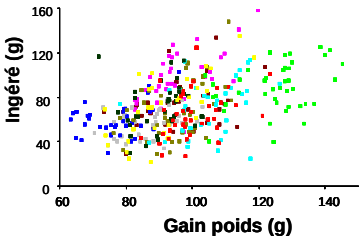
3. Caractéristiques des poissons présentant une meilleure efficacité d'utilisation de l'aliment

Rappel sur le protocole expérimental de l'étude conduite chez la truite arc-en-ciel

Expérimentation Truite :

Expérience mélangée
Mesure individuelle

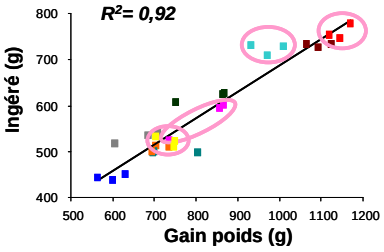
1 couleur = 1 clone; 1 carré = 1 poisson



- Large variabilité intra-clone
- Variabilité inter-clone significative (*VG/VP*=0,23)

Expérience séparée
Mesure de groupe

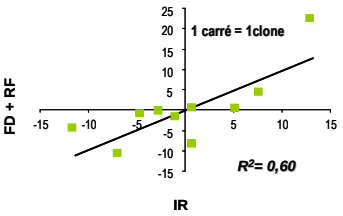
1 couleur = 1 clone; 1 carré = 1 bassin

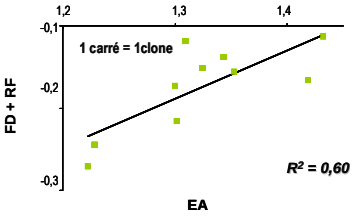


- Variabilité inter-clone significative (*P*<0,001)
- Clones sélectionnés pour analyses compositions corporelles

1. Détection de variabilité génétique pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment en conditions d'élevage

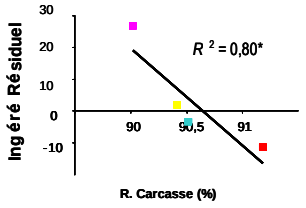
Conservation des poissons dans les mêmes bassins





2. Le critère intégrant les performances en période de jeûne et de réalimentation est corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment

- Dans les deux expériences, un critère intégrant la résistance au jeûne (FD) et la croissance compensatrice (RF) explique 60% des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment



- Sélection pour l'ingéré résiduel pourrait tendre à augmenter le r. carcasse

- Les individus présentant une bonne efficacité alimentaire ont :
  - ✓ Une teneur en lipides corporels élevée (*P*<0,001)
  - ✓ Une rétention des lipides et des protéines élevée (*P*<0,001)
  - ✓ Une grande stabilité des compositions corporelles en période de jeûne et de réalimentation

3. Détection de particularités métaboliques présumées des individus présentant une utilisation efficace de l'aliment

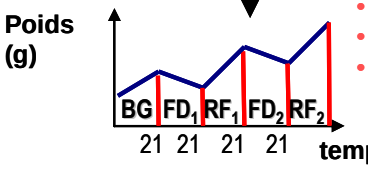
***Figure 12**. Principaux résultats obtenus au cours des expérimentations conduites sur les clones de truite arc-en-ciel. VG correspond à la variabilité génétique, VP à la variabilité phénotypique, FD aux pertes de poids en périodes de jeûne et RF aux gains de poids en périodes de réalimentation*

Expérimentation Bar :
Mise à l'essai du protocole en conditions d'élevage

Un seul bassin

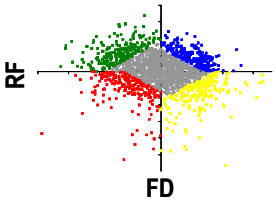
- 2000 individus marqués par puces électroniques
- 328 familles
- 1300 génotypages

1. Héritabilité résistance au jeûne & croissance compensatrice



- 3 semaines croissance
- 2×3 semaines jeûne
- 2×3 semaines réalimentation
  - ✓ Pesées individuelles

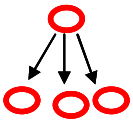
Tri des poissons en fonction des performances exhibées au cours des périodes FD & RF



- Constitution de quatre groupes divergents

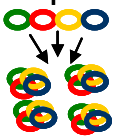
2. Relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la résistance au jeûne et la croissance compensatrice

Expérience séparée



- 3 bassins de 50 poissons
- Alimentation *ad libitum*
- Mesures ingéré de groupe

Expérience mélangée



- 4 bassins de 48 poissons
- Alimentation *ad libitum*
- Mesures ingéré individuelles : rayons-X

2×3 semaines jeûne supplémentaires alternées par une période supplémentaire de réalimentation

- Pesées individuelles et mesure de la teneur en lipides intra-musculaires à la suite de chaque période
- Fin 2ème période supplémentaire de jeûne abattage et pesées :

- ✓ Foie
- ✓ Viscères
- ✓ Carcasses

3. Stabilité au long terme performances de résistance au jeûne & de croissance compensatrice & caractéristiques des groupes divergents

Rappel sur le protocole de l'expérimentation conduite sur le bar

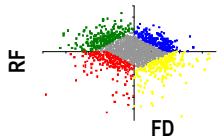
Expérimentation Bar :

Un seul bassin

Période	h^2
FD1	0,13 ± 0,03
RF1	0,31 ± 0,03
FD2	0,24 ± 0,03
RF1	0,38 ± 0,02

Périodes	Corrélation génétique
FD1-FD2	0,71 ± 0,05
RF1-RF2	0,76 ± 0,04

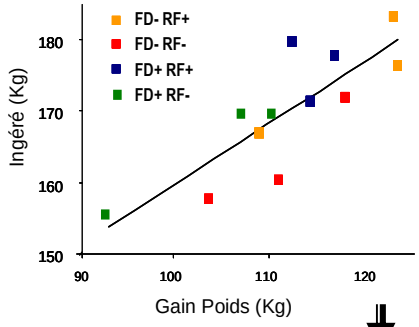
1. Héritabilité significative pour la résistance au jeûne & la croissance compensatrice
Répétabilité de ces deux critères



Tri des poissons selon FD & RF, constitution de quatre groupes divergents

Expérience séparée

Expérience mélangée



• Les bars se sont montrés sensibles aux manipulations, la variabilité inter-groupe en terme d'IR n'a pu être étudiée

2. Relations signifiantes entre l'ingéré résiduel et :
-la résistance au jeûne (*P*=0,04)
-le critère intégrant la résistance au jeûne & la croissance compensatrice (*P*=0,06)

Expérience séparée

2×3 semaines jeûne supplémentaires alternées par une période supplémentaire de réalimentation

Périodes	C. Phénotypiques (n=300)
FD1-FD3	0,13 (*P*<0,01)
FD2-FD3	0,13 (*P*<0,01)
RF1-RF3	0,33(*P*<0,001)
RF1-RF3	0,38 (*P*<0,001)

• Corrélations entre performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice réalisées à un an d'intervalle significatives mais modérées.

• Pas de corrélations entre l'ingéré résiduel et les rendements hépato-somatique, viscéraux-somatique et carcasse
• Les individus perdants relativement peu de poids en périodes de jeûne (FD^-) ont tendance à présenter une teneur en lipides intra-musculaires élevée (*P*<0,05)

3. Stabilité des critères sur le long terme modérée
Tendance des groupes FD^- utilisant efficacement l'aliment, à avoir une teneur en lipides intra-musculaires supérieure à la moyenne de la population

***Figure 13**. Principaux résultats obtenus au cours des expérimentations conduites sur le bar. FD1 et FD2 correspondent aux pertes de poids en première et deuxième période de jeûne respectivement, RF1 et RF2 aux gains de poids en première et*

deuxième période de réalimentation respectivement, FD3 correspond aux pertes de poids mesurées un an après FD1 et FD2, RF3 correspond aux gains de poids mesurés un an après RF1 et RF2, FD^+ et FD^- correspondent aux groupes de poissons ayant perdu respectivement plus et moins que la moyenne de la population en périodes de jeûne et RF^+ et RF^- correspondent aux groupes de poissons ayant gagné respectivement plus et moins que la moyenne de la population en première période de réalimentation

1. Optimiser les conditions de mesures de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice

Chez le bar et chez la truite, nous avons montré que les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice étaient liées à l'efficacité d'utilisation de l'aliment et présentaient une variabilité génétique suffisante pour être sélectionnées. Ces résultats laissent penser qu'on pourrait utiliser ces deux caractères comme critères indirects de l'efficacité d'utilisation de l'aliment dans un programme de sélection basé sur des performances individuelles. Toutefois, pour intégrer ces deux caractères dans un programme de sélection il convient de définir les conditions dans lesquelles ils doivent être mesurés. En effet, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont, comme nous l'avons vu, des caractères extrêmement variables. Nos expériences conduites chez la truite et chez le bar ont montré que la part de variations de nos critères indirects liée à l'environnement était comprise entre 49 et 68 % et entre 62 et 87 % respectivement chez la truite et chez le bar. Il est possible que les conditions dans lesquelles la résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont mesurées (durée des périodes jeûne et de la réalimentation, âge, passé nutritionnel, combinaison et nombre des périodes) aient une influence sur les performances des individus et, de ce fait, impactent sur les relations entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Il s'agit maintenant de passer en revue l'ensemble des sources de variations de ce caractère à la lumière de nos résultats pour optimiser un protocole de mesure de ces critères indirects.

1.1. Durée du jeûne et de la réalimentation

L'objectif, lorsque nous avons choisi une durée de jeûne de trois semaines, était de soumettre les poissons à un jeûne suffisamment sévère pour induire une réponse

de croissance compensatrice. Dans nos trois expériences, les poissons ont tous exhibé une accélération de croissance en période de réalimentation. Néanmoins, il est probable que la durée du jeûne puisse être optimisée afin que les performances de résistance au jeûne expliquent un maximum de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. En effet, la durée du jeûne, en faisant varier le pourcentage de perte de poids par rapport au poids initial (Quinton et Blake, 1990; Reigh et al, 2006), a une influence sur les performances de résistance au jeûne, ce qui devrait en principe influencer les relations entre ce caractère et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Or, nos résultats suggèrent que ce pourcentage est un paramètre important qui pourrait faire varier l'amplitude des relations entre la résistance au jeûne et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. En effet, dans la première expérience conduite chez la truite (chapitre 2), le jeûne a conduit à une perte de poids de 5 % et n'était pas significativement corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, alors que dans la seconde expérience conduite chez la truite (chapitre 3), le jeûne a conduit à 7 % de perte de poids et était, pour la première période de jeûne, significativement corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Enfin, chez le bar (chapitre 4), la perte de poids au cours du jeune a été de 11 % et était discriminante des performances d'IR. Ces résultats suggèrent que si la perte de poids en période de jeûne est trop faible (< 5 %) alors la résistance au jeûne et l'efficacité d'utilisation de l'aliment ne sont pas corrélées. Toutefois, il semblerait qu'il n'y ait pas que le pourcentage de perte de poids qui influence les relations entre ces deux caractères. Ainsi, lors de la seconde expérience conduite chez la truite, la première période de jeûne était significativement corrélée à l'efficacité alimentaire (EA) mais pas la seconde, alors que ces deux périodes ont occasionné 7 % de perte de poids. En fait, nous avons constaté que la composition corporelle était différente au début de ces deux périodes de jeûne (chapitre 3). On pourrait donc supposer que ces différences de relations avec l'EA s'expliquent par une modification des compositions corporelles. La durée du jeûne serait donc à optimiser en fonction de la composition corporelle. Elle est aussi à adapter en fonction de l'espèce. Il a, en effet, été constaté chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) et chez le vairon (*Phoxinus phoxinus*), que le pourcentage de perte de poids en période de jeûne pouvait être dépendant de l'espèce (Wu et al, 2003). Nous avons, du reste, pu observer lors de nos expériences, des différences inter-espèces dans la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la résistance au jeûne, cette relation étant significative chez le bar et non significative chez la truite lorsque les poissons sont nourris à satiété. Le pourcentage de perte de poids

minimum requis pour que la résistance au jeûne soit corrélée à l'efficacité d'utilisation de l'aliment ne peut être déduit de nos expériences. Néanmoins, nous pensons qu'il doit être suffisant pour exacerber la variabilité inter-individuelle de la résistance au jeûne. De plus, nous montrons qu'il doit être adapté en fonction de l'espèce et des compositions corporelles. Par ailleurs il est très probable qu'il faille également tenir compte d'autres facteurs environnementaux tels que la température ou l'âge dont l'impact sur la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la résistance au jeûne n'a pu être inféré à partir de nos résultats.

Nous avions choisi une durée de réalimentation de trois semaines, pour que la croissance compensatrice permette aux poissons de rattraper leur retard de croissance et / ou de retrouver leur composition corporelle d'avant jeûne. Chez la truite comme chez le bar, les poissons n'ont pas, après la seconde période de jeûne, atteint le poids que nous avions estimé dans le cas où ils n'auraient pas subi de restriction alimentaire. Nous n'avons mesuré les compositions corporelles que dans la seconde expérience conduite chez la truite, néanmoins au cours de cette dernière nous avons montré que les périodes de croissance compensatrice n'avaient pas permis aux individus de retrouver leur composition corporelle initiale d'avant jeûne, les individus étant plus maigres au début du deuxième cycle de jeûne et de réalimentation (chapitre 3). Par ailleurs, dans nos trois expériences, la croissance compensatrice seule n'a jamais été significativement liée à l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces résultats, et parmi celles-ci figure évidemment la durée de la réalimentation qui n'a pas été suffisamment longue pour permettre aux individus de retrouver leur trajectoire de croissance ainsi que leur composition corporelle. Il est fréquent qu'à l'issue de la période de réalimentation, les poissons ne recouvrent pas leur trajectoire de croissance, comme cela a été observé, par exemple, chez le tilapia (Wang et al, 2000b), ou le poisson chat (*Ictalurus punctatus*) (Reigh et al, 2006). Il est également courant d'observer une absence de restauration complète des compositions à la fin de la période de réalimentation comme, par exemple, chez le tilapia (Wang et al, 2000b), la truite arc-en-ciel (Blake et al, 2006) ou la dorade japonaise (Oh et al, 2007). Toutefois, il a été montré, chez la carpe commune ainsi que chez l'épinoche, qu'un allongement de la période de réalimentation de six à neuf semaines, pour des individus ayant été soumis à une semaine de restriction alimentaire, permettait aux poissons d'atteindre un poids comparable aux individus n'ayant pas jeûné (Ali et al, 2001). De même, chez l'omble chevalier un

allongement de la période de réalimentation de huit à seize semaines, pour des individus ayant été soumis à une restriction alimentaire de huit semaines, conduit à une restauration complète de la composition corporelle (Miglavs et Jobling, 1989). Nous ne pouvons pas prédire, à partir de nos résultats, s'il est nécessaire que la période de réalimentation restaure complètement la trajectoire de croissance ou les compositions corporelles pour que la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la croissance compensatrice soit significative. Toutefois, nous montrons que dans nos conditions d'expérimentation, isolée, la croissance compensatrice n'est pas indicatrice des performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Il est possible que dans nos expériences, les variations inter-individuelles de croissance compensatrice n'aient pas été suffisantes pour mettre en évidence une relation significative entre la croissance compensatrice et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour observer de telles relations, peut-être aurait-il fallu allonger la période de réalimentation. Une autre stratégie aurait été de caractériser les performances d'individus sur une plus courte période au moment où l'accélération de croissance est la plus intense.

Les durées du jeûne et de la réalimentation pourrait être optimisée afin d'améliorer le degré de prédiction de nos critères indirects dans un programme de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Il est important de maximiser la variabilité inter-individuelle de ces deux caractères tout en contrôlant autant que possible les variations environnementales.

1.2. Age à la mesure

Les programmes de sélection tendent à développer des critères mesurables le plus précocement possible. Dans notre étude, nous avons choisi des critères indirects pouvant être mesurés relativement tôt (individus de quelques grammes seulement). Néanmoins, il convient de s'assurer que les performances enregistrées aux stades précoces restent indicatrices des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment tout au long de la vie des individus. Or, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice varient avec l'âge, la croissance des poissons étant continue mais ralentissant avec le temps. De plus, il est important de ne pas mesurer les performances des individus lorsqu'ils ont dépassé la maturité sexuelle, compte tenu des modifications physiologiques et métaboliques majeures qui surviennent à ce stade du développement. Une étude a comparé les variations de

poids d'individus males matures et immatures d'omble chevalier au cours de périodes successives de jeûne et de réalimentation de trois semaines chacune (Jobling et al, 1993). Les individus matures présentaient un poids final légèrement inférieur aux individus immatures, en raison de moins bonnes performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Cependant, ces différences n'ont été significatives qu'à l'issue de quatre cycles de jeûne et de réalimentation.
Pour tester la stabilité de nos critères indirects sur le long terme, nous avons réalisé, chez le bar, une mesure supplémentaire de résistance au jeûne et de croissance compensatrice un an après les premières mesures de ces performances (chapitre 4). Les corrélations entre les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice mesurées à un an d'intervalle sont significatives mais modérées. Elles sont comprises entre 0,33 et 0,38 ($P < 0,001$) pour les périodes de jeûne et sont égales à 0,13 ($P < 0,01$) pour les périodes de réalimentation. Les variations de poids des poissons au cours de cette nouvelle séquence ont été bien moins importantes que celles observées l'année précédente (chapitre 4). Nous avons constaté qu'au cours de la période de jeûne supplémentaire les poissons n'avaient perdu que 7 % de leur poids de début de période, ce qui pourrait expliquer les corrélations modérées avec les périodes de jeûne initiales. De plus, les poissons n'ont que faiblement augmenté leur potentiel de croissance au cours de la période de réalimentation supplémentaire, 8 % comparé aux 42 et 23 %, respectivement, pour la première et deuxième période de réalimentation. Ceci peut être expliqué par l'âge avancé des poissons. Il se peut également que la perte de poids au cours de la période de jeûne supplémentaire n'ait pas été suffisante pour induire un phénomène de croissance compensatrice. On sait, en effet, que les performances réalisées en périodes de réalimentation sont proportionnelles à celles réalisées en périodes de jeûne comme cela été observé chez la dorade japonaise (Oh et al, 2007), la truite arc-en-ciel (Farbridge et al, 1992) ou le turbot (*Scophthalmus maximus*) (Saether et Jobling, 1999). Quoi qu'il en soit, la corrélation modérée sur le long terme de nos critères indirects soulève la question de la période la plus adéquate pour caractériser nos critères indirects : stade précoce à 50 g ou stade plus tardif à 300 g ? Il s'agirait de mieux décrire leur corrélation génétique afin de trancher la question.

Chez le bar, les corrélations phénotypiques entre les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice mesurées à un an d'intervalle sont modérées, suggérant une certaine stabilité dans le temps pour ces caractères. L'étude des corrélations génétiques devrait permettre de définir si ces performances mesurées précocement peuvent être utilisées dans un programme de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment d'individus de taille commerciale.

1.3. Passé nutritionnel

Le passé nutritionnel peut avoir un impact sur les relations entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. En effet, il a été constaté chez la truite arc-en-ciel que le passé nutritionnel pouvait avoir une influence significative sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (Boujard et al, 2000). Dans cette étude, avant d'être soumis à des cycles de jeûne et de réalimentation, les truites avaient été nourries avec un aliment à haute ou à basse teneur en énergie digestible. La croissance compensatrice a été plus intense pour les individus préalablement nourris avec l'aliment à haute teneur en énergie digestible. Ces résultats suggèrent une sorte de mémoire des voies métaboliques par rapport au passé nutritionnel (Boujard et al, 2000), ils peuvent aussi être expliqués par des différences de compositions corporelles entre les individus nourris avec l'aliment à haute ou basse teneur en énergie digestible.

La comparaison des deux expériences conduites chez la truite (chapitres 2 et 3) nous permet d'obtenir des résultats complémentaires quant à l'impact du passé nutritionnel sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ainsi que sur les relations entre ces caractères et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Comme expliqué précédemment, avant les périodes de jeûne et de réalimentation, le niveau d'alimentation des poissons a été différent entre ces deux expériences, les truites étant nourries à satiété dans la première expérience (chapitre 2) et à 70 % de la satiété dans la seconde (chapitre 3). Il est à noter, qu'entre ces deux expériences, le taux de rationnement n'était pas le seul paramètre à varier, puisque les clones étaient élevés en mélange dans la première expérience et séparément dans la deuxième. Dans la mesure où les animaux étaient nourris à volonté dans la première expérience, il est peu probable que le

mélange des clones réalisé lors de cette expérience, ait induit des variations des performances des individus. De fait, il a été montré que la mise en compétition de lignées de truites commune présentant des capacités de croissance variables n'avait pas d'effet significatif sur l'expression de leur performance (Boujard et al, 2006). Pour tester l'impact du passé nutritionnel sur la relation entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, nous avons regardé si les informations apportées par les périodes de jeûne et de réalimentation mesurées au cours de la deuxième expérience (individus au préalable restreints, chapitre 3) pouvaient prédire les performances d'IR mesurées au cours de la première expérience (individus nourris à satiété, chapitre 2) (tableau 14).

***Tableau 14**. Corrélation entre l'ingéré résiduel de 10 clones hétérozygotes mesurés dans la première expérience conduite chez la truite où les poissons ont été nourris à satiété (chapitre 2), et les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice mesurées sur les mêmes clones dans la deuxième expérience conduite chez la truite où les poissons avaient été retreints à 70 % de la satiété avant les périodes de jeûne et de réalimentation (chapitre 3). Pour améliorer le degré de prédiction des critères composites, des coefficients de pondération ont été attribués aux différentes périodes expérimentales qui les constituent. Ils ont été calculés selon la même procédure que celle décrite dans les chapitres 2 et 3*

Période expérimentale	*R*	*P*
Jeûne 1 (FD1)	0,05	0,89
Réalimentation 1 (RF1)	0,22	0,54
Jeûne 2 (FD2)	-0,07	0,84
Réalimentation 2 (RF2)	0,26	0,47
FD1 + 1,47 RF1	0,25	0,49
FDJ2 – 5,42 RF2	0,15	0,68
FD1 + 0,41 RF1 – 0,15 FD2 + 1,59 RF2	0,26	0,47

R = coefficient de corrélation

P = probabilité que les corrélations diffèrent de zéro

N = 10 clones

Les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice réalisées par les clones au cours de la deuxième expérience ne peuvent prédire l'IR des mêmes clones mesuré au cours de la première expérience (tableau 14).

Nous avons, dans un deuxième temps, analysé les corrélations entre les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice entre les deux expériences conduites chez la truite. Rappelons que ces deux expériences ont été menées simultanément et dans les mêmes conditions expérimentales. D'une expérience à l'autre, les clones ont exprimé des performances variables pour ces caractères. La corrélation est modérée en première période de jeûne (R = 0,51 ; P = 0,13), et inexistante en deuxième période (R = 0,06 ; P = 0,87). En revanche, pour les deux périodes de croissance compensatrice les corrélations sont modérées (R = 0,67 ; P = 0,03 et R = 0,56 ; P = 0,09 ; respectivement pour la première et la deuxième période).

Nous concluons que le taux de rationnement des individus avant les périodes de jeûne et de réalimentation affecte d'une part le degré de prédiction des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment par le critère indirect et d'autre part impacte sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Très certainement, la période de restriction alimentaire avant les cycles de jeûne et de réalimentation a affecté le statut physiologique des poissons en modifiant leur composition corporelle ce qui expliquerait les différences de réponses des clones entre les deux expériences.

Nos résultats montrent que la restriction alimentaire exercée sur les poissons avant les périodes de jeûne et de réalimentation peut influencer la pertinence des critères indirects. En particulier, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice d'individus ayant été au préalable restreints ne reflètent pas les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment mesurées dans des conditions d'élevage optimales.

1.4. Combinaison des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice

Notre hypothèse de base au début de ce travail était que, utilisées en combinaison, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice pouvaient

servir de critère indirect de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Toutefois, il aurait pu être envisagé de n'utiliser qu'une seule de ces deux performances pour simplifier le programme de sélection. En effet, la résistance au jeûne seule a permis d'expliquer une part significative des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment dans la seconde expérience conduite chez la truite (chapitre 3) et dans l'expérience conduite chez le bar (chapitre 4). Pour ces deux expériences, la l'ajout des performances de croissance compensatrice au critère indirect n'a pas amélioré la précision de la relation avec l'efficacité d'utilisation de l'aliment. En outre, chez le bar, le critère composite intégrant les performances de jeûne et de croissance compensatrice n'était pas significativement lié à l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ces résultats pourraient suggérer que la résistance au jeûne est un caractère suffisamment corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment pour être un critère indirect pertinent. Néanmoins, dans la première expérience conduite chez la truite (chapitre 2), aucune relation entre la résistance au jeûne et l'efficacité d'utilisation de l'aliment n'a été mise en évidence, alors qu'un critère indirect intégrant à la fois la résistance au jeûne et la croissance compensatrice était significativement corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ces derniers résultats nous indiquent qu'il serait risqué de n'utiliser que la résistance au jeûne comme critère indirect puisqu'elle n'explique pas toujours une part significative des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Dans les trois expériences, la croissance compensatrice n'était pas liée à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, et ne peut donc être utilisée seule dans un programme de sélection.

Le critère expliquant le plus de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment a été différent : jeûne pour le bar et la seconde expérience conduite chez la truite et critère intégrant le jeûne et la réalimentation dans la première expérience conduite chez la truite. Les raisons expliquant ces différences de résultats entre nos expériences peuvent être multiples : espèce, âge, passé nutritionnel, etc.. Néanmoins, un critère intégrant à la fois la résistance au jeûne et la croissance compensatrice a toujours été lié aux variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Il est de notre avis qu'un critère combinant les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice est suffisamment robuste pour limiter l'effet des variations liées au système d'élevage (espèce, âge, passé nutritionnel) sur la relation entre notre critère indirect et l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

C'est la combinaison de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice qui doit être utilisée comme critère indirect.

1.5. Nombre de périodes de jeûne et de réalimentation

Dans toutes nos expériences, nous avons systématiquement caractérisé les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par deux périodes de jeûne et de réalimentation. Nous avons montré que les poissons exhibaient des performances différentes au cours de ces deux périodes, en effet i) les variations de poids étaient moins importantes au cours du premier cycle de jeûne et de réalimentation (chapitres 2 à 5) ii) les corrélations génétiques et phénotypiques entre deux périodes de jeûne et entre deux périodes de réalimentation étaient nettement inférieures à un (chapitres 2 et 5) iii) chez la truite, les individus n'ont pas présenté les mêmes compositions corporelles au début du premier et deuxième cycle de jeûne et de réalimentation (chapitre 3). Ces résultats suggèrent que les performances exhibées au cours de ces deux périodes doivent être considérées comme des caractères différents et que, de ce fait, la réalisation des deux périodes de jeûne et de réalimentation apporte des informations complémentaires quant aux performances des individus et à la relation entre ces performances et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ces conclusions sont confortées par une étude conduite chez la truite arc-en-ciel qui a également mis en évidence une variation des performances des poissons entre différents cycles de jeûne et de réalimentation, en montrant que les intensités de pertes et gains de poids en périodes de jeûne et de réalimentation étaient plus faibles après plusieurs cycles de trois semaines de jeûne et de réalimentation (Blake et al, 2006). Dans la première expérience conduite chez la truite, considérer les deux périodes de jeûne et de réalimentation a augmenté la part de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment expliquée par le critère indirect. En revanche, dans la seconde expérience conduite chez la truite l'ajout d'un cycle supplémentaire n'a pas modifié la précision de la prédiction par le critère indirect. Il est difficile d'expliquer ces divergences de résultats. Ce que nous pouvons, toutefois, retenir de la comparaison entre ces deux expériences, est que l'ajout d'un deuxième cycle de jeûne et de réalimentation, n'a pas d'effet négatif sur le degré de prédiction de l'efficacité d'utilisation de l'aliment par le critère indirect et qu'il peut, dans certains cas, augmenter la part de variation d'efficacité d'utilisation de l'aliment expliquée par le critère indirect. Il semblerait donc

préférable d'utiliser deux cycles pour caractériser le critère indirect. Chez le bar, le dispositif expérimental ne nous a pas permis de faire de telles comparaisons. Nous n'avons pas testé l'effet d'un troisième ou quatrième cycle sur la précision de la prédiction du critère indirect. Néanmoins, inclure un nombre trop important de cycles pourrait nuire au programme de sélection en alourdissant le protocole, alors que nous avons montré, dans nos trois expériences conduites sur deux espèces différentes, que deux cycles de jeûne et de réalimentation apportaient une précision suffisante pour décrire de façon significative les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Les performances exhibées par les poissons au cours des périodes successives de jeûne ou de réalimentation doivent être considérées comme des caractères différents. Il est possible que l'utilisation de deux cycles de jeûne et de réalimentation augmente la robustesse du critère indirect.

2. Prédiction de la réponse à la sélection sur les critères indirects

Idéalement, une fois les conditions de mesures du critère indirect définies, la réponse corrélée de l'efficacité d'utilisation de l'aliment à une sélection sur le critère indirect serait à estimer avec l'équation suivante (Fjalestad, 2005):

$$RC_{C2} = i \times h_{CI} \times h_{EUA} \times R_G \times \sigma_{EUA}$$

où RC_{EUA} est la réponse corrélée de l'efficacité d'utilisation de l'aliment pour une sélection sur critère le indirect (CI), i est l'intensité de sélection, h^2_{CI} est l'héritabilité du critère indirect, h^2_{EUA} est l'héritabilité de l'efficacité de l'utilisation de l'aliment, R_G est la corrélation génétique entre le critère indirect et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, et σ_{EUA} est la variance phénotypique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Chez la truite, la structure génétique particulière de notre population d'élevage ne nous a pas permis d'estimer les paramètres génétiques de l'équation. Chez le bar, l'efficacité d'utilisation de l'aliment n'a pas pu être estimée sur des données familiales, empêchant l'estimation de son héritabilité et de ses corrélations génétiques avec les critères indirects. Seules les héritabilités des critères indirects (h_{CI}) ont pu être estimées.

Toutefois, chez cette espèce, nous avons pu montrer qu'une sélection phénotypique sur la résistance au jeûne et la croissance compensatrice permettait de trier les individus sur la base de leur performance d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

L'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment peut être longue et coûteuse. Chez les espèces pour lesquelles il n'est aujourd'hui pas envisageable d'utiliser la technique des rayons-X pour mesurer l'ingéré, comme c'est notamment le cas chez le bar (chapitre 4), l'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment doit se faire par des mesures d'ingéré de groupe impliquant l'élevage des familles en bassins séparés, qui nécessite un dispositif expérimental conséquent. Par ailleurs, compte tenu des effets bassins sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment, qui, comme nous l'avons vu lors de notre première expérience conduite chez la truite, peuvent être hautement significatifs (chapitre 2), les estimations des paramètres génétiques obtenues avec un tel dispositif seront biaisées par l'effet environnement commun aux familles.

Ainsi, comme nous l'avons fait chez le bar, il apparait plus judicieux de démarrer directement un programme de sélection sur la résistance au jeûne et la croissance compensatrice afin de tester les progrès génétiques qui pourraient être réalisés en termes d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

3. Proposition d'un programme de sélection

Á l'issue de nos trois expériences, le critère composite intégrant la résistance au jeûne et la croissance compensatrice apparait être un critère indirect pertinent de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et ce, même si nous n'avons pas pu estimer la réponse corrélée à partir de ce critère. Toutefois, nous savons que les relations entre les caractères qui le composent (résistance au jeûne et croissance compensatrice) et l'efficacité d'utilisation de l'aliment varient selon le mode d'élevage et / ou l'espèce. Ainsi, il convient de définir, pour chaque nouvelle structure expérimentale, sur quel critère sélectionner. Nous proposons de mettre en place un protocole qui maximise les variations inter-individuelles de ce critère composite, ce qui permettrait de tester efficacement ses relations avec l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour ce faire, dans une première génération de sélection, quatre pools de géniteurs sont à constituer : le pool des géniteurs peu

résistants au jeûne (FD^+), le pool des géniteurs résistants au jeûne (FD^-), le pool des géniteurs présentant une faible croissance compensatrice (RF^-), et le pool des géniteurs présentant une croissance compensatrice élevée (RF^+). Ces pools devront être sélectionnés sur la base des performances des individus réalisées au cours de deux cycles de jeûne et de réalimentation. Puis, pour exacerber la variabilité inter-individuelle du critère composite, dans une deuxième génération de sélection, les géniteurs des pools FD sont à croiser aux géniteurs des pools RF. Les quatre lignées ainsi produites sont : lignée des individus peu résistants au jeûne et présentant une croissance compensatrice élevée (FD^+RF^+), lignée des individus résistants au jeûne et présentant une croissance compensatrice faible (FD^-RF^-), lignée des individus peu résistants au jeûne et présentant une croissance compensatrice faible (FD^+RF^-), lignée des individus résistants au jeûne et présentant une croissance compensatrice élevée (FD^-RF^+). Ce protocole permet de maximiser la variabilité phénotypique du critère composite. En outre, compte tenu des héritabilités significatives mesurées au cours de l'expérience conduite chez le bar, il est attendu que la variabilité génétique du critère composite soit également maximisée. Les efficacités d'utilisation de l'aliment de ces quatre lignées sont à comparer entre elles et avec l'efficacité d'utilisation de l'aliment d'une lignée contrôle qui n'aurait pas subi de sélection sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Un protocole simple serait d'estimer l'efficacité d'utilisation de l'aliment par bassin, en triplicat y compris pour la lignée contrôle. L'étude de ces quatre lignées divergentes, en plus de la lignée contrôle, nécessite un dispositif expérimental conséquent. Cependant, elle ne se base pas sur un *a priori* quant aux sens des relations entre les critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ce dispositif expérimental est donc applicable à toutes conditions d'élevage et à toutes les espèces.

Une fois le critère indirect défini pour les conditions d'élevage testées, (par exemple FD^-/RF^- dans notre expérience bar), des analyses supplémentaires peuvent être réalisées afin d'attribuer des coefficients de pondération à chacune des périodes de jeûne et de réalimentation. Ceci implique d'établir une relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice, comme cela a été réalisé dans nos deux expériences conduites chez la truite. Pour ce faire, il faut connaître les performances de ces trois caractères pour un nombre suffisant de familles afin que la relation soit relativement précise.

Enfin, dans la littérature d'autres critères indirects de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment ont été proposés : le taux de croissance thermique (TGC) chez le saumon atlantique (Thodesen et al, 2001), le poids chez la truite arc-en-ciel et le corégone (Kause et al, 2006b; Quinton et al, 2007b), une combinaison du poids et de l'ingéré chez ces mêmes espèces (Kause et al, 2006b; Quinton et al, 2007b), et une combinaison du poids et du pourcentage en lipides corporels chez le corégone (Quinton et al, 2007b). Ces études nous suggèrent qu'il pourrait être bénéfique de compléter par d'autres critères les informations apportées par la résistance au jeûne et la croissance compensatrice pour améliorer le degré de prédiction des variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment de notre critère indirect. Nous allons étudier point par point les quatre critères proposés dans la littérature (TGC, poids, ingéré et taux de lipides corporels).

Tout d'abord, nous analyserons conjointement le TGC et le poids car ces caractères représentent tout deux des critères de sélection pour la croissance. Dans le cas où la croissance serait corrélée à l'efficacité d'utilisation de l'aliment, combiner la croissance à nos critères indirects présenterait un double avantage, car cela améliorerait en même temps l'efficacité et la productivité de l'élevage. Dans notre première expérience conduite chez la truite, trois caractères sont corrélés à l'efficacité d'utilisation de l'aliment : FD1+RF1, FD2+RF2 et FD1+RF1+FD2+RF2 (chapitre 2). Ces trois caractères ne sont ni corrélés au TGC exprimé juste avant la première période de jeûne, ni au poids des individus avant la première période de jeûne. Dans la deuxième expérience conduite chez la truite, le principal caractère corrélé à l'efficacité d'utilisation de l'aliment était la perte de poids en première période de jeûne (chapitre 3). Ce caractère n'est pas corrélé au TGC exprimé juste avant la première période de jeûne, mais est corrélé au poids des individus avant la première période de jeûne (les individus ayant le poids le plus élevé étant ceux présentant une bonne résistance au jeûne et une bonne EA). Chez la truite donc, il n'existe pas de corrélations négatives entre nos critères indirects et les critères de croissance. Il peut ainsi être envisagé de sélectionner sur un critère combiné intégrant la croissance, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice. Nous avons vu chez le bar, que le poids était génétiquement et positivement corrélé au critère indirect de résistance au jeûne mais pas génétiquement corrélé au critère intégrant les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (chapitre 5). Chez cette espèce, il est donc également possible de sélectionner sur un critère combiné intégrant nos critères indirects et la croissance.

Il n'existe aujourd'hui pas de technique qui permettent de mesurer de façon précise l'ingéré individuel des poissons. Combiner l'ingérer à nos critères indirects ne présente donc aucun intérêt, puisque nos critères indirects sont destinés à être utilisé dans programme de sélection de type massale.

Combiner le taux de lipides corporels à nos critères indirects est, comme pour la croissance, doublement bénéfique puisque ce caractère est un critère de qualité de la chair. Chez la truite, nous avons montré une relation positive entre le taux de lipides corporels et l'efficacité d'utilisation de l'aliment : les individus les plus gras présentant une meilleure efficacité d'utilisation de l'aliment (chapitre 3). Chez le bar, nos résultats suggèrent qu'une sélection sur le critère indirect de la résistance au jeûne aboutirait à une augmentation de la teneur en lipides intra-musculaires chez ces individus (chapitre 4). En revanche, une sélection combinée sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ne devrait pas affecter la teneur en lipides intra-musculaires des individus. Nos résultats suggèrent donc qu'une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment pourrait s'accompagner d'une augmentation de la teneur en lipides corporels des individus. Dans l'étude de Quinton et collaborateurs, il est, néanmoins, préconisé de sélectionner contre le taux de lipides corporels pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Quinton et al, 2007b). Le sens de la relation entre ces deux caractères est donc à étudier en détail pour chaque nouvelle expérience. Il convient avant la mise en place de nouveau programme de sélection de tester les corrélations entre l'adiposité de la carcasse et le critère indirect choisi. De même il est souhaitable d'estimer l'héritabilité de l'adiposité de la carcasse afin de prédire la réponse corrélée à une sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment sur les variations de ce caractère. Grâce aux mesures par ultra-sons et échographiques de l'épaisseur du tissu graisseux musculaire et péri-viscéral, l'adiposité de la carcasse des poissons peut être facilement mesurée sur des individus vivants. Par ailleurs nous savons que ce caractère est sélectionnable chez la truite (Quillet et al, 2005). Ces mesures sont à réaliser avant les périodes de jeûne et de réalimentation qui affectent la composition corporelle des individus (chapitre 3).

Associer, dans un critère combiné, la croissance et le taux de lipides corporels à notre critère composite pourrait augmenter le degré de prédiction des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment du critère indirect sans affecter les performances de croissance ou la qualité de la chair des poissons.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'objectif de ce travail était d'obtenir les données de base pour proposer une stratégie d'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment des poissons d'élevage, caractère difficile à mesurer et fortement soumis aux variations environnementales.

L'association des clones de truite arc-en-ciel et de la technique des rayons-X a permis de mettre en évidence de la variabilité intra-individuelle de l'IR en dissociant la part de variations d'origine environnementale de celles d'origine génétique. Dans notre population de 10 clones, la part de variabilité génétique de l'IR était de 23 ± 9 %. Nos expériences nous ont également permis de préconiser certains pré-requis à l'utilisation de la technique des rayons-X. Nos résultats tendent à montrer que la pertinence de la technique des rayons-X dépend, d'une part, du nombre de répétitions de mesures d'ingéré instantané et, d'autre part, de la sensibilité de l'espèce aux manipulations, qui est très certainement liée à son état de domestication. En effet, en utilisant la technique des rayons-X chez le bar, nous avons constaté que cette méthode de mesure de l'ingéré n'était pas applicable à toutes les espèces de poissons. Il convient donc de contrôler, avant de choisir un tel protocole, si les animaux seront capables de supporter les conditions expérimentales, en comparant par exemple leur croissance à celle d'un groupe élevé dans des conditions classiques d'enregistrement des performances. Un retard de croissance est en effet le reflet de conditions d'élevage stressantes. La pisciculture se diversifiant de plus en plus rapidement, le nombre de nouvelles espèces récemment domestiquées augmentant, avoir à disposition des critères indirects de l'efficacité d'utilisation de l'aliment revêt une importance toute particulière.

Chez la truite arc-en-ciel comme chez le bar, nous avons mis en évidence des relations significatives entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, suggérant ainsi que ces caractères étaient de bons candidats pour être utilisés comme critères indirects. La pertinence de ces caractères en tant que critères indirects a été démontrée en prouvant qu'ils possédaient un déterminisme génétique significatif chez ces deux espèces. Notamment, chez le bar, les héritabilités de ces caractères ont été estimées entre 0,13 ± 0,03 et 0,38 ± 0,02. De plus, ces caractères s'avèrent relativement stables dans le temps comme démontré par les corrélations génétiques significatives entre deux périodes successives de jeûne

ainsi qu'entre deux périodes successives de réalimentation, mises en évidence chez les deux espèces. Etant donné que toutes les espèces de poissons étudiées à ce jour ont fait preuve de capacités de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (Ali et al, 2003), il est probable que, contrairement à la technique des rayons-X, ces deux critères puissent être utilisés dans un programme de sélection pour un large nombre d'espèces.

Á partir de nos résultats, nous sommes en mesure de proposer un protocole de sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment en utilisant des critères indirects facilement mesurables. Il s'agit i) d'utiliser conjointement les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, ii) de réaliser au moins deux périodes successives de jeûne et de réalimentation pour la caractérisation de ses performances, iii) de contrôler rigoureusement les conditions d'élevage, ces dernières devant être le plus homogènes possibles pour tous les individus, iv) d'optimiser la durée du jeûne et de la croissance compensatrice en fonction des conditions d'élevage.

Enfin, nous avons mis en évidence une relation étroite entre les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides, suggérant que les individus les plus efficaces seraient aussi les plus gras. Nos résultats supposent que le métabolisme lipidique des individus est à prendre en considération afin d'anticiper d'éventuelles altérations de la chair à la suite d'un programme de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Il reste aujourd'hui à développer à l'INRA et à l'Ifremer des lignées divergentes pour nos critères indirects sur la base des préconisations décrites précédemment. Seules les comparaisons entre les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment de ces lignées divergentes et d'une lignée témoin pourront attester de la pertinence de notre programme optimisé de sélection. Par ailleurs, l'aliment utilisé en aquaculture est en constante évolution, sa composition varie en fonction des progrès zootechniques, de la disponibilité de la ressource et des préférences des consommateurs. Notamment, on observe aujourd'hui une tendance à une substitution de plus en plus importante des protéines animales par des protéines végétales, ainsi qu'une substitution des huiles de poissons par des huiles végétales. Il est donc important de tester la validité de notre protocole avec les aliments de demain et en particulier avec un aliment plus riche en protéines et huiles végétales

que les aliments utilisés lors de nos expériences. Il serait également intéressant de vérifier si les lignées sélectionnées avec un aliment donné présentent une meilleure utilisation de l'aliment avec un autre aliment. Si tel était le cas, cela indiquerait que les lignées sélectionnées aujourd'hui seraient toujours efficaces demain.

Enfin, si des lignées divergentes sont produites, alors il sera possible d'étudier plus en détails les caractéristiques expliquant les variations d'efficacité d'utilisation des aliments. Elles peuvent être de trois ordres, i) une différence d'utilisation des nutriments pour assurer le métabolisme de base, ii) une meilleure capacité de digestion / absorption des nutriments ou iii) une meilleure utilisation des nutriments pour la croissance. En particulier, nous suggérons d'analyser les variations dans l'orientation du métabolisme, lipidique vs protéique, ce qui permettra en outre d'inférer les conséquences de la sélection sur la qualité du poisson.

Références bibliographiques

Alabaster, J. S. et Lloyd, R., 1980. Water Quality Criteria for Freshwater Fish. Butterworth & Co Ltd, London.

Ali, M., Cui, Y. B., Zhu, X. M., et Wootton, R. J., 2001. Dynamics of appetite in three fish species (*Gasterosteus aculeatus*, *Phoxinus phoxinus* and *Carassius auratus gibelio*) after feed deprivation. Aquaculture Research, 32 : 443-450.

Ali, M., Nicieza, A., et Wootton, R. J., 2003. Compensatory growth in fishes: A response to growth depression. Fish and Fisheries, 4 : 147-190.

Ali, M. Z. et Jauncey, K., 2004. Evaluation of mixed feeding schedules with respect to compensatory growth and body composition in African catfish *Clarias gariepinus*. Aquaculture Nutrition, 10 : 39-45.

Arthur, P., Archer, J., Johnston, D., Herd, R., Richardson, E., et Parnell, P., 2001a. Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. Journal of Animal Science, 79 : 2805-2811.

Arthur, P., Renand, G., et Krauss, D., 2001b. Genetic and phenotypic relationships among different measures of growth and feed efficiency in young Charolais bulls. Livestock Production Science, 68 : 131-139.

Arthur, P. F., Archerr, J. A., et Herd, R. M., 2004. Feed intake and efficiency in beef cattle: Overview of recent Australian research and challenges for the future. Australian Journal of Experimental Agriculture, 44 : 361-369.

Azevedo, P. A., Cho, C. Y., Leeson, S., et Bureau, D. P., 1998. Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquatic Living Resources, 11 : 227-238.

Azevedo, P. A., Leeson, S., Cho, C. Y., et Bureau, D. P., 2004a. Growth and feed utilization of large size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared in freshwater: Diet and species effects, and responses over time. Aquaculture Nutrition, 10 : 401-411.

Azevedo, P. A., Leeson, S., Cho, C. Y., et Bureau, D. P., 2004b. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: Diet, species and size effects. Aquaculture, 234 : 393-414.

Azevedo, P. A., van Milgen, J., Leeson, S., et Bureau, D. P., 2005. Comparing efficiency of metabolizable energy utilization by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) using factorial and multivariate approaches. Journal of Animal Science, 83 : 842-851.

Berg, O. et Bremset, G., 1998. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. Journal of Fish Biology, 52 : 1272-1288.

Bernon, D. et Chambers, J., 1988. Genetic parameters of unadjusted and adjusted

age-constant feed consumption and efficiency of meat type chickens. Poultry Science, 67 : 1497-1504.

Bishop, M. D., Davis, M. E., Harvey, W. R., Wilson, G. R., et Vanstavern, B. D., 1991. Divergent selection for postweaning feed conversion in angus beef-cattle .2. Genetic and phenotypic correlations and realized heritability estimate. Journal of Animal Science, 69 : 4360-4367.

Blake, R. W., Inglis, S. D., et Chan, K. H. S., 2006. Growth, carcass composition and plasma growth hormone levels in cyclically fed rainbow trout. Journal of Fish Biology, 69 : 807-817.

Bolivar, R. B. et Newkirk, G. F., 2002. Response to within family selection for body weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model. Aquaculture, 204 : 371-381.

Bondary, K., 1983. Response to bidirectional selection for body weight in channel catfish. Aquaculture, 33 : 73-81.

Boujard, T., Burel, C., Médale, F., Haylor, G., et Moisan, A., 2000. Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. Aquatic Living Resources, 13 : 129-137.

Boujard, T., Gelineau, A., Coves, D., Corraze, G., Dutto, G., Gasset, E., et Kaushik, S., 2004. Regulation of feed intake, growth, nutrient and energy utilisation in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fed high fat diets. Aquaculture, 231 : 529-545.

Boujard, T., Cuvier, A., Geurden, I., Labbé, L., et Mambrini, M., 2006. Selection for growth and feeding hierarchy in brown trout. Applied Animal Behaviour Science, 99 : 344-356.

Broekhuizen, N., Gurney, W. S. C., Jones, A., et Bryant, A. D., 1994. Modeling compensatory growth. Functional Ecology, 8 : 770-782.

Bureau, D. P., Azevedo, P. A., Tapia-Salazar, M., et Cuzon, G., 2000. Pattern and cost of growth and nutrient deposition in fish and shrimp: Potential implications and applications. V symposium Internacional de Nutricion Acuicola, Avances en Nutriticion Acuicola V : 111-140, Mérida, Yucatan, Mexico.

Bureau, D. P., Kaushik, S. J., et Cho, C. Y., 2002. Bioenergetics : 1-53, in Fish Nutrition, Halver, J. E. and Hardy, R. W. Academic press, San Diego, California.

Bureau, D. P., Hua, K., et Cho, C. Y., 2006. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) growing from 150 to 600g. Aquaculture Research, 37 : 1090-1098.

Cai, W., Casey, D., et Dekkers, J., 2008. Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. Journal of Animal Science, 86 : 287-298.

Cameron, N. D., 1994. Selection for components of efficient lean growth rate in pigs .1. Selection pressure applied and direct responses in a large white

herd. Animal Production, 59 : 251-262.

Cammack, K. M., Leymaster, K. A., Jenkins, T. G., et Nielsen, M. K., 2005. Estimates of genetic parameters for feed intake, feeding behavior, and daily gain in composite ram lambs. Journal of Animal Science, 83 : 777-785.

Carter, C. G., Houlihan, D. F., Buchanan, B., et Mitchell, A. I., 1993. Protein-nitrogen flux and protein-growth efficiency of individual Atlantic salmon (*Salmo-Salar L*). Fish Physiology and Biochemistry, 12 : 305-315.

Chambers, J., Wang, L., et McMillan, I., 1994. Genetic variation of broiler feed consumption and efficiency corrected for differences in test body weights. Poultry Science, 73 : 1196-1203.

Chevassus, B., Quillet, E., Krieg, F., Hollebecq, M. G., Mambrini, M., Labbé, L., Hiseux, J. P., et Vandeputte, M., 2004. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: The "PROSPER" method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). Genetics Selection Evolution, 36 : 643-661.

Cho, C. Y. et Kaushik, S., 1985. Effects of protein intake on metabilizable and net energy values of fish diets : 95-117, in Nutrition and Feeding in Fish, Cowey, C. B., Mackie, A. M., and Bell, J. G. Academic press, London.

Cho, C. Y. et Bureau, D. P., 1995. Determination of the energy requirements of fish with particular reference to salmonids. Journal of Applied Ichthyology, 11 : 141-163.

Cho, C. Y. et Bureau, D. P., 1998. Development of bioenergetic models and the Fish-PrFEQ software to estimate production, feeding ration and waste output in aquaculture. Aquatic Living Resources, 11 : 199-210.

Chourrout, D. et Quillet, E., 1982. Induced gynogenesis in the rainbow trout - sex and survival of progenies production of all triploid populations. Theoretical and Applied Genetics, 63 : 201-205.

Corraze, G. et Kaushik, S., 1999. Lipids in marine and freshwater fish. OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides, 6 : 111-115.

Crews, D. H., 2005. Genetics of efficient feed utilization and national cattle evaluation: A review. Genetics and Molecular Research, 4 : 152-165.

Dumas, A., France, J., et Bureau, D. P., 2007. Evidence of three growth stanzas in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) across life stages and adaptation of the thermal-unit growth coefficient. Aquaculture, 267 : 139-146.

Dunham, R. A., 1987. American catfish breeding programs. World Symposium on selection, hybridization, and genetic engineering, 407-416, Bordeaux.

Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., et Chatain, B., 2008. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) using a marker-based pedigree. Aquaculture, 275 : 81-87.

Einen, O., Holmefjord, I., Asgard, T., et Talbot, C., 1995. Auditing nutrient

discharges from fish farms: Theoretical and practical considerations. Aquaculture Research, 26 : 701-713.

Einen, O. et Roem, A., 1997. Dietary protein/energy ratios for Atlantic salmon in relation to fish size: Growth, feed utilization and slaughter quality. Aquaculture Nutrition, 3 : 115-126.

Ellis, T., North, B., Scott, A. P., Bromage, N. R., Porter, M., et Gadd, D., 2002. The relationships between stocking density and welfare in farmed rainbow trout. Journal of Fish Biology, 61 : 493-531.

Elvingson, P. et Johansson, K., 1993. Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age. Aquaculture, 118 : 191-204.

Fan, L. Q., Bailey, D. R. C., et Shannon, N. H., 1995. Genetic parameter estimation of postweaning gain, feed intake, and feed efficiency for hereford and angus bulls fed two different diets. Journal of Animal Science, 73 : 365-372.

Farbridge, K., Flett, P., et Leatherland, J., 1992. Temporal effects of restricted diet and compensatory increased dietary intake on thyroid function, plasma growth hormone levels and tissue lipid reserves of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. Aquaculture, 104 : 149-156.

Feki, S., Baselga, M., Blas, E., Cervera, C., et Gomez, E. A., 1996. Comparison of growth and feed efficiency among rabbit lines selected for different objectives. Livestock Production Science, 45 : 87-92.

Fjalestad, K. T., 2005. Selection methods : 159-172, in Selection and Breeding Programs in Aquaculture, Gjedrem, T. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Fowler, V., Fuller, M. F., Close, W. H., et Whittemore, C. T., 1980. Energy requirements for the growing pigs : 151-156, in Energy Metabolism, Mount, L. E. Butterworth, London.

Gaya, L. G., Ferraz, J. B. S., Rezende, F. M., Mourao, G. B., Mattos, E. C., Eler, J. P., et Michelon, T., 2006. Heritability and genetic correlation estimates for performance and carcass and body composition traits in a male broiler line. Poultry Science, 85 : 837-843.

Gilbert, H., Bidanel, J., Gruand, J., Caritez, J., Billon, Y., Guillouet, P., Lagant, H., Noblet, J., et Sellier, P., 2007. Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. Journal of Animal Science, 85 : 3182-3188.

Gjedrem, T., 1998. Developments in fish breeding and genetics. Acta Agriculturae Scandinavica Section A-Animal Science, 19-26.

Gjerde, B., 1986. Growth and reproduction in fish and shellfish. Aquaculture, 57 : 37-55.

Gjerde, B. et Schaeffer, L., 1989. Body traits in rainbow trout. 2. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. Aquaculture, 80 : 25-44.

Gunther, S. J., Moccia, R. D., et Bureau, D. P., 2007. Patterns of growth and nutrient deposition in lake trout (*Salvelinus namaycush*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and their hybrid, F-1 splake (*Salvelinus namaycush* x *Salvelinus fontinalis*) as a function of water temperature. Aquaculture Nutrition, 13 : 230-239.

Hayward, R. S., Noltie, D. B., et Wang, N., 1997. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. Transactions of the American Fisheries Society, 126 : 316-322.

Helland, S. J., Grisdale-Helland, B., et Nerland, S., 1996. A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks. Aquaculture, 139 : 157-163.

Henryon, M., Jokumsen, A., Berg, P., Lund, I., Pedersen, P. B., Olesen, N. J., et Slierendrecht, W. J., 2002. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. Aquaculture, 209 : 59-76.

Herd, R., Oddy, V., et Lee, G., 1991. Feed requirements of Merino ewes following divergent selection for weaning weight. Proceedings of the Nutrition Society of Australia, 16 : 212-212.

Herd, R., 1995. Effect of divergent selection of yearling growth rate on the maintenance feed requirements of mature Angus cows. Livestock Production Science, 41 : 39-49.

Herd, R., Oddy, V., et Richardson, E., 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. Australian Journal of Experimental Agriculture, 44 : 423-430.

Hermesch, S., 2004. Genetic improvment of lean meat growth and feed efficiency in pigs. Australian Journal of Agricultural Research, 44 : 383-391.

Hershberger, W., 1992. Genetic variability in rainbow trout populations. Aquaculture, 100 : 51-71.

Hoque, M., Hiramoto, K., et Oikawa, T., 2005. Genetic relationship of feed efficiency traits of bulls with growth and carcass traits of their progeny for Japanese Black (Wagyu) cattle. Animal Science Journal, 76 : 107-114.

Hoque, M., Arthur, P., Hiramoto, K., et Oikawa, T., 2006. Genetic relationship between different measures of feed efficiency and its component traits in Japanese Black (Wagyu) bulls. Livestock Science, 99 : 111-118.

Hoque, M., Kadowaki, H., Shibata, T., Oikawa, T., et Suzuki, K., 2007a. Genetic parameters for measures of the efficiency of gain of boars and the genetic relationships with its component traits in Duroc pigs. Journal of Animal Science, 85 : 1873-1879.

Hoque, M. A., Suzuki, K., Kadowaki, H., Shibata, T., et Oikawa, T., 2007b. Genetic parameters for feed efficiency traits and their relationships with growth and carcass traits in Duroc pigs. Journal of Animal Breeding and Genetics, 124 : 108-116.

Huang, C. et Liao, I., 1990. Response to mass selection for growth rate in *Oreochromis niloticus*. Aquaculture, 85 : 199-205.

Iguchi, K., Matsubara, N., et Hakoyama, H., 2001. Behavioural individuality assessed from two strains of cloned fish. Animal Behaviour, 61 : 351-356.

Iwama, G. K. et Tautz, A. F., 1981. A simple growth model for salmonids in hatcheries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38 : 649-656.

Jensen, J., Mao, I., Andersen, B., et Madsen, P., 1992. Phenotypic and genetic relationships between residual energy intake and growth, feed intake, and carcass traits of young bulls. Journal of Animal Science, 70 : 386-395.

Jobling, M., Jorgensen, E. H., et Siikavuopio, S. I., 1993. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Journal of Fish Biology, 43 : 409-419.

Jobling, M. et Baardvik, B. M., 1994. The influence of environmental manipulations on interindividual and intraindividual variation in food acquisition and growth performance of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Journal of Fish Biology, 44 : 1069-1087.

Jobling, M. et Koskela, J., 1996. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth. Journal of Fish Biology, 49 : 658-667.

Johnson, Z. B., Chewning, J. J., et Nugent, R. A., 1999. Genetic parameters for production traits and measures of residual feed intake in Large White swine. Journal of Animal Science, 77 : 1679-1685.

Jungst, S. B., Christian, L. L., et Kuhlers, D. L., 1981. Response to selection for feed efficiency in individually fed Yorkshire boars. Journal of Animal Science, 53 : 323-331.

Kause, A., Ritola, O., Paananen, T., Mantysaari, E., et Eskelinen, U., 2002. Coupling body weight and its composition: A quantitative genetic analysis in rainbow trout. Aquaculture, 211 : 65-79.

Kause, A., Tobin, D., Dobly, A., Houlihan, D., Martin, S., Mantysaari, E. A., Ritola, O., et Ruohonen, K., 2006a. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. Genetics Selection Evolution, 38 : 389-409.

Kause, A., Tobin, D., Houlihan, D. F., Martin, S. A. M., Mantysaari, E. A., Ritola, O., et Ruohonen, K., 2006b. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. Journal of Animal Science, 84 : 807-817.

Kaushik, S. J. et Médale, F., 1994. Energy requirements, utilization and dietary supply to salmonids. Aquaculture, 124 : 81-97.

Kennedy, B. W., 1984. Breeding for feed efficiency swine and dairy cattle. Canadian Journal of Animal Science, 64 : 505-512.

Kennedy, B. W., Vanderwerf, J. H. J., et Meuwissen, T. H. E., 1993. Genetic and statistical properties of residual feed intake. Journal of Animal Science, 71 : 3239-3250.

Kinghorn, B., 1983. Genetic variation in food conversion efficiency and growth in rainbow trout. Aquaculture, 32 : 141-155.

Koch, R. M., Swiger, L. A., Chambers, D., et Gregory, K. E., 1963. Efficiency of feed use in beef cattle. Jounal of Animal Sciences, 22 : 486-494.

Kolstad, K., Grisdale-Helland, B., et Gjerde, B., 2004. Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 241 : 169-177.

Komen, H. et Thorgaard, G. H., 2007. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review. Aquaculture, 269 : 150-173.

Koots, K., Gibson, J., Smith, C., et Wilton, J., 1994a. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. Animal Breeding Abstracts, 62 : 309-338.

Koots, K., Gibson, J., et Wilton, J., 1994b. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. Animal Breeding Abstracts, 62 : 825-853.

Labroue, F., Guéblez, R., et Sellier, P., 1997. Genetic parameters of feeding behavior and performance traits in group-housed Large White and French Landrace growing pigs. Genetics Selection Evolution, 29 : 451-468.

Larzul, C. et de Rochambeau, H., 2005. Selection for residual feed consumption in the rabbit. Livestock Production Science, 95 : 67-72.

Lauff, R. et Wood, C., 1996. Respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion, and fuel usage during aerobic swimming in juvenile rainbow trout. Journal of Comparative Physiology.B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 166 : 542-551.

Lucas, M. D., Drew, R. E., Wheeler, P. A., Verrell, P. A., et Thorgaard, G. H., 2004. Behavioral differences among rainbow trout clonal lines. Behavior Genetics, 34 : 355-365.

Lupatsch, I., Kissil, G. W., et Sklan, D., 2003. Comparison of energy and protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and white grouper (*Epinephelus aeneus*): Energy expenditure for protein and lipid deposition. Aquaculture, 225 : 175-189.

MacCarthy, I. D., Houlihan, D. F., et Carter, C. G., 1994. Individual variation in protein turnover and growth efficiency in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 257 : 141-147.

Maclean, A. et Metcalfe, N. B., 2001. Social status, access to food, and compensatory growth in juvenile Atlantic salmon. Journal of Fish Biology, 58 : 1331-1346.

MacNeil, M., Bailey, D., Urick, J., Gilbert, R., et Reynolds, W., 1991. Heritabilities and genetic correlations for postweaning growth and feed intake of beef bulls and steers. Journal of Animal Science, 69 : 3183-3189.

MacPhee, C., Rathmell, G., Daniels, L., et Cameron, N., 1988. Selection in pigs for increased lean growth rate on a time-based feeding scale. Animal Production, 47 : 149-156.

Mambrini, M., Médale, F., Sanchez, M. P., Recalde, B., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet, E., et Boujard, T., 2004. Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. Journal of Animal Science, 82 : 2865-2875.

Mambrini, M., Labbé, L., Randriamanantsoa, F., et Boujard, T., 2006. Response of growth selected brown trout (*Salmo trutta*) to challenging feeding conditions. Aquaculture, 252 : 429-440.

Mary, A. et Sakthivel, M., 2007. Effect of stocking density on food utilization of goldfish *Carassius auratus*. Journal of Ecobiology, 20 : 317-324.

Miglavs, I. et Jobling, M., 1989. The effects of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Journal of Fish Biology, 35 : 1-11.

Moav, R. et Wohlfarth, G. W., 1974. Magnification through competition of genetic differences in yield capacity in carp. Heredity, 33 : 181-202.

Moura, A., Kaps, M., Vogt, D., et Lamberson, W., 1997. Two-way selection for daily gain and feed conversion in a composite rabbit population. Journal of Animal Science, 75 : 2344-2349.

Mrode, R. et Kennedy, B., 1993. Genetic variation in measures of food efficiency in pigs and their genetic relationships with growth rate and backfat. Animal Production, 56 : 225-232.

Muller-Feuga, A., 1990. Modélisation de la croissance des poissons en élevage. Rapports Scientifiques et Techniques de l'Ifremer, 21 : 1-54.

Nikki, J., Pirhonen, J., Jobling, M., et Karjalainen, J., 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. Aquaculture, 235 : 285-296.

Nilsson, J., 1992. Genetic variation in resistance of Arctic charr to fungal infection. Journal of Aquatic Animal Health, 4 : 126-128.

Nkrumah, J., Basarab, J., Wang, Z., Li, C., Price, M., Okine, E., Crews, J., et Moore, S., 2007. Genetic and phenotypic relationships of feed intake and measures of efficiency with growth and carcass merit of beef cattle. Journal of Animal Science, 85 : 2711-2720.

Ogata, H., Oku, H., et Murai, T., 2002a. Growth performance and macronutrient retention of offspring from wild and selected red sea bream (*Pagrus major*). Aquaculture, 206 : 279-287.

Ogata, H., Oku, H., et Murai, T., 2002b. Growth, feed efficiency and feed intake of

offspring from selected and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). Aquaculture, 211 : 183-193.

Oh, S., Noh, C., et Cho, S., 2007. Effect of restricted feeding regimes on compensatory growth and body composition of red sea bream, *Pagrus major*. Journal of the World Aquaculture Society, 38 : 443-449.

Pottinger, T. et Pickering, A., 1992. The influence of social interaction of the acclimation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) to chronic stress. Journal of Fish Biology, 41 : 435-447.

Qian, X., Cui, Y., Xiong, B., et Yang, Y., 2000. Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation. Journal of Fish Biology, 56 : 228-232.

Quillet, E., Garcia, P., et Guyomard, R., 1991. Analysis of the production of all homozygous lines of rainbow trout by gynogenesis. Journal of Experimental Zoology, 257 : 367-374.

Quillet, E., Le Guillou, S., Aubin, J., et Fauconneau, B., 2005. Two-way selection for muscle lipid content in pan-size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 245 : 49-61.

Quillet, E., Dorson, M., Le Guillou, S., Benmansour, A., et Boudinot, P., 2007a. Wide range of susceptibility to rhabdoviruses in homozygous clones of rainbow trout. Fish & Shellfish Immunology, 22 : 510-519.

Quillet, E., Le Guillou, S., Aubin, J., Labbé, L., Fauconneau, B., et Médale, F., 2007b. Response of a lean muscle and a fat muscle rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) line on growth, nutrient utilization, body composition and carcass traits when fed two different diets. Aquaculture, 269 : 220-231.

Quinton, C. D., Kause A., Koskela J., et Ritola O, 2007a. Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environments. Genetic Selection Evolution, 39 : 431-446.

Quinton, C. D., Kause, A., Ruohonen, K., et Koskela, J., 2007b. Genetic relationships of body composition and feed utilization traits in European whitefish (*Coregonus lavaretus L.*) and implications for selective breeding in fishmeal- and soybean meal-based diet environments. Journal of Animal Science, 85 : 3198-3208.

Quinton, J. C. et Blake, R. W., 1990. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Journal of Fish Biology, 37 : 33-41.

Rasmussen, R. S. et Ostenfeld, T. H., 2000. Effect of growth rate on quality traits and feed utilisation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Aquaculture, 184 : 327-337.

Refstie, S. et Gjedrem, T., 2005. Reproductive traits in aquatic animals : 113-119, in Selection and Breeding Programs in Aquaculture, Gjedrem, T. Springer, Dordrecht, the Netherlands.

Reigh, R. C., Williams, M. B., et Jacob, B. J., 2006. Influence of repetitive periods of fasting and satiation feeding on growth and production characteristics of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. Aquaculture, 254 : 506-516.

Ridha, M. T., 2006. Comparative study of growth performance of three strains of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus, L.* at two stocking densities. Aquaculture Research, 37 : 172-179.

Robinson, D. L. et Oddy, V. H., 2004. Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. Livestock Production Science, 90 : 255-270.

Russell, N. R. et Wootton, R. J., 1992. Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae), following short periods of food restriction. Environmental Biology of Fishes, 34 : 277-285.

Rye, M. et Refstie, T., 1995. Phenotypic and genetic parameters of body size traits in Atlantic salmon *Salmo salar L.* Aquaculture Research, 26 : 875-885.

Saether, B. S. et Jobling, M., 1999. The effects of ration level on feed intake and growth, and compensatory growth after restricted feeding, in turbot *Scophthalmus maximus L.* Aquaculture Research, 30 : 647-653.

Sanchez, M., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet, E., et Mambrini, M., 2001. Selection for growth of brown trout (*Salmo trutta*) affects feed intake but not feed efficiency. Aquatic Living Resources, 14 : 41-48.

Shearer, K. D., 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. Aquaculture, 119 : 63-88.

Silverstein, J. T., Bosworth, B. G., Waldbieser, G. C., et Wolters, W. R., 2001. Feed intake in channel catfish: Is there a genetic component? Aquaculture Research, 32 : 199-205.

Silverstein, J. T., Hostuttler, M., et Blemings, K. P., 2005. Strain differences in feed efficiency measured as residual feed intake in individually reared rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). Aquaculture Research, 36 : 704-711.

Silverstein, J. T., 2006. Relationships among feed intake, feed efficiency, and growth in juvenile rainbow trout. North American Journal of Aquaculture, 68 : 168-175.

Sloman, K., Motherwell, G., O'Connor, K., I, et Taylor, A., 2000. The effect of social stress on the Standard Metabolic Rate (SMR) of brown trout, *Salmo trutta*. Fish Physiology and Biochemistry, 23 : 49-53.

Snowder, G. D. et Van Vleck, L. D., 2003. Estimates of genetic parameters and selection strategies to improve the economic efficiency of postweaning growth in lambs. Journal of Animal Science, 81 : 2704-2713.

Storebakken, T. et Austreng, E., 1987. Ration level for salmonids .2. Growth, feed intake, protein digestibility, body composition, and feed conversion in rainbow trout weighing 0.5-1.0 Kg. Aquaculture, 60 : 207-221.

Sutherland, T. M., Biondini, P. E., Haverland, L. H., Pettus, D., et Owen, W. B., 1970. Selection for rate of gain, appetite and efficiency of feed utilization in mice. Journal of Animal Science, 31 : 1049-1057.

Talbot, C. et Higgins, P. J., 1983. A radiographic method for feeding studies using metallic iron powder as a marker. Journal of Fish Biology, 23 : 211-220.

Teichert-Coddington, D. R. et Smitherman, R. O., 1988. Lack of response by *Tilapia nilotica* to mass selection for rapid early growth. Transaction of American Fisheries Society, 117 : 297-300.

Thodesen, J., Grisdale-Helland, B., Helland, S. J., et Gjerde, B., 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 180 : 237-246.

Thodesen, J., Gjerde, B., Grisdale-Helland, B., et Storebakken, T., 2001. Genetic variation in feed intake, growth and feed utilization in Atlantic salmon (Salmo salar). Aquaculture, 194 : 273-281.

Tixier-Boichard, M., Boichard, D., Groeneveld, E., et Bordas, A., 1995. Restricted maximum likelihood estimates of genetic parameters of adult male and female Rhode Island Red chickens divergently selected for residual feed consumption. Poultry Science, 74 : 1245-1252.

Tobin, D., Kause, A., Mantysaari, E. A., Martin, S. A. M., Houlihan, D. F., Dobly, A., Kiessling, A., Rungruangsak-Torrissen, K., Ritola, O., et Ruohonen, K., 2006. Fat or lean? The quantitative genetic basis for selection strategies of muscle and body composition traits in breeding schemes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 261 : 510-521.

Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chatain, B., et Chevassus, B., 2001. Setting up a strain-testing design for the seabass, *Dicentrarchus labrax*: A simulation study. Aquaculture, 202 : 329-342.

Vandeputte, M., Quillet, E., et Chevassus, B., 2002. Early development and survival in brown trout (*Salmo trutta fario L.*): Indirect effects of selection for growth rate and estimation of genetic parameters. Aquaculture, 204 : 435-445.

Vandeputte, M., Kocour, M., Mauger, S., Dupont-Nivet, M., De Guerry, D., Gela, D., Vallod, D., Linhart, O., et Chevassus, B., 2005. Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio L.*). Aquaculture, 247 : 31-32.

Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadelli, S., Parati, K., Vidal, M. O., Vergnet, A., et Chatain, B., 2009. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrachus labrax*) in separate and mixed tanks. Aquaculture, 286 : 20-27.

Wang, N., Hayward, R. S., et Noltie, D. B., 2000a. Effects of social interaction on growth of juvenile hybrid sunfish held at two densities. North American Journal of Aquaculture, 62 : 161-167.

Wang, Y., Cui, Y. B., Yang, Y. X., et Cai, F. S., 2000b. Compensatory growth in

hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus x O-niloticus*, reared in seawater. Aquaculture, 189 : 101-108.

Webb, A. J., Russell, W. S., et Sales, D. I., 1983. Genetics of leg weakness in performance tested boars. Animal Production, 36 : 117-130.

Whitledge, G., Hayward, R., Noltie, D., et Wang, N., 1998. Testing bioenergetics models under feeding regimes that elicit compensatory growth. Transactions of the American Fisheries Society, 127 : 740-746.

Winkelman, A. et Peterson, R., 1994. Genetic parameters (heritabilities, dominance ratios and genetic correlations) for body weight and length of chinook salmon after 9 and 22 months of saltwater rearing. Aquaculture, 125 : 31-36.

Woltmann, M., Clutter, A., Buchanan, D., et Dolezal, H., 1992. Growth and carcass characteristics of pigs selected for fast or slow gain in relation to feed intake and efficiency. Journal of Animal Science, 70 : 1049-1059.

Wu, L., Xie, S., Cui, Y., et Wootton, R. J., 2003. Effect of cycles of feed deprivation on growth and food consumption of immature three-spined sticklebacks and European minnows. Journal of Fish Biology, 62 : 184-194.

Participations aux congrès

Date	Lieu	Intitulé du congrès	Participation	Auteurs & titre	Titre
2006 (25-29 mai)	Biarritz (France)	XII International Symposium of Fish Nutrition et Feeding	Poster & résumé	Grima L., Quillet E., Le Guillou S., Mambrini M.,	Rainbow trout clones to monitor environmental et genetic variability of growth.
2006 (26-30 juin)	Montpellier (France)	IX International Congres of Genetic in Aquaculture	Poster & résumé	Grima L., Quillet E., Le Guillou S., Mambrini M.	Compensatory growth performance testing of clonal rainbow trout lines
2007 (25-26 avril)	Jouy-en-Josas (France)	Journées des Thésards du département de Génétique Animale	Communication orale	Grima L.	Vers une sélection de l'efficacité alimentaire chez le poisson
2007 (8 juin)	Jouy-en-Josas (France)	VI R.I.V.A.G.E. day	Communication orale	Grima L., Boujard T., Quillet E., Collanges N., Espinat L., Robert-Granié C., Mambrini M.	Genetic variability of feed efficiency in fish
2007 (3-4 Juillet)	Paris (France)	Journées Recherche Filière Piscicole	Communication orale et résumé	Grima L., Boujard T., Quillet E., Collanges N., Espinat L., Robert-Granié C., Mambrini M.	Vers une sélection de l'efficacité alimentaire des poissons

Date	Lieu	Intitulé du congrès	Participation	Auteurs & titre	Titre
2008 (13 mars)	Montpellier (France)	Syndicat français de l'aquaculture marine	Communication orale et résumé	Grima L., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Mambrini M., Chatain B	Sélectionner pour l'efficacité alimentaire chez le bar : est-possible ?
2008 (1-6 juin)	Florianopolis (Brésil)	XIII International Symposium of Fish Nutrition et Feeding	Communication orale et résumé	Grima L., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Mambrini M., Chatain B	Improving feed efficiency in sea bass : is that possible ?
2008 (12-16 juillet)	Berlin (Allemagne)	XX International Congress of Genetics	Poster et résumé	Grima L., Quillet E., Boujard T., Robert-Ganié C., Chatain B., Mambrini M	What we can learn from rainbow trout clones.
2008 (15-16 septembre)	Nantes (France)	Journées des doctorants Ifremer	Communication orale	Grima L., Mambrini M., Vandeputte M.., Ruelle F., Vergnet A., Chatain B	Vers une sélection pour l'efficacité alimentaire chez le poisson
2008 (22-24 août)	Marseille (France)	Biomarine	Communication orale	Grima L., Mambrini M., Vandeputte M.., Ruelle F., Vergnet A., Chatain B	Toward a selection to improve fish feed efficiency

Formations suivies au cours de la thèse

Date	***Lieu***	***Thématique***	***Nombre d'heures***
2005	*Vincennes*	*Programmation fondamentale avec le logiciel SAS*	*15*
2006	*Antibes*	*Réflexions sur la présentation et la communication du travail de thèse*	*35*
2006	*Paris*	*Apprendre à rédiger en anglais (premier niveau)*	*21*
2006	*Grignon*	*Cours de sélection et d'amélioration génétique des animaux domestiqué -1° session - Les bases génétiques et statistiques de l'amélioration génétique, la diversité génétique*	*35*
2006	*Grignon*	*Cours de sélection et d'amélioration génétique des animaux domestiqué -2° session - L'évaluation génétique et les index de valeur génétique*	*35*
2007	*Nantes*	*Habilitation à l'expérimentation animale – niveau 1 – diriger des travaux de recherche*	*70*

Vers une sélection de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson

L'efficacité d'utilisation de l'aliment (EUA) est un des verrous à lever pour le développement d'une pisciculture durable. Pourtant, aucun programme de sélection sur ce caractère n'a débuté. Ceci s'explique par le mode d'élevage en groupe des poissons qui rend difficile la mesure de l'ingéré. L'utilisation de critères indirects, faciles à mesurer dans les conditions d'élevage, serait un outil précieux pour démarrer un programme de sélection. L'objectif de ce travail est d'obtenir les données de base afin de proposer une stratégie d'amélioration génétique de l'EUA des poissons à partir de critères indirects.

Nous avons choisi de tester la résistance au jeûne (FD) et la croissance compensatrice (RF) comme critères indirects, en faisant l'hypothèse que ces caractères reflètent les variations des besoins d'entretien et du turnover métabolique des individus. L'originalité de cette étude réside dans la complémentarité des deux modèles utilisés : les clones de truites arc-en-ciel qui, parce qu'ils sont des répétitions d'un même individu, facilitent la caractérisation individuelle de l'EUA, et le bar qui, parce que cette espèce présente une large base génétique, permet une estimation précise des paramètres génétiques.

En utilisant 10 clones, nous avons mis en évidence que l'EUA possède une variabilité génétique significative, et est génétiquement corrélée un caractère intégrant FD et RF. Chez le bar, la pertinence de FD et RF comme critères indirects a été vérifiée : i) un critère combinant FD et RF est corrélé à l'EUA chez cette espèce également ii) FD et RF sont héritables iii) FD et RF sont stables dans le temps. Un protocole optimisé de sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment, applicable à toutes les espèces d'élevage, a été proposé à l'issue de ces travaux.

Toward a genetic improvement of fish feed utilization efficiency

Improving feed utilization efficiency (FUE) is one of the major challenges for the development of sustainable fish farming. However, to date, no selection program for improving this trait has started yet. This can be explained by the difficulty to measure individual intake with fish commonly reared in groups. The use of indirect and easy-to-measure criteria linked with FUE would be highly valuable in order to start a breeding program. The aim of the present work is to set the foundations of a future strategy for improving fish FUE based on such indirect criteria.

Body weight loss during feed deprivation (FD) and gain during a successive re-feeding period (RF) were chosen as potential indirect criteria, under the assumption that these traits might reflect inter-individual variations in maintenance requirements and turnover rates. The originality of the present study lies in the complementarities of the two model species used: rainbow trout clones are genetic replicates of the same individual, which makes the determination of individual FE and RFI easier, and sea bass families displaying a large genetic variability which allows accurate estimation of genetic parameters.

Using rainbow trout clones, we demonstrated significant genetic variability for FUE as well as a genetic correlation between FUE and a composite trait integrating both FD and RF. In sea bass, the relevance of FD and RF as indirect criteria was validated: i) a trait integrating FD and RF is correlated with FUE in this species as well ii) FD and RF are heritable iii) FD et RF are stable over time. An optimised protocol for improving fish FE is proposed, which shall be applied to any fish species produced.