

## 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**

le

**VERS UNE AMÉLIORATION DE L'EFFICACITÉ ALIMENTAIRE CHEZ  
LE POISSON**

**NOUVEAUX CRITERES ET VOIE DE SELECTION**

*Directrice de thèse : **Muriel MAMBRINI***

*Codirectrice de thèse : **Béatrice CHATAIN***

*Travail réalisé : INRA, UR 544 laboratoire de génétique des poissons, F-78350 Jouy-en-Josas*

*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**, Directeur de recherches, **INRA**, 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 ... .. **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 « meilleures 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 « compléter 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, aussi 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 enseignée 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 donnée 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 enseignée 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 montrée à quoi ressemblait un vrai abattage « poissons », qui est, pour finir, quelque chose qui m'a beaucoup plu. Etre à 15 pour étripper 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 servie lorsque j'ai du 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, publiés en cours de rédaction...Enfin pour m'avoir permise de continuer à faire du sport à la fin de ma thèse malgré « mon état ».

Je remercie ma famille 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 de m'avoir mis une sérieuse dead line.

Préambule.....	6
Introduction .....	9
1. Vers une amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation des aliments chez les vertébrés terrestres, les méthodes et les paramètres génétiques.....	10
1.1 La description de l'utilisation métabolique de l'aliment.....	10
1.2. Les stratégies d'amélioration génétique de l'efficacité alimentaire.....	13
2. L'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire : les particularités des poissons .....	24
2.1 Les particularités zootechniques .....	24
2.2 Les particularités métaboliques.....	27
2.3 Les particularités de la reproduction et de la génétique.....	33
3. Les premières estimations des paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire chez les poissons .....	42
3.1 La réponse corrélée à la sélection sur la croissance .....	42
3.2 La sélection sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment.....	47
3.3 La recherche de critères indirects de l'efficacité d'utilisation de l'aliment : le pari de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice .....	51
Objectifs et stratégie.....	54
Résultats .....	59
Chapitre 1 : Le déterminisme de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice.	60
Chapitre 2 : La détection de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et l'identification de critères indirects corrélés .....	80
Chapitre 3: La validation des critères indirects chez le bar.....	102
Chapitre 4 : La pertinence des critères indirects dans un programme de sélection chez le bar .....	134
Discussion .....	148
1. La pertinence de notre stratégie .....	149
1.1 La pertinence de l'utilisation de la technique des rayons-X .....	149
1.2. La pertinence de la croissance mesurée en condition d'alimentation restreinte comme critère indirect.....	154
1.3. La pertinence de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice comme critère indirect .....	156
2. La mise en place d'un programme de sélection pour l'ingéré résiduel chez le poisson	160
2.1. La prédiction de la réponse à la sélection sur les critères indirects.....	160
2.2. La caractérisation des critères indirects : définir les conditions expérimentales ....	161
3. Les conséquences d'une sélection pour l'ingéré résiduel sur les variations de compositions corporelles et d'utilisation des nutriments .....	173
3.1 La relation entre l'ingéré résiduel et le rendement en carcasse.....	173
3.2 La relation entre l'ingéré résiduel et les compositions corporelles en lipides et en protéines .....	176
3.3 La relation entre l'ingéré résiduel et l'utilisation des nutriments en phase de jeûne et de réalimentation .....	181
Conclusions et perspectives .....	186
Références bibliographiques .....	189
Communications orales et posters.....	206
Formations suivies au cours de la thèse .....	207

# PREAMBULE

Ce travail a pour objet de caractériser la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment des poissons d'élevage, en vue de poser les bases d'une sélection future sur ce caractère. Il s'inscrit dans un contexte de forte évolution des productions piscicoles. Cette recherche prend appui sur les avancées en termes de contrôle de la reproduction, de la génétique quantitative et de la nutrition réalisées ces trente dernières années sur les espèces les plus communément élevées, comme sur les connaissances établies chez les vertébrés terrestres, pour proposer une stratégie originale et pragmatique d'approche des paramètres génétiques de ce caractère complexe.

Le déclin mondial des stocks de poissons marins a entraîné ces quinze dernières années un plafonnement des captures de la pêche océanique autour de 90 millions de tonnes par an (FAO, 2008). Or, la consommation de poissons pour l'alimentation humaine et animale augmente régulièrement. Les projections des spécialistes tablent sur une augmentation prochaine de l'ordre de 20 %, faisant ainsi passer la consommation de 16 à 19 kg par an et par habitant d'ici à 2030. La pêche seule ne pourra donc satisfaire les besoins en produit de la mer. Pour répondre à ces besoins, la pisciculture est une solution. Les progrès zootechniques et techniques prodigieux réalisés dans ce domaine ces trente dernières années ont permis une augmentation spectaculaire de la production piscicole, qui est passée de 10 millions de tonnes en 1984 à 51 millions de tonnes en 2006 (FAO, 2008). Aujourd'hui, près de la moitié des poissons consommés dans le monde provient de la pisciculture.

Les verrous principaux, qui ont été levés pour permettre une intensification de la production piscicole, sont la maîtrise de la reproduction, la mise au point d'aliments composés et inertes et l'amélioration de la conduite d'élevage et de la prophylaxie de ces espèces. Cependant, la pisciculture intensive fait face à de nombreuses critiques. Les aliments piscicoles sont, en réponse aux besoins spécifiques de ces espèces, riches en protéines et doivent, pour garantir la qualité de la chair, permettre un apport conséquent en acides gras polyinsaturés de la série oméga 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 baser le développement de l'élevage de poisson sur une utilisation des réserves halieutiques. En fait, il ne s'agit pas des mêmes espèces, la farine de poisson étant produite à partir de petits pélagiques à faible valeur commerciale. Dans tous les cas, cette caractéristique affecte la

durabilité des élevages, la production de farine de poisson stagne aux alentours de 30 millions de tonnes par an et il est peu probable qu'elle augmente. Comme pour tous les autres élevages et quelle que soit l'espèce de poisson produite, l'aliment représente plus de 50% des coûts d'exploitation. Le prix de la farine de poisson est l'un des plus fluctuants du marché des matières premières et, ces derniers mois, le prix des aliments pour poisson a augmenté de manière considérable. En corolaire, les rejets des piscicultures en azote et en phosphore sont directement proportionnel à l'utilisation de farine poisson. Par exemple, on estime que la production de 100 tonnes de saumon atlantique entraîne un rejet de 3,5 tonnes d'azote et 700 kg de phosphore. Une voie pour accroître la durabilité des productions piscicoles et pour diminuer leur dépendance vis-à-vis de la farine de poisson est de chercher à substituer cette dernière. L'autre est d'améliorer l'utilisation de l'aliment. Ces deux objectifs se complètent. Ils font appel à des approches de recherche diverses telles que celles visant à valoriser l'utilisation d'autres matières premières, à une meilleure compréhension des particularités du métabolisme de ces espèces et de leur comportement alimentaire. Le présent travail a pour objectif de poser les bases d'une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'aliment c'est-à-dire le rendement ingéré sur gain de poids des poissons par voie de sélection génétique.

Ces dernières années, l'efficacité d'utilisation de l'aliment s'est accrue avec la maîtrise de la zootechnie et de l'alimentation mais les possibilités d'amélioration par voie génétique ont été peu explorées. Le principe de la sélection génétique est d'identifier les individus qui fourniront les meilleurs descendants. Ces individus seront ensuite utilisés comme géniteurs pour produire la génération suivante afin d'améliorer les performances moyennes de la population pour le caractère sélectionné. L'identification de ces futurs géniteurs nécessite de développer des systèmes spécifiques pour tester les performances d'un grand nombre d'individus. L'un des pré-requis fondamental à l'amélioration génétique est que la variabilité génétique additive du caractère dans la population soit suffisamment importante. Chez les poissons, la variabilité génétique de la plupart des caractères d'intérêts agronomiques testé à ce jour est importante, sans doute du fait de la récente domestication de la plupart des 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 aura un effet positif indéniable sur l'économie et l'impact environnemental des élevages.

L'efficacité d'utilisation de l'aliment est un caractère complexe éminemment variable. Ceci est vrai chez les vertébrés terrestres et cette variabilité est décuplée chez les poissons, compte tenu de leurs caractéristiques métaboliques et zootechniques. Décomposer la part génétique et environnementale de cette variabilité nécessite une stratégie d'approche.

Dans une partie introductive, sont présentées les connaissances de base qui ont été utilisées pour établir la stratégie employée. Nous nous sommes inspirés des programmes de sélection mis en place chez les vertébrés terrestres (partie 1 de l'introduction), nous avons caractérisé quelles particularités des poissons demandent leur adaptation (partie 2 de l'introduction). Ensuite, nous avons intégré les dernières connaissances et techniques mises au point pour ces espèces afin de mieux décomposer la variabilité du caractère d'efficacité d'utilisation de l'aliment (partie 3 de l'introduction) et pour identifier des critères indirects facilement mesurables sur lesquels baser un programme de sélection, applicable en élevage et à un ensemble varié d'espèces (partie 4 de l'introduction). Une fois la stratégie définie, les résultats du travail expérimental sont présentés sous forme de quatre chapitres qui visent à attester de la faisabilité de la mesure des critères indirects (chapitre 1) puis de leur pertinence en établissant un protocole de mesure des corrélations génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et des critères indirects (chapitre 2). Celui-ci sera appliqué à des conditions d'élevage proches des situations réelles (chapitre 3), où seront mesurées les héritabilités des critères indirects (chapitre 4). Après avoir discuté de la pertinence de la stratégie générale adoptée, nous proposerons une méthode pour débiter une sélection afin d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment applicable à toute espèce d'élevage. Ce travail illustre l'intérêt de faire converger un faisceau de connaissances, en nutrition et en génétique dans le but de trouver des moyens simples et fondamentaux d'amélioration génétique des caractères complexes.

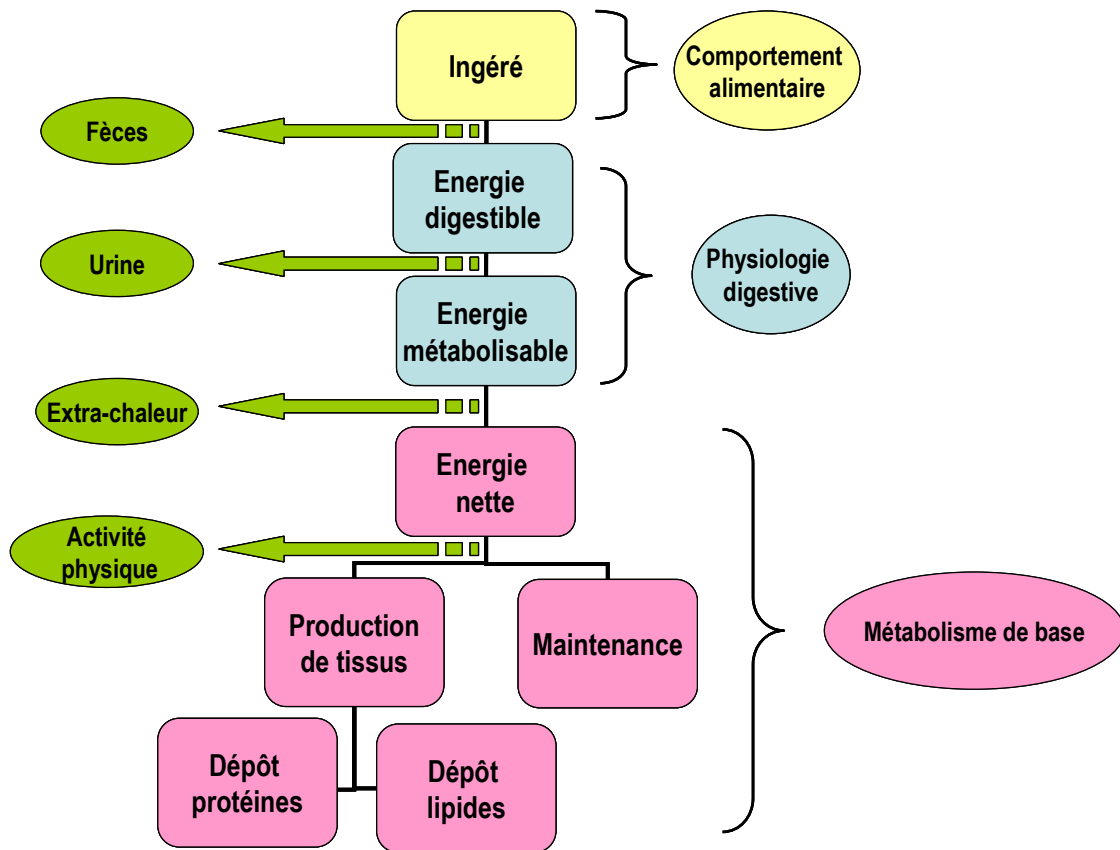


# **INTRODUCTION**

# ***1. Vers une amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation des aliments chez les vertébrés terrestres, les méthodes et les paramètres génétiques***

## **1.1 La description de l'utilisation métabolique de l'aliment**

L'efficacité d'utilisation de l'aliment décrit la relation entre la quantité finale de biomasse produite et la quantité d'aliment ingéré utilisée pour produire cette biomasse. Initialement décrit comme un simple ratio entre le gain de poids et l'ingéré, elle est en réalité un caractère complexe qui résulte de l'interaction entre de nombreux composants tels que le comportement alimentaire, les capacités digestives, le métabolisme, la composition corporelle ou encore l'activité physique (figure 1). Au cours de leur utilisation, les aliments subissent de nombreuses transformations dans l'appareil digestif, avant que les nutriments ne soient utilisés dans les tissus. Ils sont dégradés progressivement et chaque étape se traduit par des pertes d'énergie très variables selon le type d'aliment (Vermorel, 1988). Les variations d'efficacité avec lesquelles l'énergie contenue dans l'aliment est utilisée, dépendent de nombreux processus physiologiques. Avant toute transformation, la quantité d'aliment ingéré est régulée par le besoin et le comportement alimentaire de l'individu. La régulation de l'ingéré est donc, chronologiquement, le premier facteur de variation de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et il semble bien, au moins chez les bovins, que les quantités d'aliment ingéré sont inversement proportionnelles à l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Herd et al., 2004). Après ingestion, une partie des constituants organiques n'est pas digérée et est directement excrétée sous forme de fèces. La part restant d'énergie effectivement absorbée par l'individu est appelée énergie digestible.



*Figure 1. Modèle d'utilisation de l'énergie alimentaire par les animaux.*

Une fois absorbés, les nutriments entrent ensuite dans les pools métaboliques mais il existe d'autres postes de perte d'énergie. Le premier est celui de l'énergie nécessaire pour éliminer les produits finaux du métabolisme en particulier l'urée ou le méthane chez les ruminants. En retranchant cette fraction d'énergie « perdue » à l'énergie digestible, on obtient l'énergie métabolisable. Enfin, au cours de l'ingestion, de la digestion, de l'absorption et du transport des nutriments, une partie de l'énergie contenue dans l'aliment est perdue sous forme d'énergie thermique appelée extra-chaueur. Les dépenses d'extra-chaueur augmentent avec la quantité d'aliment ingéré. L'énergie apparemment utilisable par les tissus est appelée énergie nette. Elle correspond à l'énergie métabolisable à laquelle a été retranchée l'extra chaleur. Cette énergie est disponible pour assurer la couverture des besoins d'entretien, de la croissance et de l'activité physique des individus. Si, sur la base de ce schéma, nous analysons les sources de variabilité, nous pouvons les classer grossièrement en trois catégories. Celles

qui sont associées au comportement alimentaire, celles qui sont issues des processus associés à la digestion, physiologiques comme métaboliques, et celles qui dépendent des particularités métaboliques des individus, rapidement regroupées sous le vocable « métabolisme de base ».

L'efficacité de l'utilisation de l'énergie nette peut être modélisée à partir des capacités métaboliques de base et de la composition corporelle des individus (Kielanowski, 1976; van Milgen and Noblet, 1999). Les besoins d'entretien couvrent les dépenses liées aux grandes fonctions vitales telles que la digestion, 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 compartiments majeurs, en termes de production finale, étant les compartiments protéique et lipidique. D'une manière générale, on considère que l'apport énergétique couvre en priorité les besoins d'entretien. L'énergie allouée à la production de nouveaux tissus est utilisée pour l'accrétion des protéines et le dépôt de lipides. La quantité d'énergie nécessaire à la production d'un gramme de tissu dépend de la composition corporelle de l'individu. La dépense énergétique associée à la fixation d'un gramme de protéines équivaut à 9,4 kcal alors que la dépense énergétique associée à la fixation d'une gramme de lipides équivaut à 5,5 kcal (Vermorel, 1988). Enfin, l'activité physique entraîne des dépenses énergétiques supplémentaires qui diminuent le rendement ingéré / gain, et de ce fait, l'efficacité d'utilisation de l'aliment (Braastad and Katle, 1989; Hughes et al., 1997; Luiting and Urff, 1991).

Les sources de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment sont donc multifactorielles mais il semble que le processus physiologique, affectant de manière prépondérante les variations d'utilisation de l'aliment au moins chez les ruminants, est le métabolisme de base (Herd et al., 2004). Ainsi, le métabolisme de base pourrait-il être le critère le plus pertinent pour décrire les variations d'efficacité alimentaire. Plus les dépenses d'entretien sont faibles, ou plus les coûts énergétiques associés à la synthèse des tissus sont faibles, meilleure en sera l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Les dépenses énergétiques pour les besoins d'entretien sont dépendantes du poids de l'individu. Cependant, elles varient moins vite que le poids, c'est pourquoi elles sont représentées en fonction du poids métabolique (poids élevé à la puissance  $\frac{3}{4}$  pour la majorité des espèces étudiées ; (Vermorel, 1988). Les coûts énergétiques de la synthèse de nouveaux tissus varient avec le poids et l'âge des individus. En effet, plus un individu est âgé plus la part de lipides déposés, comparée à la part de protéines, est importante et ceci chez toutes les espèces étudiées.

Pourtant, quel que soit l'âge, les variations inter individuelles du métabolisme de base semblent essentiellement expliquées par des différences de vitesse de turnover des protéines. Le turnover des protéines est un processus ininterrompu de dégradation et de synthèse des protéines permettant aux individus le remodelage continu de leurs tissus. Chez les bovins, le pourcentage de renouvellement des protéines varie entre 3% par jour chez les bovins adultes et 10% chez l'agneau (Vermorel, 1988). Le turnover des protéines est un processus coûteux en énergie qui représente près de 25 % des besoins énergétiques chez le poulet (Muramatsu et al., 1987; Muramatsu and Okumura, I, 1985). C'est sans doute ce coût énergétique qui explique le lien entre le turnover des protéines et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Cette relation a été montrée, en particulier, sur des lignées de rat et de poulet sélectionnées sur la croissance, les lignées présentant la meilleure efficacité alimentaire étant également celles pour lesquelles le turnover des protéines était le plus faible (Tomas et al., 1998; Tomas and Pym, 1995). Ce dernier est expliqué, pour ces deux espèces, par un plus faible taux de dégradation des protéines, la vitesse de synthèse restant inchangée (Tomas et al., 1998; Tomas and Pym, 1995). De même, entre des lignées de moutons et de bœufs sélectionnées pour et contre le gain de poids, la dépense énergétique par unité de muscle déposée peuvent varier de plus de 20 %, une part significative de cette variation étant expliquée par une différence de taux de dégradation et de synthèse des protéines dans le muscle (Oddy et al., 1995; Oddy et al., 1998). Une étude récente conduite sur le bœuf a montré que la vitesse de turnover des protéines et le besoin d'entretien pouvaient être liés (Bulle et al., 2007), et il n'y a aucune raison pour qu'elle ne soit pas en lien avec l'efficacité de rétention et d'accrétion des protéines. Ces études illustrent le rôle essentiel que doit jouer le turnover protéique dans les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Il est possible que les variations de l'efficacité du métabolisme des lipides puissent également expliquer des différences d'efficacité d'utilisation de l'aliment entre individus. Néanmoins, le stockage des lipides est généralement effectué dans un tissu particulier, utilisé essentiellement comme réserve d'énergie, contrairement au tissu protéique qui, quant à lui, est dans une dynamique d'utilisation constante. Ceci explique que les variations de l'utilisation métabolique des lipides, leur turn-over, est bien plus faible que celui des protéines (Herd et al., 2004).

## **1.2. Les stratégies d'amélioration génétique de l'efficacité alimentaire**

L'amélioration génétique correspond à des croisements raisonnés entre individus en fonction de leur performance pour le caractère d'intérêt. Mettre en place un programme de sélection nécessite deux pré-requis. Il faut, d'une part, être capable de mesurer précisément les performances des individus et, d'autre part, s'assurer du fait que le critère est héritable, c'est à dire que les performances des individus se transmettent de générations en générations. Pour cela, il faut pouvoir dissocier la part de variations du caractère qui est d'origine environnementale de celle purement d'origine génétique. Dans le cas de l'efficacité d'utilisation de l'aliment, savoir mesurer précisément les performances des individus a été le premier verrou à lever pour mettre en place un programme de sélection.

Historiquement, les premiers progrès en termes d'efficacité d'utilisation de l'aliment ont été réalisés en lien avec l'amélioration de la croissance. Cependant, en vue d'intensifier la réponse à la sélection, il a fallu trouver un critère de sélection reflétant directement l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Le choix du critère n'a pas été aisé car différentes approches ont été développées (Archer et al., 1999; Arthur et al., 2001b). Parmi ces dernières, deux ont été majoritairement retenues. La première vise à améliorer directement le caractère d'efficacité alimentaire, en mesurant ce dernier de manière aussi précise que possible. Mais il s'agit d'un ratio de deux mesures variant largement avec des facteurs environnementaux. La seconde approche, beaucoup plus communément utilisée, vise à améliorer l'ingéré résiduel. Cette mesure correspond aux quantités d'aliment ingéré, en plus ou en moins des quantités qui sont attendues, en tenant compte uniquement des besoins d'entretien et des coûts de production.

### ***1.2.1 La réponse corrélée à la sélection sur la croissance***

La croissance présente un intérêt économique important. Elle est facilement mesurable, c'est pourquoi elle a été le premier caractère à avoir suscité l'intérêt des sélectionneurs. Chez les vertébrés terrestres, la croissance est un caractère sélectionnable. En effet, son héritabilité se situe pour la majorité des études entre 0,20 et 0,40. Les programmes de sélection ciblés sur la croissance ont pu, indirectement, conduire à une amélioration de l'efficacité alimentaire, comme illustré chez le poulet (Havenstein et al., 1994) et le lapin (Moura et al., 1997). Chez le poulet, l'augmentation d'efficacité alimentaire est en partie expliquée par le fait que les lignées à croissance rapide ont des besoins d'entretien plus faible, car leur période de croissance est plus courte (Pym, 1990). Pour autant ceci n'est pas toujours le cas. En fait, la

croissance est étroitement corrélée aux quantités d'aliment ingérées. La corrélation génétique est, quelle que soit l'espèce, toujours supérieure à 0,7 (tableau 1). Ainsi, les gains en croissance sont-ils généralement accompagnés d'une augmentation de l'ingéré et d'un engraissement des individus (tableau 1), une pression de sélection forte sur la croissance pouvant avoir des effets néfastes sur la santé et sur les performances de reproduction des individus (Rauw et al., 1998). Il se peut que la relation entre croissance rapide et efficacité alimentaire 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 alimentaire sont modérées (tableau 2). Ceci justifie de mettre au point un programme de sélection permettant d'améliorer directement ce caractère.

**Tableau 1.** Héritabilités ( $h^2$ ) et corrélations génétiques ( $R_g$ ) du gain de poids avec l'ingéré et l'adiposité chez le bœuf, le cochon, l'agneau et le poulet

Gain de poids	$h^2$	$R_g$ Ingéré	$R_g$ Adiposité	Référence
Bœuf Hereford et Angus	0.38 ± 0.16	0.73 ± 0.13	-0.20 ± 0.25	(MacNeil et al., 1991)
Bœuf Hereford	0.16 ± 0.15	0.89	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	0.43 ± 0.24	0.76	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	0.28 ± 0.04	0.54 ± 0.06	ND	(Arthur et al., 2001a)
Bœuf Charolais	0.34 ± 0.04	0.39 ± 0.08	ND	(Arthur et al., 2001b)
Bœuf japonais noir	0.30 ± 0.18	ND	0.54 ± 0.12 <sup>a</sup>	(Hoque et al., 2005)
Bœuf hybride	0.59 ± 0.17	0.87 ± 0.09	ND	(Nkrumah et al., 2007a)
Cochon Yorkshire, Landrace et Duroc	0.43 ± 0.05	0.80 ± 0.03	0.32 ± 0.07 <sup>b</sup>	(Mrode and Kennedy, 1993)
Cochon Large white	0.31 ± 0.02	0.87 ± 0.03	0.23 ± 0.04 <sup>b</sup>	(Labroue et al., 1997)
Cochon Landrace	0.41 ± 0.04	0.81 ± 0.03	0.25 ± 0.03 <sup>b</sup>	(Labroue et al., 1997)
Cochon Large white	0.24	0.82	0.64	(Johnson et al., 1999)
Cochon Yorkshire <sup>d</sup>	0.42 ± 0.08	0.88 ± 0.05	0.45 ± 0.13 <sup>b</sup> 0.38 ± 0.23 <sup>c</sup>	(Cai et al., 2008)
Agneau	0.25 ± 0.06	0.84 ± 0.07	ND	(Snowder and Van Vleck, 2003)
Agneau	0.26 ± 0.06	0.80 ± 0.10	ND	(Cammack et al., 2005)
Poulet <sup>e</sup>	0.26 ± 0.07	0.84	ND	(Bernon and Chambers, 1988)
Poulet <sup>f</sup>	0.33 ± 0.09	0.78	ND	(Bernon and Chambers, 1988)

<sup>a</sup> Epaisseur du tissu adipeux sous la peau, <sup>b</sup> Gras dorsal, <sup>c</sup> Gras intra musculaire, <sup>d</sup> Nombre de jours nécessaires pour atteindre 105 Kg, <sup>e</sup> voie mâle, <sup>f</sup> voie femelle ; ND = non déterminé

### **1.2.2. La sélection directe sur l'efficacité alimentaire**

Une douzaine de critères ont été décrites dans la littérature (Archer et al., 1999). Le premier est l'indice de conversion, qui est le ratio entre l'ingéré et le gain de poids, paramètre classiquement utilisé pour mesurer la rentabilité d'un élevage. Toutefois, son utilisation est limitée par le fait qu'il diminue lorsque les performances s'améliorent et, en particulier, il tend vers l'infini lorsque l'ingéré se rapproche des besoins d'entretien. Il a donc plus récemment été remplacé par l'efficacité alimentaire, qui est son inverse. Quelle que soit l'espèce étudiée, ces deux critères sont héréditaires. Chez les bovins, l'héritabilité est modérée à forte pour la majorité des études (0,15 à 0,41, tableau 2). Une seule étude mentionne une hérédabilité nulle (Fan et al., 1995). Ces estimations sont relativement précises, sauf pour une étude (MacNeil et al., 1991). Chez les cochons, l'héritabilité se situe entre 0,16 et 0,28 et chez l'agneau, elle approcherait 0,1. Cependant, les données étant rares, il est difficile de conclure quant à l'héritabilité moyenne de ce caractère chez les ovins. Enfin, chez le poulet l'héritabilité est comprise entre 0,16 et 0,35, avec de faibles écarts types (tableau 2). L'efficacité alimentaire présente donc une hérédabilité suffisamment importante dans les populations d'élevage pour envisager son amélioration par sélection génétique.

La corrélation génétique de ces caractères avec l'adiposité de la carcasse est variable suivant les espèces et les expérimentations. Elle est généralement non significative (tableau 2) mais, lorsqu'elle l'est, on constate qu'une amélioration de l'utilisation de l'aliment est associée à une diminution de l'engraissement. Une sélection directe sur l'efficacité alimentaire ou sur l'indice de consommation n'aura, soit aucune conséquence sur les variations d'adiposité des individus, soit conduira à une sélection d'individus plus maigres.

Cependant, ce critère étant le ratio entre le gain de poids et l'ingéré, il est génétiquement corrélé aux deux termes du ratio (tableau 2). Pour la croissance, ces valeurs sont modérées à élevées chez toutes les espèces mais, si l'on considère l'importance des écart-types, elles apparaissent très variables. Il n'est pas possible de savoir si l'apparente efficacité des individus résultant d'une sélection sur l'efficacité alimentaire, est la conséquence d'une amélioration génétique de la croissance ou bien, si elle correspond effectivement à une meilleure utilisation de l'aliment (Crews, 2005). Les corrélations génétiques de l'ingéré avec l'efficacité alimentaire sont similaires à celles décrites entre la croissance et l'ingéré. Elles



indiquent qu'une amélioration de l'indice de consommation ou de l'efficacité alimentaire devrait logiquement s'accompagner d'une baisse des quantités ingérées.

Une autre limite à prendre en considération concernant l'efficacité alimentaire, est qu'elle va varier avec l'âge et, en particulier avec la part croissante que prendront les besoins d'entretien au fur et à mesure que la croissance se ralentira. Pour les mêmes raisons, elle variera sans doute avec les capacités d'utilisation de l'aliment entre les individus de faible poids et les individus de poids plus élevé. En effet, les individus les plus gros doivent avoir proportionnellement des besoins d'entretien plus élevés que des individus plus petits.

Enfin, les critères représentés sous forme de ratios ont des propriétés statistiques bien particulières qui ne permettent pas de prédire précisément la réponse à la sélection (Gunsett, 1986). En effet, avec de tels critères, une part plus importante de la pression de sélection est appliquée sur le composant qui a la plus grande variabilité génétique additive, ce qui dispropotionne l'effet de la sélection sur les variations des deux termes du ratio. Ainsi, dans le cas de l'efficacité alimentaire, n'est-il pas possible de prédire si la sélection aura pour principal effet d'augmenter le gain de poids ou de diminuer l'ingéré.

Les écarts types importants constatés pour l'estimation des paramètres génétiques (tableau 2) illustrent à quel point il est difficile d'étudier de manière précise les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

**Tableau 2.** Héritabilités ( $h^2$ ) et corrélations génétiques ( $R_G$ ) 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, l'ingéré et l'adiposité de la carcasse, estimés chez le bœuf, le cochon, l'agneau et le poulet

Efficacité alimentaire	Mesure	$h^2$	$R_G$ Gain de poids	$R_G$ Ingéré	$R_G$ Adiposité	Référence
Bœuf Hereford et Angus	IC	$0.26 \pm 0.15$	$-0.43 \pm 0.28$	$0.31 \pm 0.30$	$0.30 \pm 0.26^a$	(MacNeil et al., 1991)
Bœuf, moyennes pondérées sur 21 études	IC	$0.32 \pm 0.02$	ND	0.71	-0.24	(Koots et al., 1994a; Koots et al., 1994b)
Bœuf Hereford	EA	$0.08 \pm 0.09$	0.42	0.05	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	EA	$0.35 \pm 0.22$	0.73	0.18	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	IC	$0.29 \pm 0.04$	$-0.62 \pm 0.06$	$0.31 \pm 0.07$	$0.03 \pm 0.06$	(Arthur et al., 2001a)
Bœuf Charolais	IC	$0.46 \pm 0.04$	$-0.46 \pm 0.08$	$0.64 \pm 0.07$	ND	(Arthur et al., 2001b)
Bœuf japonais noir	IC	$0.15 \pm 0.04$	$-0.17 \pm 0.33$	ND	$-0.81 \pm 0.46$	(Hoque et al., 2005)
Bœuf hybride	IC	$0.41 \pm 0.15$	$-0.59 \pm 0.16$	$0.28 \pm 0.23$	$-0.29 \pm 0.21$	(Nkrumah et al., 2007a)
Cochon Large White	IC	$0.19 \pm 0.02$	$-0.24 \pm 0.07$	$0.11 \pm 0.06$	$0.51 \pm 0.06$	(Labroue et al., 1997)
Cochon Landrace	IC	$0.20 \pm 0.03$	$-0.47 \pm 0.04$	$-0.06 \pm 0.10$	$0.30 \pm 0.08$	(Labroue et al., 1997)
Cochon Large White	IC	0.16	-0.32	ND	0.40	(Johnson et al., 1999)
Cochon Yorkshire, Landrace et Duroc	IC	$0.28 \pm 0.06$	$-0.28 \pm 0.11$	ND	$0.24 \pm 0.09^b$	(Mrode and Kennedy, 1993)
Cochon Duroc <sup>d</sup>	IC	$0.27 \pm 0.05$	$0.10 \pm 0.10$	ND	$0.52 \pm 0.08^b / 0.21 \pm 0.07^c$	(Hoque et al., 2007b)
Cochon Yorkshire	EA	$0.17 \pm 0.07$	$0.30 \pm 0.21$	$-0.26 \pm 0.21$	$-0.24 \pm 0.22^b / 0.23 \pm 0.47^c$	(Cai et al., 2008)
Agneau	EA	$0.10 \pm 0.05$	$0.85 \pm 0.16$	$0.79 \pm 0.07$	ND	(Snowder and Van Vleck, 2003)
Poulet <sup>e</sup>	EA	$0.20 \pm 0.07$	0.29	-0.27	ND	(Bernon and Chambers, 1988)
Poulet <sup>f</sup>	EA	$0.35 \pm 0.09$	0.59	-0.05	ND	(Bernon and Chambers, 1988)
Poulet	IC	$0.16 \pm 0.03$	ND	0.38	$0.35^g$	(Gaya et al., 2006)

<sup>a</sup> épaisseur du tissu adipeux sur la douzième côte, <sup>b</sup>Gras dorsal, <sup>c</sup> Gras intra musculaire, <sup>d</sup> Nombre de jours nécessaires pour atteindre 105 Kg, <sup>e</sup> voie mâle, <sup>f</sup> voie femelle, <sup>g</sup> teneur en gras abdominal ; ND = non déterminé

### **1.3.3 La sélection sur l'ingéré résiduel**

L'ingéré résiduel a été proposé comme critère d'efficacité de l'utilisation de l'aliment pour la première fois en 1963 par Koch et collaborateurs. Il est défini comme l'écart entre l'ingéré réel et l'ingéré estimé pour les besoins de croissance des individus. Deux méthodes différentes peuvent être utilisées pour estimer l'ingéré des individus. Premièrement, l'ingéré peut être directement prédit à partir des données expérimentales établissant la relation entre l'ingéré et les données de production (gain de poids, production de lait, poids des œufs) (Crews, 2005). Deuxièmement, l'ingéré peut être estimé à partir de modèles nutritionnels préétablis qui calculent les besoins en entretien et en production. Il existe de multiples modèles nutritionnels, les paramètres utilisés sont très divers et peuvent être : la composition nutritionnelle de l'aliment (Arthur et al., 2001b; Fan et al., 1995), le coefficient d'efficacité d'utilisation de l'énergie métabolisable pour le gain (Robinson and Oddy, 2004), les quantités d'énergie requises pour l'accrétion de protéines et de lipides (Fowler et al., 1980; Hoque et al., 2006). Les paramètres des modèles doivent être recalculés pour chaque expérimentation. Les expériences ayant comparé les deux méthodes d'estimation de l'ingéré mettent en évidence de fortes corrélations génétiques et phénotypiques entre l'ingéré résiduel mesuré à partir des données expérimentales et l'ingéré résiduel mesuré à partir des modèles nutritionnels (supérieures à 0,7) (Arthur et al., 2001b; Hoque et al., 2006; Robinson and Oddy, 2004). L'ingéré résiduel estimé à partir des données expérimentales étant plus facile d'utilisation, il est plus souvent utilisé que l'ingéré résiduel estimé par les modèles nutritionnels.

L'équation classiquement utilisée pour estimer l'ingéré résiduel à partir des données expérimentales est la suivante :

$$y = \beta_0 + \beta_1 \times PM + \beta_2 \times GP + IR$$

où  $y$  est l'ingéré,  $\beta_0$  est l'ordonnée à l'origine de la régression,  $\beta_1$  est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le poids métabolique,  $PM$  est le poids métabolique,  $\beta_2$  est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le gain de poids,  $GP$  est le gain de poids et  $IR$  l'ingéré résiduel. Le principe est de compartimenter l'énergie fournie par l'aliment ingéré entre les besoins d'entretien et de croissance, la part d'ingéré restant correspond à l'ingéré résiduel. L'ingéré résiduel prenant en compte, à la fois, les besoins métaboliques des

individus et leur niveau de production quel que soit leur stade de développement, il devrait donc être comparable tout au long du cycle de vie des individus (Crews, 2005). Cette équation peut-être modifiée pour prendre en compte les besoins spécifiques d'un individu, compte tenu des productions attendues. Ainsi, pour les poules pondeuses, le poids de l'œuf peut-il être ajouté au gain de poids pour tenir compte de l'énergie utilisée pour pondre un œuf. L'équation devient alors :

$$y = \beta_0 + \beta_1 \times GP + \beta_2 \times PM + \beta_3 \times PO + IR$$

où  $\beta_3$  est le coefficient de régression partiel de l'ingéré sur le poids de l'œuf, et PO le poids de l'œuf. Chez le porc, l'un des problèmes majeurs à la production de viande est la production de gras qui lui est associée. L'objectif, pour cette industrie, est donc d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment tout en conservant un taux d'engraissement le plus faible possible. Dans ce but, un indice de la teneur en gras de la carcasse est ajouté à l'équation. Cet indice peut être le taux de gras dorsal ou intramusculaire, ou encore la teneur en muscle maigre de la carcasse.

Les méthodes de calculs de l'ingéré résiduel varient donc d'une espèce à l'autre, mais aussi d'une étude à l'autre, en fonction des besoins de la filière et des contraintes expérimentales (disponibilité des données, structure d'élevage etc..). Néanmoins, quelle que soit l'espèce étudiée on retrouve systématiquement les coûts d'entretien et de production dans 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 études, il explique plus de 70 % des variations de l'ingéré (tableau 1).

L'héritabilité de l'ingéré résiduel est faible à modérée dans la majorité des études menées chez les vertébrés terrestres (tableau 3) et a été généralement estimée avec une bonne précision. Chez les bovins, elle est en moyenne de 0,2. Chez les cochons, elle est de l'ordre de 0,3. Chez le lapin, de 0,45 et chez les ovins et les poulets, elle est comprise entre 0,11 et 0,33, et les écarts types correspondants étant faibles. La corrélation génétique de l'ingéré résiduel avec l'ingéré est généralement élevée, les individus les plus efficaces étant ceux qui consomment le moins d'aliment, sauf dans deux études réalisées chez les bovins (Fan et al., 1995; Jensen et al., 1992). Notons toutefois, ces deux études étant relativement anciennes,

qu'il est possible que la mesure de l'ingéré était, à cette époque, moins précise que dans les études plus récentes.

L'ingéré résiduel, de part son mode de calcul, doit être phénotypiquement indépendant du gain de poids. Il ressort de l'ensemble de ces études que la corrélation génétique entre ces variables n'est pas significative (tableau 3). Chez les bovins, le lapin, et les ovins toutes les corrélations estimées sont affectées d'écarts types importants. Les études conduites chez les cochons et les poulets apportent des résultats similaires, hormis deux études pour lesquelles la corrélation génétique entre le gain de poids et l'ingéré résiduel est modérée (Hoque et al., 2007a; Tixier-Boichard et al., 1995). En conséquence, une sélection basée sur l'ingéré résiduel devrait diminuer l'ingéré de la population sans modifier ses performances de croissance.

Les effets attendus d'une sélection sur l'ingéré résiduel sur la qualité de la chair sont variables. Chez les bovins, les cochons et le lapin, l'ingéré résiduel est, pour la moitié des études, indépendant de l'adiposité des carcasses (tableau 3). Néanmoins, lorsqu'une corrélation significative est détectée, elle est généralement positive quelle que soit l'espèce étudiée, les individus les plus efficaces étant aussi les moins gras. Il est à noter que ces résultats doivent aussi dépendre du type de mesure d'adiposité réalisée. Il est probable que les évolutions constatées soient différentes selon qu'il s'agisse du gras musculaire, du gras abdominal ou de la carcasse entière.

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

Ingéré résiduel	$h^2$	$R_G$ Gain de poids	$R_G$ Ingéré	Utilisation aliment		$R_G$ adiposité	Référence
				$R_G$	Mesure		
Bœuf Holstein	$0.36 \pm 0.17$	$0.39 \pm 0.29$	$-0.02 \pm 0.26$	ND	IC	$-0.45 \pm 0.28$	(Jensen et al., 1992)
Bœuf Hereford	$0.07 \pm 0.13$	0.31	0.87	-0.9	IC	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	$0.23 \pm 0.12$	-0.71	-0.14	-1	IC	ND	(Fan et al., 1995)
Bœuf Angus	$0.39 \pm 0.03$	$-0.04 \pm 0.08$	$0.69 \pm 0.03$	$0.66 \pm 0.05$	IC	$0.17 \pm 0.05^e$	(Arthur et al., 2001a)
Bœuf Charolais	$0.39 \pm 0.04$	$-0.10 \pm 0.13$	$0.79 \pm 0.04$	$0.85 \pm 0.05$	IC	ND	(Arthur et al., 2001b)
Bœuf japonais noir	$0.24 \pm 0.11$	$-0.07 \pm 0.14$	ND	$0.64 \pm 0.10$	IC	$-0.66 \pm 0.47$	(Hoque et al., 2005)
Bœuf hybride	$0.21 \pm 0.12$	$0.46 \pm 0.45$	$0.73 \pm 0.18$	$0.62 \pm 0.09$	IC	$0.35 \pm 0.30$	(Nkrumah et al., 2007a)
Cochon Yorkshire, Landrace et Duroc	$0.30 \pm 0.06$	$0.21 \pm 0.11$	ND	ND	IC	$0.15 \pm 0.09$	(Mrode and Kennedy, 1993)IC
Cochon Large white	0.15	0.12	ND	ND	IC	0.67	(Johnson et al., 1999)
Large white français	$0.24 \pm 0.03$	$0.00 \pm 0.12$	$0.77 \pm 0.10$	$0.71 \pm 0.12$	IC	$0.33 \pm 0.19$	(Gilbert et al., 2007)
Cochon Duroc	$0.38 \pm 0.05$	$0.53 \pm 0.08^c$	ND	$0.85 \pm 0.02$	IC	$0.39 \pm 0.03^a$ $0.39 \pm 0.03^b$	(Hoque et al., 2007b)
Cochon Yorkshire	$0.29 \pm 0.07$	$0.17 \pm 0.18$	$0.52 \pm 0.12$	$-0.74 \pm 0.13$	IC	$-0.14 \pm 0.16^a$ $0.40 \pm 0.28^b$	(Cai et al., 2008)
Lapin	$0.45 \pm 0.11$	$-0.09 \pm 0.22$	ND	1	IC	$0.15 \pm 0.32$	(Larzul and de Rochambeau, 2005)
Agneau	$0.26 \pm 0.07$	$0.29 \pm 0.20$	$0.77 \pm 0.07$	$0.23 \pm 0.07$	EA	ND	(Snowder and Van Vleck, 2003)
Agneau	$0.11 \pm 0.05$	$-0.03 \pm 0.20$	$0.61 \pm 0.15$	ND	IC	ND	(Cammack et al., 2005)
Poulet <sup>f</sup>	$0.33 \pm 0.03$	$-0.37 \pm 0.13$	$0.62 \pm 0.05$	$-0.22 \pm 0.08$	EA	ND	(Tixier-Boichard et al., 1995)
Poulet <sup>g</sup>	$0.27 \pm 0.02$	$0.07 \pm 0.11$	$0.40 \pm 0.04$	$-0.38 \pm 0.05$	EA	ND	(Tixier-Boichard et al., 1995)

<sup>a</sup> Gras dorsal, <sup>b</sup> Gras intra musculaire, <sup>c</sup> Nombre de jours nécessaires pour atteindre 105 Kg, <sup>e</sup> Gras costal, <sup>f</sup> voie mâle, <sup>g</sup> voie femelle ; ND = non déterminé

## **2. L'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire : les particularités des poissons**

Très peu de données sur les paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment sont actuellement disponibles chez le poisson, et aucun programme de sélection n'a, à notre connaissance, encore débuté. Ceci est sans doute expliqué par le fait que la majorité des espèces élevées à ce jour n'ont été que récemment domestiquées et que l'intensification des productions est relativement récente. Toutefois, la tâche est plus complexe chez ces espèces car les particularités des poissons, tant zootechniques que physiologiques, font que les sources de variation de l'efficacité d'utilisation de l'aliment sont plus importantes que chez les vertébrés terrestres. Autant de sources de variation qu'il faut savoir contrôler dès lors que l'on souhaite estimer les paramètres génétiques de ce caractère complexe. Pourtant les particularités de la reproduction des poissons font qu'il est possible d'utiliser des voies d'approches différentes de celles de vertébrés terrestres.

### **2.1 Les particularités zootechniques**

Nous retiendrons trois grandes caractéristiques qui différencient l'élevage des poissons de celui des vertébrés terrestres : i) l'élevage est réalisé en groupes, les individus partageant un environnement commun, opaque et de composition difficilement contrôlable, ii) il est extrêmement diversifié avec plus de 200 espèces domestiquées à ce jour et iii) il est relativement récent.

Tout d'abord, le fait que les poissons soient élevés en groupe et dans un milieu opaque, fait que la quantification précise des quantités ingérées est difficile à l'échelle du groupe voire impossible à l'échelle des individus. Ceci a des implications considérables sur l'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'aliment sur lesquelles nous reviendrons en détails. En pisciculture intensive, les poissons sont élevés en groupe en densité élevée. Chaque groupe a sa hiérarchie propre (Huntingford, 2004). De telles hiérarchies peuvent affecter les performances des poissons de manière variable suivant leur statut social. En effet, dans les groupes de poissons où une structure hiérarchique est établie, l'alimentation des individus subordonnés peut, de ce fait, être restreinte. Pour un nombre important d'espèces de salmonidés, il existe une corrélation négative entre la densité d'élevage et la croissance : chez



le saumon atlantique (*Salmo salar*) (Refstie and Kittelsen, 1976), le saumon coho (*Onchorynchus kisutch*) (Fagerlund et al., 1981), la truite arc-en-ciel (*Onchorynchus mykiss*) (Li and Brocksen, 1977; Refstie, 1977), l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) (Vijayan and Leatherland, 1988), et la truite de lac (*Salvelinus namaycush*) (Sodeberg and Krise, 1986), mais pas chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (Jorgensen et al., 1993). Les interactions sociales peuvent affecter aussi l'efficacité d'utilisation de l'aliment car, avec ces dernières, on a constaté, d'une part une augmentation des vitesses métaboliques (Brett, 1964; Christiansen et al., 1991) et, d'autre part, une augmentation du niveau de stress des individus (Schreck, 1982). Ainsi, dans plusieurs études, une relation négative entre l'efficacité alimentaire et la densité a été mise en évidence (Mary and Sakthivel, 2007; Ridha, 2006; Wang et al., 2000a). Chez les espèces territoriales comme les salmonidés, des interactions sociales fortes peuvent aussi apparaître à faible densité. Dans ces conditions, l'efficacité alimentaire des individus dominants peut aussi dépendre de la densité de la population, car l'énergie dépensée par les individus dominants pour défendre leur territoire est fonction du nombre de concurrents potentiels (Kestemont and Baras, 2001). Une forte densité peut aussi rendre plus difficile l'accès à l'aliment par encombrement dans le bassin, les individus augmentant alors leur activité et leur dépense énergétique pour se nourrir (Alanara and Brannas, 1996; Marchand and Boisclair, 1998), ce qui peut affecter l'efficacité alimentaire. Par ailleurs, une forte densité peut affecter la qualité de l'eau et, en conséquence, la croissance et l'efficacité d'utilisation des aliments (Lemarié, communication personnelle).

Le taxa des téléostéens inclus plus de 23 000 espèces et est le taxa le plus diversifié des vertébrés. Ces espèces se sont répandues sur toute la surface du globe et ont colonisé une multitude d'écosystèmes différents. A cette diversité d'habitats correspond une diversité de régimes alimentaires, les différentes espèces ayant des besoins métaboliques variés. La domestication des 200 espèces, aujourd'hui produites en pisciculture, a nécessité une adaptation des systèmes d'élevage aux besoins physiologiques de chacune des espèces, ce qui a abouti à une large diversification des structures et des techniques d'élevage. Cette diversité des pratiques piscicoles empêche la généralisation des résultats trouvés sur une espèce de poissons à l'ensemble des espèces domestiquées. Il semble que, même au sein des salmonidés, l'utilisation de l'azote et de l'énergie est différente selon les espèces (Berg and Bremset, 1998; Rasmussen and Ostefeld, 2000; Refstie et al., 2000). Il a été montré que le saumon atlantique présentait une meilleure efficacité alimentaire que la truite arc-en-ciel, ceci pouvant s'expliquer par une meilleure rétention des protéines de la part du saumon atlantique

(Azevedo et al., 2004a; Azevedo et al., 2005). Les résultats des comparaisons entre les espèces sont toutefois variables. Dans une autre étude, les saumons atlantiques et les truites arc-en-ciel avaient des efficacités alimentaires comparables mais les truites arc ciel avaient des capacités digestives des protéines, des lipides et de l'énergie supérieures à celles du saumon atlantique (Krogdahl et al., 2004). Il se peut que ces résultats dépendent des conditions expérimentales adoptées et, en particulier de l'âge des poissons et de la nature du régime alimentaire testé.

Relativement à la domestication des vertébrés terrestres qui remonte à l'homme préhistorique (10 000 av JC) (Diamond, 2002), la pisciculture est une activité récente. Historiquement, la pisciculture est née en Chine il y a quatre mille ans avec l'élevage de la carpe (Balon, 2004). Toutefois, les premières fécondations artificielles et, avec elles la maîtrise du cycle de vie complet des poissons, n'ont été réalisées qu'au 18<sup>ème</sup> siècle avec la truite arc-en-ciel. Ce n'est que dans les années 1850 que la pisciculture a commencé à se développer, les espèces majoritairement produites étant les salmonidés. A partir des années 1950, le nombre d'espèces domestiquées s'est considérablement accru, passant de 42 à 186 en 2003 (FAO, 2008). Les connaissances des particularités physiologiques et métaboliques de ces différentes espèces sont variablement approfondies et les programmes d'amélioration génétique n'ont démarré que pour un faible nombre d'entre elles. Toutefois, la relative jeunesse de la pisciculture fait, qu'en général, la variabilité génétique des populations d'élevage est encore élevée. Les effets d'une possible réduction de la variabilité génétique par sélection des génotypes intéressants pour l'élevage sont donc limités. De plus, les souches sauvages de chacune des espèces domestiquées sont encore bien souvent présentes dans la nature, permettant le rafraichissement du pool génétique des populations d'élevage. Pour certaines espèces comme la sériole ou l'anguille, la production est encore uniquement basée sur l'utilisation de géniteurs sauvages. Pour des espèces comme le bar ou la daurade, on recourt périodiquement à l'utilisation de géniteurs sauvages (Gjedrem, 2000). Il en résulte que la variabilité génétique de la plupart des caractères d'intérêt agronomique reste importante (Gjedrem, 2000).

Cette domestication récente fait aussi que les progrès zootechniques sont permanents. Généralement, une nouvelle espèce est élevée en tenant compte des connaissances accumulées sur les autres espèces et de ce que l'on sait de ses particularités et de son comportement en milieu naturel. Les paramètres d'élevage sont ensuite améliorés par implémentations successives. Le niveau d'adaptation des conditions d'élevage peut donc varier en fonction de l'ancienneté de la domestication. Très vraisemblablement, l'état de

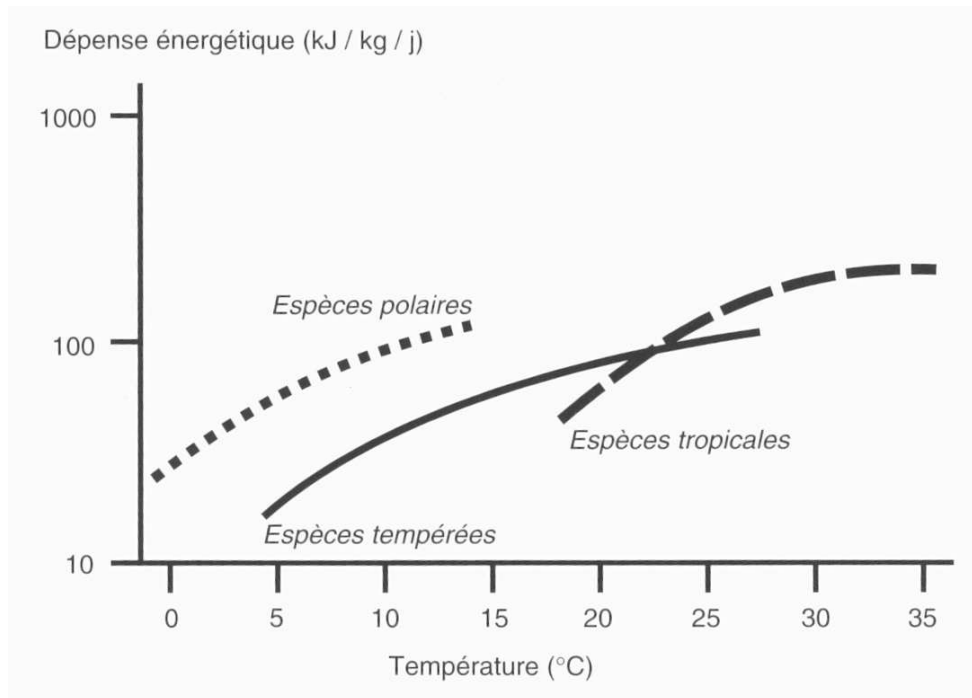
domestication influence les besoins énergétiques des individus et leur efficacité d'utilisation de l'aliment. En effet, on remarque qu'en pisciculture les premiers gains de croissance obtenus sont souvent liés à une diminution de la réponse à des situations de stress (adaptabilité à un nouvel environnement, baisse des interactions dominant-dominé, ....) (Fontaine and le Bail, 2004). Il est cependant difficile de pouvoir quantifier l'effet de la domestication sur les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment car il n'existe pas, à notre connaissance, d'études comparatives entre lignées sauvages et lignées domestiquées. On constate toutefois une tendance à l'amélioration de l'efficacité alimentaire d'une espèce lorsque la zootechnie est parfaitement maîtrisée. Chez le saumon atlantique l'efficacité alimentaire de lignées sauvages a été comparée à celle de lignées sélectionnées sur la croissance depuis 5 générations (Thodesen et al., 1999). Cette étude montre que l'efficacité alimentaire des lignées sélectionnées est bien supérieure à celle des lignées sauvages (0,93 et 1,16 pour les lignées sauvages et sélectionnées, respectivement). Vraisemblablement, une part de cette amélioration peut-être due au processus de domestication. Cependant, à moins de posséder à la fois des lignées sauvages, domestiquées et sélectionnées, il n'est pas possible de dissocier la part de l'amélioration de l'efficacité alimentaire expliquée par la domestication de celle expliquée par la sélection sur la croissance.

## **2.2 Les particularités métaboliques**

Les poissons, toutes espèces confondues, présentent deux particularités métaboliques majeures en comparaison aux vertébrés terrestres : i) ils sont poïkilothermes en ce sens qu'ils ne régulent pas leur température interne, ii) leur métabolisme protéique est particulier : ils sont ammoniotéliques, le produit final de leur métabolisme azoté étant l'ammoniac, et ils utilisent préférentiellement les protéines à des fins énergétiques, ayant des capacités limitées à digérer et métaboliser les glucides complexes.

La température corporelle du poisson fluctue avec la température de l'eau, ce qui influe sur la vitesse du métabolisme. Ainsi, la température extérieure fait varier les besoins énergétiques d'entretien et de croissance des poissons. Par exemple, pour une carpe de 80 g les besoins énergétiques d'entretien passe de 28 à 67 kJ par kg et par jour entre 10°C et 20°C (Médale and Guillaume, 1999). Chez la truite arc-en-ciel, la quantité d'énergie nécessaire pour produire un kilogramme de masse corporelle est de 15-16 kJ à 8°C et de 17-19 kJ entre 15 et

18°C (Médale and Guillaume, 1999). L'effet de la température sur les besoins énergétiques est espèce dépendante, entre autres, elle dépend de l'origine éco-systémique de l'espèce (figure 2). Du fait de leur poïkilothermie, les besoins d'entretien en énergie des poissons sont très inférieurs à ceux des vertébrés terrestres : ils avoisinent 40 kJ par kg et par jour chez la truite arc-en-ciel alors que, chez les homéothermes, les besoins énergétiques d'entretien sont proches de 300 kJ par kg et par jour (Cho and Bureau, 1998).



**Figure 2.** Effet de la température de l'eau sur les dépenses énergétiques chez différentes espèces (Brett, 1972), cité par Médale et Guillaume, 1999).

Enfin, d'une manière générale, le métabolisme des poissons et, plus particulièrement leur besoin en nutriments, est très dépendant des facteurs environnementaux tels que la salinité, la quantité d'oxygène dissous, ou la qualité générale de l'eau (Fouré and Labbé, 1999).

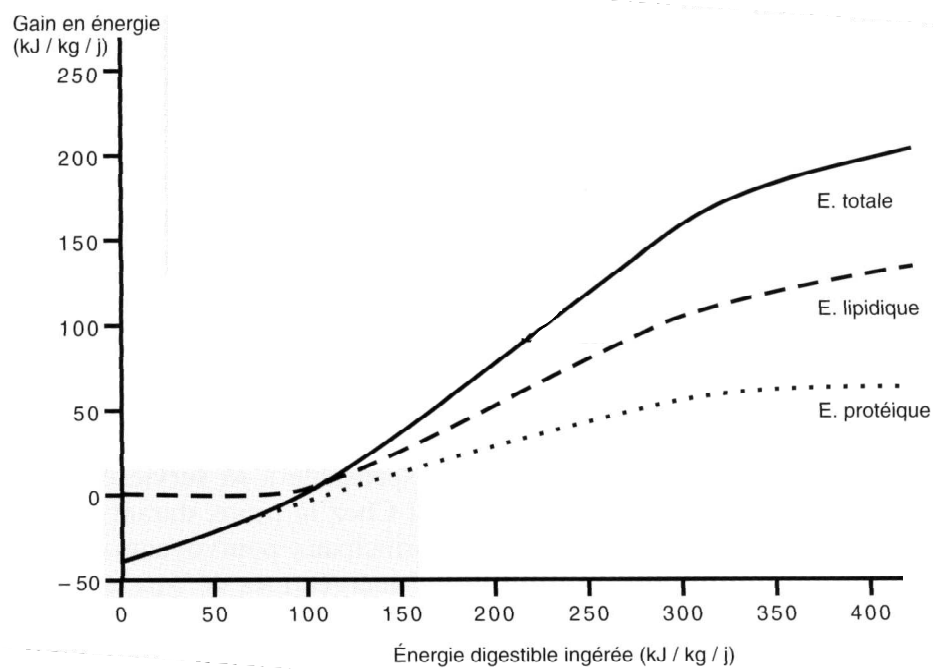
Les poissons ont un besoin élevé en protéines alimentaires (entre 30 et 55% de la matière sèche de l'aliment, selon l'espèce et l'âge des poissons) et l'on sait aujourd'hui que ceci est expliqué par une utilisation particulière des protéines alimentaires. En effet, le turnover protéique dans le muscle de poisson (en moyenne 3-4% par jour) est plus faible que celui mesuré chez les vertébrés terrestres (en moyenne 12-14% par jour), alors que l'oxydation du

pool d'acides aminés à des fins énergétiques est plus important (Mambrini and Guillaume, 1999). En conséquence, ce sont majoritairement les acides aminés d'origine alimentaire qui servent de substrat énergétique au poisson (Mambrini and Guillaume, 1999). Pour satisfaire ce besoin, l'ingrédient majeur des aliments piscicoles est une matière première riche en protéines, de composition en acides aminés équilibré, la meilleure source étant encore la farine de poisson. Comme indiqué en préambule, ceci a des conséquences indéniables sur la durabilité des élevages (Cho and Bureau, 1997). Or, on connaît mal le déterminisme de cette particularité métabolique dont la variabilité phénotypique comme génétique a été encore peu étudiée.

Les sources de variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment par les poissons sont donc nombreuses : état de domestication, hiérarchie du groupe, température et qualité du milieu d'élevage.... Il se peut aussi, compte tenu du lien entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le turnover protéique décrit chez les vertébrés terrestres, que la régulation particulière du métabolisme azoté des poissons ajoute un facteur supplémentaire de variation.

Il semble bien, par ailleurs, que l'efficacité d'utilisation des aliments, comme pour les vertébrés terrestres, varie avec le poids, la composition corporelle et le taux de rationnement des animaux. Le poids est un facteur de variation important. Même si la croissance des poissons est continue, elle se ralentit avec le temps et, comme chez les vertébrés terrestres, les besoins d'entretien en énergie des poissons augmentent proportionnellement au poids des individus (Cho and Bureau, 1995; Lupatsch et al., 2003). Pour un même ingéré, plus un poisson est petit, plus il allouera une part importante de l'énergie ingérée à sa croissance (Médale and Guillaume, 1999). L'importance du poids dans les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment devrait toutefois être moindre que pour les vertébrés terrestres car les besoins d'entretien des poissons sont plus faibles. De même, comme chez les vertébrés terrestres, l'efficacité d'utilisation de l'aliment varie en fonction de la composition corporelle des individus car la rétention et la synthèse des lipides sont moins coûteuses en énergie que l'accrétion et la synthèse des protéines (Blaxter, 1989; Bureau et al., 2002). Enfin, il semble bien que l'efficacité d'utilisation de l'aliment varie avec le taux de rationnement. L'aliment est utilisé plus efficacement lorsqu'il est rationné entre 50 et 70% du niveau d'alimentation à volonté que lorsqu'il est distribué à un niveau proche de la satiété (Bureau et al., 2006; Mazur et al., 1993). Une étude récente montre que la corrélation entre le gain de poids et l'ingéré est plus étroite lorsque l'alimentation est restreinte à 70 % du niveau d'alimentation volontaire,

que lorsque l'aliment est distribué à satiété (Silverstein, 2006). Les auteurs suggèrent que lorsque les poissons sont nourris à satiété, toute l'énergie fournie par l'alimentation n'est pas attribuée à la croissance, une partie était perdue. Ces pertes pourraient être associées à une augmentation de l'utilisation d'énergie utilisée pour la production de fèces et d'urine, une augmentation des pertes par l'extra-chaaleur (Smith, 1989) ainsi qu'à une diminution de l'efficacité digestive (Hoars et al., 1979). En fait, la relation entre la quantité d'énergie ingérée et le gain énergétique n'est linéaire que jusqu'à un optimum d'ingéré (figure 3). Au-delà de cet optimum, l'efficacité de l'utilisation de l'énergie en gain énergétique diminue. Ceci nous rappelle le fait que, chez les vertébrés terrestres, la corrélation génétique entre l'ingéré et l'efficacité alimentaire est majoritairement négative (tableau 1).



**Figure 3.** Variations du gain en énergie chez la truite en fonction de l'énergie digestible ingérée (Médale and Guillaume, 1999).

En résumé, étudier les paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson, demande la mise au point d'un protocole spécifique qui prenne en compte les trois contraintes majeures que soulèvent les particularités zootechnique et métabolique des poissons (tableau 4).

**Tableau 4.** *Récapitulatif des principales caractéristiques du modèle poisson, conséquences et implications dans l'étude des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment*

<b>Origine des particularités</b>	<b>Conséquences</b>	<b>Implication pour programme de sélection sur l'efficacité alimentaire</b>
<i>Zootchnie</i>		
Élevage en groupe, en densité élevée	Création de hiérarchie sociale qui modifie l'efficacité d'utilisation de l'aliment, quantification précise de l'ingéré difficile pour le groupe et impossible pour l'individu	Contrôler la composition du groupe, Mettre au point un protocole basé sur des mesures de groupe ou qualifier des méthodes d'estimation de l'ingéré individuel
Domestication récente	Large variabilité génétique	Fort potentiel pour amélioration génétique à exploiter
Diversité des espèces élevées	Grande diversité inter-espèces, variabilité des besoins métaboliques	Vérifier qu'un protocole mis au point sur une espèce peut être appliqué à une autre
<i>Métabolisme</i>		
Poïkilothermie	Influence de la température sur les besoins énergétiques d'entretien et de croissance	Contrôler des paramètres de l'environnement, veiller dans les comparaisons à des variations communes de l'environnement
Métabolisme protéique	Utilisation nette de l'énergie des protéines alimentaires plus élevée	Manque de données pour anticiper les effets, veiller à la composition de l'aliment

Il s'agira de savoir mesurer de manière fiable l'ingéré de groupe ou d'avoir qualifié une méthode d'estimation de l'ingéré individuel au sein d'un groupe, de contrôler au mieux les sources de variations ou de comparer les individus élevés dans des environnements les plus comparables possibles et de tester la pertinence de l'utilisation du protocole ainsi mis au point dans des conditions variées d'élevage et pour d'autres espèces.



## 2.3 Les particularités de la reproduction et de la génétique

### 2.3.1. Généralités

Le mode de reproduction des poissons, généralement externe, ainsi que leur forte fécondité, font que les modèles génétiques animaux ou végétaux peuvent être employés. La reproduction externe permet de séparer les œufs d'une même femelle en lot séparés et il est possible, pour chaque géniteur, d'être fertilisé par un ou plusieurs géniteurs du sexe opposé, que ce soit dans la nature ou par fécondation *in vitro*, lorsque cette dernière est maîtrisée, ce qui est le cas chez de nombreuses espèces d'élevage. Cette caractéristique des poissons, d'une part, permet de multiplier le nombre possible de familles produites à partir d'un lot de géniteurs et, d'autre part offre une large flexibilité dans le choix des plans de croisements expérimentaux. La forte fécondité des poissons permet, en outre, d'obtenir pour chaque famille produite un grand nombre de descendants. Par exemple, une femelle mature produit entre 100 et 150 mille œufs par kilogramme pour la carpe, aux alentours de 300 mille œufs par kilogramme pour le bar et de l'ordre de 1750 œufs par kilogramme pour la truite arc-en-ciel (Refstie and 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.

La reproduction des poissons rend donc possible la mise en place de plans de croisements expérimentaux de grande ampleur y compris des plans factoriels et ceci pour un coût limité. En revanche, les larves et les juvéniles sont de taille trop petite pour réaliser, à l'éclosion, un marquage physique, rendant difficile le suivi des individus. Par ailleurs, larves et juvéniles sont, comme les adultes, soumis aux variations environnementales. En particulier, les performances futures de croissance peuvent largement dépendre des conditions d'élevage de début de vie. Ainsi, on ne pouvait comparer les performances entre familles que lorsqu'elles étaient élevées séparément, ceci jusqu'à ce que les individus aient atteint une taille suffisante pour être marqués. Il s'agit d'élever les familles en groupes répliqués, groupes pour lesquels il faut veiller à ce que l'environnement soit aussi comparable que possible. Toutefois, même dans ces conditions, l'effet groupe ou bassin biaise l'estimation des paramètres génétiques en confondant les effets génétiques et les effets de l'environnement. Dans leur étude menée sur des saumons atlantiques, Refstie et collaborateurs (Refstie, 1990) ont trouvé que l'effet de

l'environnement commun contribuait pour 10 % de la variation totale de la croissance. Ainsi, l'élevage des familles en bassin séparés, en ajoutant un effet d'environnement commun, a pour conséquence de surestimer les paramètres génétiques. Par ailleurs, pour un nombre de descendants constant, plus le nombre de familles étudiées est important plus les paramètres génétiques sont estimés de manière fiable. La fiabilité des résultats dépendra donc des capacités de la structure expérimentale utilisée.

Avec le développement des marqueurs génétiques, il est maintenant possible d'envisager l'élevage d'un nombre important de familles dans un même bassin, dès le stade œuf. Les individus peuvent être réassignés à *posteriori* à leurs parents respectifs en utilisant les marqueurs microsatellites (Estoup et al., 1998). Les microsatellites sont des séquences répétées non codantes du génome nucléaire. Au sein d'une espèce, certains microsatellites sont très variables d'un individu à l'autre. Le nombre de répétitions à chacun des marqueurs est une signature génétique des individus. En comparant les signatures microsatellites des individus testés à celles des géniteurs utilisés pour le croisement, il est possible de réassigner les individus à leurs parents respectifs. Aujourd'hui, l'utilisation des marqueurs microsatellites est une technique fiable pour la réassignation de parenté. Chez la carpe, l'utilisation de 8 marqueurs microsatellites a permis un taux de réassignation de 95 % pour un croisement factoriel entre 24 mâles et 10 femelles (Vandeputte et al., 2005). Chez le bar, il a été possible de réassigner 96% des individus issus d'un croisement factoriel complet entre 76 mâles et 13 femelles en utilisant 8 marqueurs microsatellites (Vandeputte et al., 2009). De nombreuses études ont utilisé avec succès cette technique pour estimer la variabilité génétique de la croissance des poissons (Dupont-Nivet et al., 2008; Fishback et al., 2002; Herbingner et al., 1999; Saillant et al., 2006; Vandeputte et al., 2005). Cette technique est de plus en plus utilisée, malgré son coût élevé, pour contrôler la consanguinité.

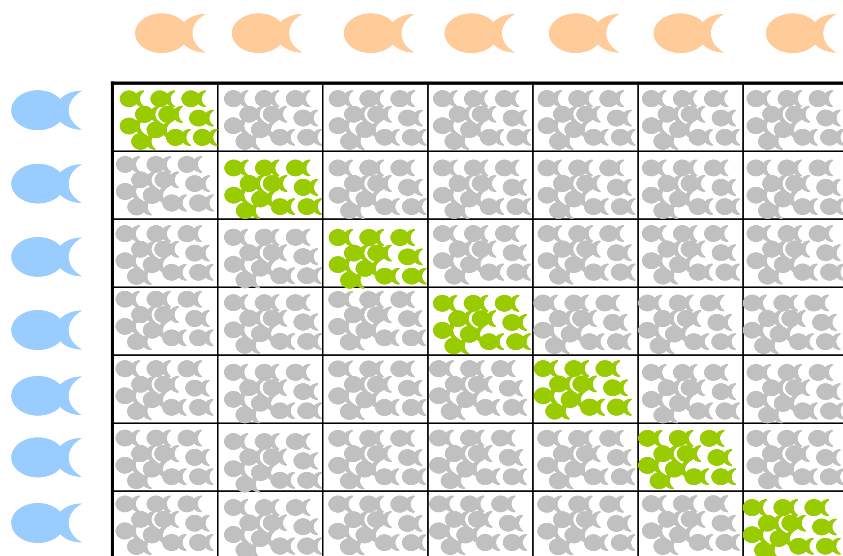
### **2.3.2. Les plans de croisements**

Il est donc possible, pour estimer les paramètres génétiques, de recourir à différents plans de croisement. Le choix du plan de croisement dépend, d'une part, des effets génétiques attendus sur les variations du caractère (*i.e.*, additif et non additif) et, d'autre part, des capacités d'accueil de la structure expérimentale ou de la possibilité de réaliser une réassignation de

parenté. Quel que soit le plan choisi, il est préférable, tant que faire se peut, de réaliser les fécondations le même jour.

### a) Les croisements par paire

Ce plan de croisement est le plus simple. Il consiste à fertiliser les œufs de chaque femelle avec la semence d'un seul mâle (figure 4). A l'issue du croisement, seules des familles de plein frères sont comparées. Avec ce type de croisement, il n'est pas possible de quantifier l'effet maternel. Il n'est pas possible non plus de tester les effets de dominance sur les variations du caractère. Les effets maternels et de dominance, s'ils sont présents, biaisent l'estimation de l'effet additif. Ce plan de croisement n'est donc pertinent que lorsque les effets génétiques non additifs et les effets maternels sont connus pour être faibles.

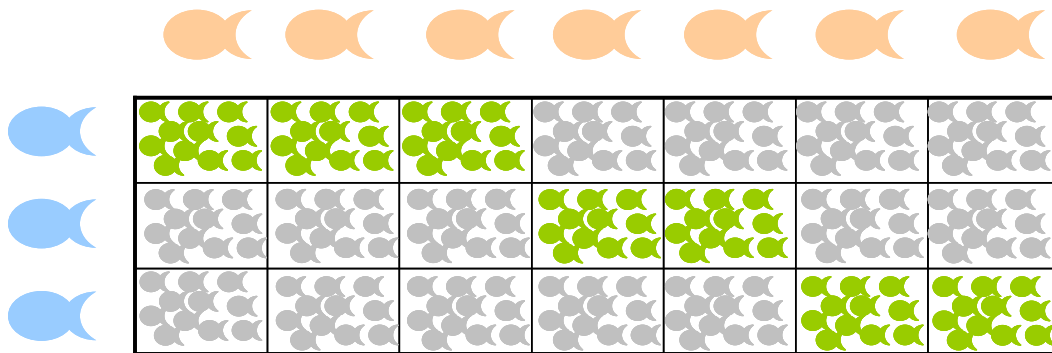


**Figure 4.** Croisement par paire, un mâle croisé avec une femelle. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en rose et les descendants en vert.

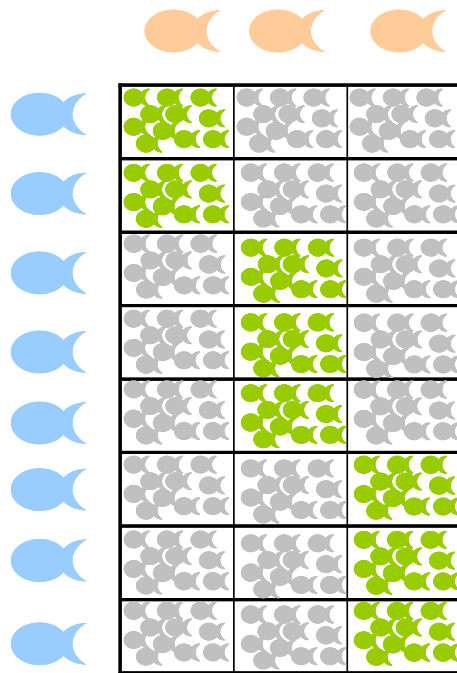
### b) Les croisements hiérarchiques

Les croisements hiérarchiques sont les plus couramment utilisés chez les vertébrés terrestres. Il existe deux types de croisements hiérarchiques : par la voie mâle (figure 5) et par la voie femelle (figure 6). Le croisement hiérarchique par la voie mâle consiste à croiser chaque mâle avec plusieurs femelles. Le nombre de familles de plein frères est égal au nombre de femelles

et le nombre de familles de demi frères est égal au nombre de mâles. Le croisement hiérarchique par la voie femelle consiste à croiser chaque femelle avec la semence de plusieurs mâles. Le nombre de familles de plein frères est égal au nombre de mâles et le nombre de familles de demi frères est égal au nombre de femelles. Dans les deux cas, les composants de la variance mâle et de la variance femelle représentent chacun un quart de la variance additive génétique totale. Le croisement hiérarchique par la voie mâle permet une estimation non biaisée de la variance génétique additive et une estimation des effets maternels, qui peuvent toutefois être biaisés en présence d'effets de dominance. Par la voie femelle, la variance génétique additive estimée peut être biaisée par les effets maternels, si ces derniers sont conséquents. Les croisements hiérarchiques ne permettent pas d'estimer la variance de dominance.



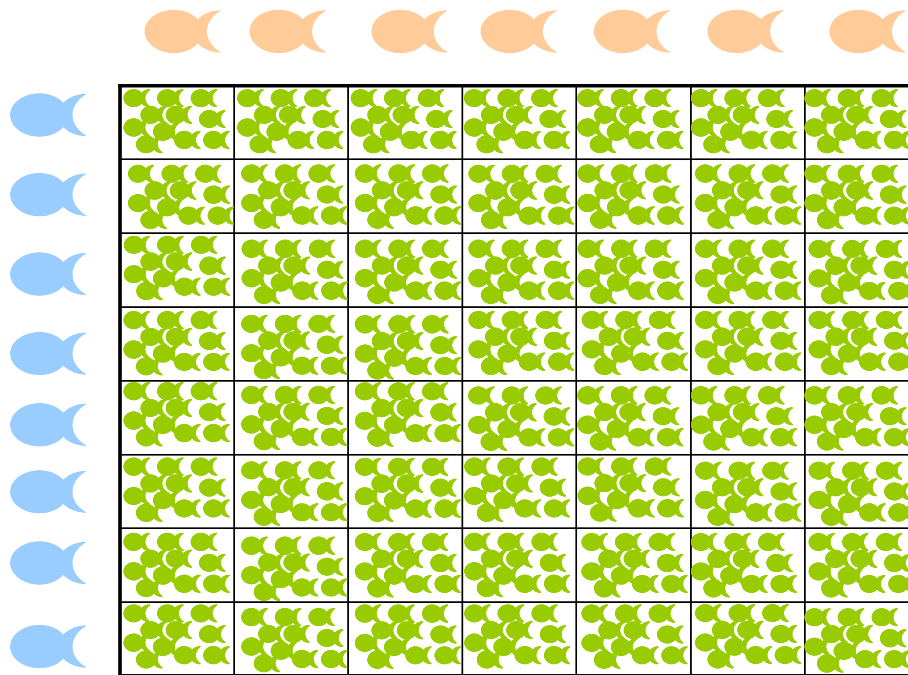
**Figure 5.** Croisement hiérarchique par voie mâle. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en rose et les descendants en vert.



**Figure 6.** Croisement hiérarchique par voie femelle. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en rose et les descendants en vert.

### c) Les croisement factoriels

Ce plan de croisement consiste à croiser tous les mâles avec toutes les femelles. Avec le croisement factoriel complet, le nombre de familles de plein frères est égal au nombre de mâles multiplié par le nombre de femelles (figure 7). Le croisement factoriel est le seul plan de croisement qui permette d'estimer sans biais les effets génétiques additifs et de dominance ainsi que les effets maternels.



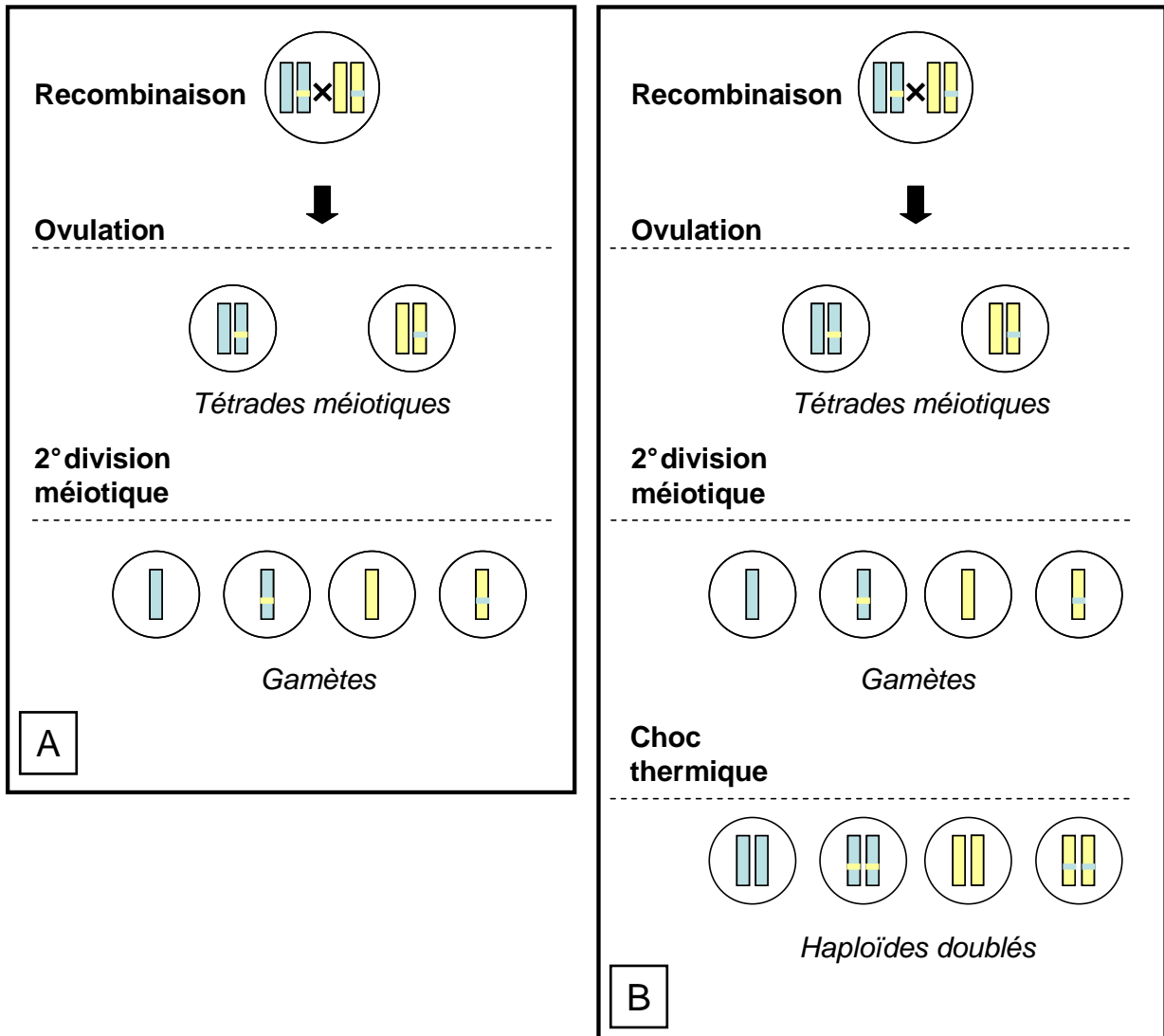
**Figure 7.** Croisement factoriel complet. Les mâles sont représentés en bleu, les femelles en rose et les descendants en vert.

Afin de limiter les coûts expérimentaux, le nombre de géniteurs utilisés ainsi que le nombre de descendants peut être optimisé. Du fait qu'il est plus facile de synchroniser la reproduction d'un grand nombre de mâles que d'un grand nombre de femelles, on peut préférer des croisements factoriels avec peu de femelles, plus facile à mettre en œuvre et ayant des propriétés similaires aux croisements factoriels utilisant le même nombre de mâles et de femelles pour l'estimation de la variance génétique additive (Dupont-Nivet et al., 2002). Le nombre de femelles utilisées dans le croisement n'influe que très peu sur la précision des estimations des paramètres génétiques (Vandeputte et al., 2001). Cependant, il semble nécessaire d'utiliser au moins 40 mâles et deux femelles, et de caractériser au moins 1000 descendants afin d'avoir une estimation précise de l'héritabilité des caractères étudiés (Vandeputte et al., 2001). Ce type de croisement factoriel partiel ne biaise pas les estimations des paramètres génétiques. Pour autant, il ne permet pas d'estimer les effets maternels et peut s'avérer risqué car dépendant de la fécondité de seulement deux femelles.

### **2.3.3. Les possibilités offertes par les clones**

La reproduction externe des poissons rend aussi possible les manipulations chromosomiques et en particulier la production de clones. Nous insistons dans la présente section sur les atouts que peuvent représenter les clones pour estimer les paramètres génétiques, plus spécifiquement sur la possibilité qu'ils offrent de caractériser en détails la variabilité environnementale. Les clones, chez les poissons, peuvent être produits par gynogénèse ou androgénèse. Le principe général est le même. Le matériel génétique d'un des deux parents est détruit avant la première division de l'œuf, par une méthode chimique ou thermique. C'est alors, sur la base du génome d'un seul des parents, que l'embryon se développera. Il est en général plus difficile, mais pas impossible, de détruire totalement le matériel génétique de la femelle, la production de clones par androgénèse demandant une vigilance particulière quant au contrôle de l'origine génétique effective des individus. Nous détaillons ci-dessous plus précisément l'obtention de clones gynogénétiques.

Pour obtenir des clones gynogénétiques, il faut pratiquer successivement deux types de gynogénèse. 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 récemment décrites en détail (Komen and Thorgaard, 2007). La gynogénèse mitotique implique plusieurs étapes. En premier, l'ADN contenu dans les spermatozoïdes est fragmenté par rayonnement gamma ou ultra violets. Les spermatozoïdes, ainsi inactivés, sont fusionnés avec l'ovule non traité, ce qui a pour effet d'activer, dans l'ovule, la deuxième division de la méiose. Par la suite, le génome haploïde est rendu diploïde en inhibant la première division de mitose. Cette inhibition est classiquement réalisée par choc de pression ou choc thermique. Les individus ainsi produits sont appelés « haploïdes doublés » (figure 8).

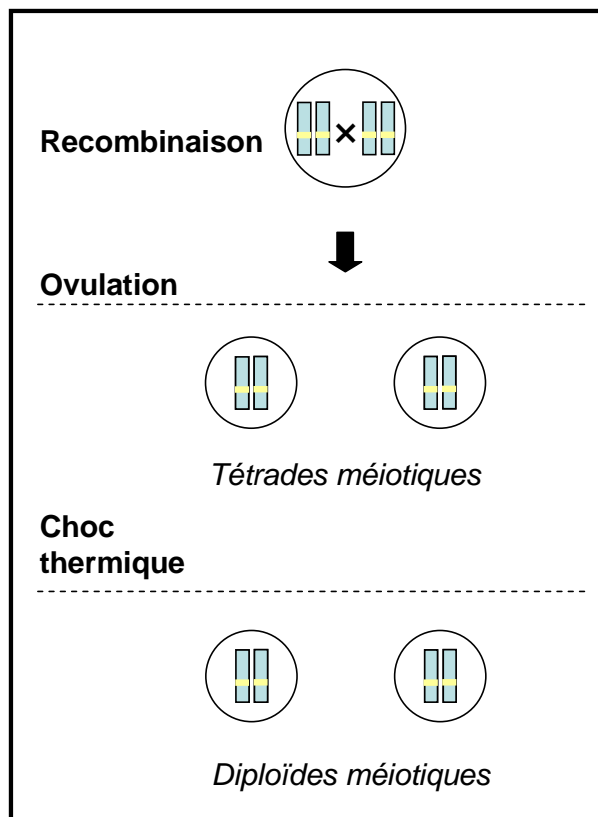


**Figure 8.** A. Méiose classique : recombinaison entre chromatides non sœurs, suivie par la première division de méiose produisant deux paires de chromatides sœurs. Ces paires de chromatides sont ensuite séparées au cours de la deuxième division de méiose pour produire 4 gamètes différents. B. Gynogénèse mitotique : inhibition de la première division mitotique créant des embryons homozygotes diploïdes (Komen and Thorgaard, 2007).

Lorsque les lignées haploïdes doublées ont été créées, il est possible de les conserver au travers de générations successives par gynogénèse méiotique (figure 9). Le principe est quasiment identique à celui de la gynogénèse mitotique : les spermatozoïdes sont d'abord inactivés puis fusionnés avec l'ovule. La différence est, qu'avec cette technique, 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 choc thermique ou par choc de pression. Pour le



maintien des lignées homozygotes, la gynogénèse méiotique est préférée à la gynogénèse mitotique, car elle nécessite des conditions expérimentales moins traumatisantes pour les œufs. Par exemple, lorsque le choc thermique est utilisé pour la formation de l'embryon diploïde, 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.



**Figure 9.** 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 (Komen and Thorgaard, 2007).

Entre les individus d'un même clone, les variations génétiques ainsi que les co-variations entre l'environnement et le génotype sont nulles à l'intérieur d'un clone, seules restent les variations environnementales. Ainsi, du fait de leur homogénéité génétique, les organismes clonés présentent donc une réduction de la variance phénotypique. Il en résulte que les coefficients de variations des caractères sont en général plus faibles chez les clones que dans

les familles classiques. Les variations intra clone étant plus faibles, les variations inter clones apparaissent plus importantes, ce qui facilite la détection de variabilité génétique. Les particularités génétiques des clones ont déjà été mises à profit pour détecter la variabilité génétique de caractères fortement soumis aux variations environnementales tels que le comportement (Iguchi et al., 2001; Lucas et al., 2004). Cependant, l'uniformité phénotypique des clones dépend de la sensibilité du caractère aux variations environnementales dans la population de base. Les performances des individus sont d'autant plus homogènes que le caractère présente une héritabilité élevée. De plus, l'uniformité phénotypique des clones dépend de leur sensibilité aux variations environnementales. En effet, la réponse des individus aux variations environnementales peut dépendre de leur patrimoine génétique. Ainsi, les clones peuvent être plus ou moins sensibles aux variations environnementales. Il en résulte que, dans un environnement donné, les variances d'un même caractère ne seront pas identiques d'un clone à l'autre. En revanche, il est possible d'élever un même individu génétique dans différents environnements et, ainsi, d'estimer l'ampleur des interactions génotype x environnement ou d'améliorer, par répétition, la précision de la mesure du caractère pour un génotype donné.

### ***3. Les premières estimations des paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire chez les poissons***

#### **3.1 La réponse corrélée à la sélection sur la croissance**

Comme chez les vertébrés terrestres, une stratégie envisageable pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment est de sélectionner sur la croissance. Il existe plusieurs critères permettant de caractériser la croissance des poissons. Le poids est le critère le plus simple. Il est facilement mesurable et est intégrateur des performances de l'individu depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'au stade adulte. De ce fait, le poids a été le critère le plus couramment utilisé pour estimer les paramètres génétiques de la croissance (tableaux 5 et 6).

Notons immédiatement que le critère mesuré pour sélectionner sur la croissance a été le poids ou la longueur, qui est étroitement corrélée au poids et plus facile à mesurer dans des conditions classiques d'élevage. Il aurait sans doute été intéressant d'utiliser des critères de gain de poids indépendants de la valeur du poids. En effet, la relation entre le gain de poids et

le poids n'est pas linéaire. Longtemps, on a utilisé le taux de croissance spécifique (ou specific growth rate, SGR), qui fait l'hypothèse que la relation est exponentielle.

$$\text{SGR} = \text{Ln} [(\text{poids final}) - \text{Ln} (\text{poids initial})] / \text{nombre de jours}$$

Il semble toutefois que la relation est mieux décrite, quelle que soit l'espèce, par une relation de puissance 3 et, aujourd'hui, on utilise plus communément le taux de croissance quotidien (daily growth rate, DGC) ou mieux le taux de croissance thermique (TGC, thermal growth rate), qui prend en compte les variations de température de l'eau.

$$\text{TGC} = [(\text{poids final})^{1/3} - (\text{poids initial})^{1/3}] / \text{somme des degrés jours}$$

Chez le poisson, les données d'héritabilité du poids sont nombreuses. Les héritabilités estimées sont modérées et varient entre 0,2 et 0,4 selon l'espèce étudiée (tableau 5). Les résultats de réponse à la sélection sur le poids obtenus chez les salmonidés montrent un gain important, entre 10 et 25 % par génération (tableau 6), ce qui est largement supérieur au gain obtenu chez les vertébrés terrestres. Cette différence est expliquée par les fortes pressions de sélection qui peuvent être appliquées aux poissons en raison du nombre de familles qu'il est possible de produire pour cette espèce. Toutefois, d'autres programmes de sélection, menés chez le poisson chat et le tilapia, ont été nettement moins efficaces (Huang and Liao, 1990; Moav and Wohlfarth, 1974; Teichert-Coddington and Smitherman, 1988). Le manque de réponse à la sélection observé peut parfois être expliqué par l'utilisation d'un faible nombre de géniteurs, au début ou au cours du processus de sélection (Chevassus et al., 2004).

**Tableau 5.** Héritabilité du poids pour différentes espèces de poissons

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

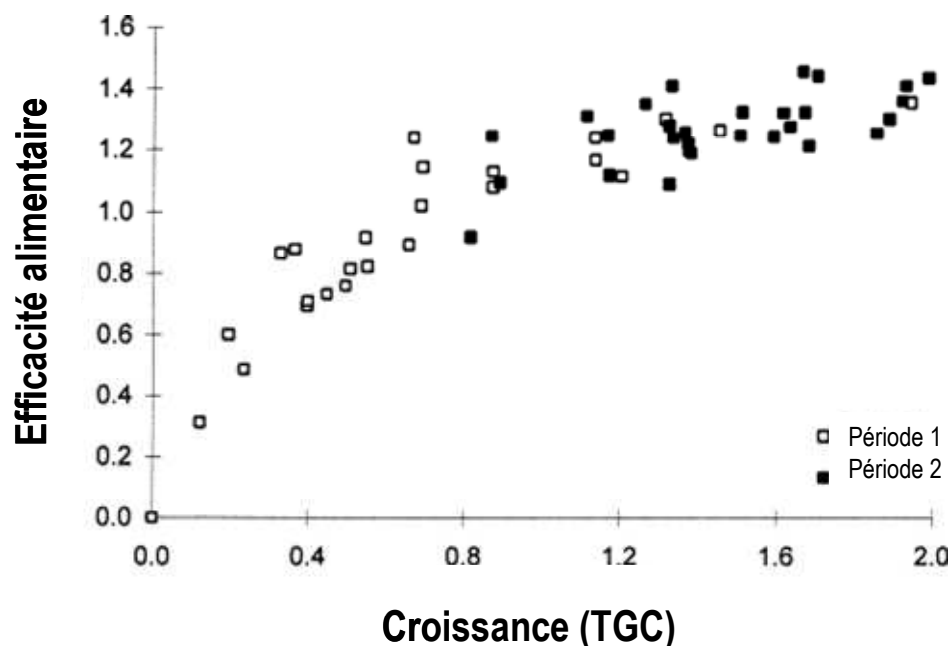
**Tableau 6.** Réponse à la sélection pour le poids chez différentes espèces de poissons dulcicoles et marines.

Espèce	Méthode de sélection	Poids moyen	Gain par génération (%)	Nombre générations	Auteurs
Truite fario	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 nilotica	Intra familiale	30 g	12,4	12	(Bolivar and Newkirk, 2002)
Bar	Individuelle	390 g	23	1	(Vandeputte et al., 2009)

Chez les poissons, comme chez les vertébrés terrestres, la sélection sur la croissance peut indirectement améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Chez le saumon atlantique, 5 générations de sélection sur le poids ont abouti à une amélioration de l'efficacité alimentaire de 25 % (Thodesen et al., 1999). Chez la limande japonaise, deux générations de sélection sur la croissance ont conduit à une amélioration de l'efficacité alimentaire de 9 % (Ogata et al., 2002b). Or, pour ces deux lignées, les performances des poissons sélectionnés ont été comparées à celles des poissons sauvages. Une part de l'amélioration de l'efficacité alimentaire constatée peut donc être due aux effets de la domestication. Il se peut néanmoins que la sélection sur le poids puisse entraîner une amélioration de l'efficacité alimentaire compte tenu des corrélations génétiques parfois élevées existantes entre le gain de poids et

l'efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 7). Certains auteurs estiment 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'efficacité alimentaire de 8,4 % par génération (Kause et al., 2006b). Pour d'autres lignées, la sélection sur la croissance n'a pas modifié l'efficacité alimentaire. C'est le cas de la dorade royale (*Pagrus major* ; Ogata et al., 2002a), les performances des lignées sélectionnées étant comparées à celles d'animaux sauvages. C'est aussi le cas de la truite fario (*Salmo trutta* ; (Mambrini et al., 2004a; Mambrini et al., 2004b; Ogata et al., 2002a; Sanchez et al., 2001). Dans ce dernier cas, les performances des lignées sélectionnées ont été comparées à celles de lignées témoins, entretenues dans les mêmes conditions d'élevage. Le seul effet mesuré a donc été celui de la réponse corrélée à la sélection. Une sélection pour la croissance n'aboutit donc pas nécessairement à une amélioration de l'efficacité alimentaire. Néanmoins, elle se traduit toujours par une augmentation des quantités ingérées par les poissons sélectionnés. Le critère de sélection, comme le programme choisi, peuvent être la cause de ces divergences. Un autre facteur important est celui des conditions d'élevage pratiquées pendant le processus de sélection. On peut ainsi aisément imaginer qu'une sélection sur la croissance pratiquée dans des conditions d'alimentation restreinte n'aura pas le même impact sur l'efficacité alimentaire. De plus, il semble bien que les conditions d'élevage appliquées pendant le processus de sélection peuvent conduire à une évolution significative et héritable du comportement alimentaire (Boujard et al., 2007).

Une autre caractéristique à prendre en compte est l'évolution de la relation entre l'efficacité alimentaire et la croissance. Chez le saumon atlantique, la corrélation globale entre la croissance et l'efficacité alimentaire est significative (figure 10,  $r = 0,79$ ,  $P < 0.001$ , (Thodesen et al., 2001a)). Cependant, on observe une atténuation de la réponse de l'efficacité alimentaire avec l'augmentation de la croissance. Ainsi, pour les faibles croissances, une amélioration du taux de croissance s'accompagne d'un accroissement de l'efficacité alimentaire, mais à partir d'un certain seuil de croissance, l'efficacité alimentaire reste stable.



**Figure 10.** Relation entre la croissance et l'efficacité alimentaire pour 14 familles de saumon atlantique. Chaque carré représente un bassin. La croissance et l'efficacité alimentaire ont été suivies au cours de deux périodes de cinq semaines chacune (période 1 et période 2) (Thodesen et al., 2001a).

Enfin, comme chez les vertébrés terrestres, la croissance est fortement corrélée avec l'ingéré (tableau 7). Ceci peut avoir un impact sur l'engraissement des animaux. Chez la daurade royale (Ogata et al., 2002a) et la limande japonaise (Ogata et al., 2002b), la sélection sur le poids conduit à une augmentation de la masse grasseuse viscérale et du taux de lipides corporels. Chez les salmonidés, une croissance rapide est associée à une augmentation du dépôt lipidique (Gjedrem, 1997). Pourtant, pour ces mêmes espèces, une étude a montré que la corrélation génétique entre le gain de poids et le pourcentage de lipides corporels n'était pas significative (Kause et al., 2002). La sélection sur la longueur pratiquée chez la truite fario a conduit à un gain de croissance important, sans que la qualité de la carcasse ne soit affectée (Chevassus et al., 2004). On peut raisonnablement penser qu'une sélection sur la longueur, qui, à l'inverse du poids, n'est pas corrélée au coefficient de condition, conduit à une augmentation du poids moyen de la population en ne retenant que les individus ayant un « embonpoint » moyen. En fait, dans toutes ces études, le lien entre l'accélération de la croissance et l'engraissement est variable, suivant la base de comparaison - lignées sauvages

ou témoins, poids et âge auxquels elles sont comparées, et suivant le critère de sélection utilisé.

Compte tenu de la relation variable entre la croissance et l'efficacité alimentaire, et des effets indéniables de la sélection sur le poids ou la longueur sur l'augmentation des quantités ingérées chez toutes les espèces de poissons étudiées, il est risqué d'espérer une amélioration de l'efficacité alimentaire comme réponse corrélée à la sélection sur la croissance.

### **3.2 La sélection sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment**

Sélectionner directement l'efficacité alimentaire chez les poissons est un objectif affiché depuis près de 30 ans mais aucun programme de sélection n'a encore débuté. Ceci illustre la difficulté à estimer et à utiliser les variations génétiques de ce caractère. Les premières estimations des variations génétiques de l'efficacité alimentaire ont été réalisées à partir d'une mesure indirecte de l'ingéré, celle de la consommation d'oxygène (Kinghorn, 1983). L'héritabilité de l'efficacité alimentaire a été estimée proche de zéro ( $h^2 = 0,03 \pm 0,10$ ) mais notons que la consommation d'oxygène ne permet pas une estimation précise de l'ingéré et que les résultats en ont été certainement biaisés. Au fil des années, les protocoles se sont sophistiqués afin de s'approcher au plus près de l'ingéré réel des poissons. L'ingéré a d'abord été mesuré sur des groupes de poissons, puis individuellement, soit en élevant les poissons dans des bassins séparés, soit en utilisant une technique de marquage radio-opaque de l'aliment qui permet de quantifier sa présence dans l'estomac des poissons par rayons-X.

#### **3.2.1 Les mesures de groupe**

Etudier la variabilité génétique de l'efficacité alimentaire avec des mesures de groupes consiste à utiliser le bassin comme unité expérimentale. Pour ce faire, l'ingéré du bassin est mesuré précisément en soustrayant la quantité d'aliment non ingéré à la quantité d'aliment distribué (Helland et al., 1996), l'aliment non ingéré étant récupéré dans un piège à fèces situé à la sortie d'eau du bassin. L'efficacité alimentaire est calculée comme étant le rapport entre le gain de poids du groupe et l'ingéré du bassin sur la période de mesure.

L'utilisation de cette technique a permis, chez les salmonidés, de comparer les performances d'efficacité alimentaire de différentes familles (tableau 7). Ces études ont mis en évidence un effet famille significatif sur l'efficacité alimentaire, ce qui atteste de la présence d'une

variabilité génétique conséquente pour ce caractère (Thodesen et al., 2001a). Avec une pesée précise de l'aliment distribué et une séparation stricte de l'aliment non consommé et des fèces, l'ingéré de groupe peut être précisément mesuré. Néanmoins, il est nécessaire d'élever des familles dans des bassins séparés et répliqués. Le nombre de familles testées dépendra donc de la taille du dispositif expérimental. De plus, cette mesure peut conduire à une forte diminution de la variabilité intra familiale et ajoute un effet environnement commun aux performances des poissons élevés dans le même bassin, qui peut se confondre avec l'effet génétique.

### **3.2.2 Les mesures individuelles**

Pour mieux estimer les variations intra-familiales ou envisager des dispositifs plus conséquents d'évaluation des paramètres génétiques de l'efficacité alimentaire, il convient de savoir mesurer l'efficacité alimentaire des individus. Or, quantifier l'ingéré individuel requiert un processus expérimental spécifique. L'une des stratégies possibles est d'élever chaque poisson dans des bassins séparés. Elle a été utilisée pour étudier les variations d'ingéré résiduel de trois souches de truite arc-en-ciel domestiquées depuis plusieurs générations, ainsi que les variations d'ingéré résiduel de leurs hybrides (Silverstein et al., 2005). Ces auteurs sont les seuls, à notre connaissance, à avoir travaillé sur l'ingéré résiduel, l'ingéré étant prédit grâce à un logiciel (fish Bioenergetic 3.0, Wisconsin 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'ingéré résiduel a été significativement différent entre les 6 souches de truite arc-en-ciel testées. Toutefois, les poissons peuvent ne pas exprimer leurs performances de manière identique lorsqu'ils sont élevés en groupe ou en bassins séparés. Les interactions sociales peuvent influencer, à la fois l'ingéré et la croissance et il se peut que les résultats aient été différents si les mesures avaient été effectuées sur des groupes. 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 la variabilité génétique pour l'ingéré résiduel entre ces souches (Silverstein, 2006). Soit le potentiel en termes d'efficacité alimentaire de ces poissons ne peut s'exprimer en conditions restreintes, soit de telles conditions ont conduit à une évolution du comportement des individus.



Une autre stratégie est de mesurer l'ingéré d'individus élevés en groupes. Une méthode, que nous appellerons « rayons-X », a été mise au point. Elle consiste à marquer l'aliment avec des billes radio-opaques, à le distribuer au cours d'un repas à un groupe de poissons et à quantifier le nombre de billes présentes dans l'estomac à un temps déterminé après le début du repas. Cette manipulation est effectuée par radiographie des poissons après avoir au préalable anesthésié les animaux. Cette méthode a été utilisée pour estimer la variabilité génétique de l'efficacité alimentaire chez 70 familles de corégone (Quinton et al., 2007a). Dans cette étude l'héritabilité estimée a été faible et non significativement différente de zéro ( $0,06 \pm 0,10$  ; tableau 7). En fait, cette technique permet que de mesuré l'ingéré instantané au cours d'un repas. Comme nous le verrons, elle doit être répétée dans le temps pour mesurer l'ingéré au cours de la période expérimentale qui correspond à l'ingéré instantané moyen multiplié par le nombre de jours. Il se peut donc que l'ingéré individuel estimé dans l'étude précédente ne soit pas très précis. Cette hypothèse est renforcée par le fait que, dans cette étude, l'héritabilité de l'ingéré était elle aussi non significativement différente de zéro ( $0,23 \pm 0,15$  ; (Quinton et al., 2007a)) alors que la variabilité génétique de l'ingéré est généralement de la même amplitude que la variabilité génétique du poids (Silverstein et al., 2001).

Il n'existe donc pas, à ce jour, de modalité totalement satisfaisante pour pouvoir 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 d'efficacité alimentaire et qui permettrait de s'affranchir de la quantification de l'ingéré est une autre stratégie d'approche. L'idéal serait de trouver un critère stable au cours du cycle de vie des poissons, ce qui, d'une part, permettrait de caractériser les performances des individus dès leur plus jeune âge et, d'autre part, reflèterait les capacités des génotypes à utiliser plus ou moins efficacement l'aliment, quelle que soit la période du cycle de vie à laquelle le critère est mesuré.

**Tableau 7.** Paramètres génétique de l'efficacité alimentaire. VG correspond à la variabilité génétique, EA à l'efficacité alimentaire,  $r_p$  au coefficient de corrélation phénotypique et  $r_g$  au coefficient de corrélation génétique. Les familles correspondent à des familles de plein frères, excepté les 70 familles de corégone qui comprennent à la fois des familles de plein frères sœurs et des familles de demi-frères et demi sœurs.

Espèce	Mesure	Matériel biologique	Critère croissance	VG EA	VG Croissance	VG Ingéré	Corrélation EA/ croissance	Corrélations Ingéré / gain de poids	Auteurs
arc-en-ciel	Individuelle <sup>1</sup>	231 familles	Gain poids relatif	$h^2 = 0,03 \pm 0,10$	$h^2 = 0,26 \pm 0,12$	$h^2 = 0,41 \pm 0,13$	$r_g = 0,80 \pm 0,26$	$r_g = 0,99 \pm 0,10$	(Kinghorn, 1983)
arc-en-ciel	Individuelle	210 familles	Gain poids	ND	$0,20 < h^2 < 0,49$	$0,06 < h^2 < 0,14$	ND	$0,86 < r_g < 0,96$	(Kause et al., 2006b)
on 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., 2001a)
on 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)
arc-en-ciel	groupe	50 familles	Poids	$P < 0,05$	ND	ND	ND	ND	(Henryon et al., 2002)
arc-en-ciel	groupe <sup>2</sup>	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)
arc-en-ciel	individuelle <sup>2,3</sup>	6 souches	Gain poids	$P < 0,05$	ND	ND	$r_p = -0,38 ; P < 0,001$	ND	(Silverstein et al., 2005)
Hareng	Individuelle <sup>4</sup>	70 familles	Gain poids	$h^2 = 0,06 \pm 0,10$	$h^2 = 0,26 \pm 0,18$	$h^2 = 0,23 \pm 0,15$	ND	$r_g = 0,97 \pm 0,05$	(Quinton et al., 2007a)

ND= non déterminé

<sup>1</sup> Estimation de l'ingéré par mesure indirecte de la consommation en oxygène des familles

<sup>2</sup> Efficacité alimentaire estimée à partir de l'ingéré résiduel

<sup>3</sup> Poissons élevés en bassins séparés

<sup>4</sup> Ingéré estimé avec la méthode des rayons-X

### **3.3 La recherche de critères indirects de l'efficacité d'utilisation de l'aliment : le pari de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice**

Si, comme nous l'avons vu, pour les premiers essais de caractérisation de la variabilité génétique de l'efficacité alimentaire, les auteurs ont utilisé un estimateur de l'ingéré individuel (Kingham, 1983), en revanche, à notre connaissance, il n'y a pas eu, à ce jour, de tentative de recherche d'estimateurs de l'efficacité d'utilisation métabolique de l'aliment. Nous avons passé en revue les variations du métabolisme connues pour affecter l'efficacité d'utilisation des aliments chez les vertébrés terrestres (partie 1 de l'introduction). Il s'avère que les sources de variations principales sont les besoins d'entretien et la vitesse de turnover des protéines. Ils sont estimés, de manière globale, par une mesure du métabolisme de base en période de privation d'aliment, que nous nommerons ultérieurement période de jeûne, et par la pente de la droite reliant l'ingéré à la vitesse de dépôt protéique. Nous avons alors recherché des caractères faciles à mesurer qui refléteraient ces capacités et qui soient suffisamment intégrateurs pour broser les variations liées à l'environnement ou au statut physiologique des animaux. Notre hypothèse est que les variations de poids en période de jeûne et les gains de poids réalisés lors d'une période subséquente de réalimentation pourraient être des indicateurs d'écart inter-individuels ou inter-familles de besoins d'entretien et de vitesse d'utilisation métabolique.

Dans leur milieu naturel, les poissons sont confrontés à des fluctuations de la ressource alimentaire. De ce fait, et du fait des faibles besoins en énergie de ces espèces, les poissons sont capables de supporter des périodes relativement longues de restriction alimentaire. Lorsque l'aliment est à nouveau disponible dans le milieu, les poissons sont capables de rattraper le retard de croissance causé par la phase de jeûne, en accélérant leur gain de poids par un phénomène de croissance compensatrice. Notre pari est d'exploiter ces compétences particulières à ces espèces.

Lorsque les apports exogènes ne fournissent plus l'énergie nécessaire au maintien des fonctions vitales, seule l'énergie stockée dans les tissus peut couvrir les besoins énergétiques. La dégradation des tissus, qui permet de mettre à disposition cette énergie, conduit à une perte de poids des individus (Jobling and Davies, 1980; Simpkins et al., 2003). Or, en cas de restriction alimentaire, ce sont les besoins d'entretien qui sont prioritairement couverts. La perte de poids en phase de jeûne devrait donc être proportionnelle aux besoins d'entretien de

l'individu. C'est l'hypothèse qui est faite dans toutes les études classiques d'estimation des besoins d'entretien en énergie (Cho, 1992; Lupatsch et al., 2003). Mesurer la perte de poids en phase de jeûne a été également la stratégie employée pour estimer, à priori, les effets de la sélection sur la croissance de truites fario sur les variations des besoins d'entretien (Sanchez et al., 2001). Les lignées sélectionnées et témoin ont montré des performances de résistance au jeûne comparables. Il a été vérifié ultérieurement que la sélection n'avait affecté ni les besoins d'entretien, ni les besoins de croissance en protéine et en énergie (Mambrini et al., 2004a). Notons aussi que l'efficacité alimentaire de ces deux lignées a toujours été comparable, quelles que soient les conditions expérimentales dans lesquelles elle a été mesurée (Sanchez et al., 2001 ; Mambrini et al., 2004a et b ; Mambrini et al., 2006).

La croissance compensatrice permet aux individus de recouvrer leur trajectoire de croissance et de compenser les pertes de poids subis en phase de jeûne. Elle illustre combien la trajectoire de croissance des poissons est contrôlée ou régulée. C'est un processus physiologique extrêmement important quelque soit le stade de développement, du fait que les poissons ont une croissance continue. Il est d'autant plus important que, chez les poissons, les taux de reproduction et de survie sont dépendants de la taille et de la réserve énergétique des individus (Mcgurk, 1986; Sogard and Olla, 2002; Wootton, 1998). La croissance compensatrice, qui a été largement étudiée chez les poissons, a été observée 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. Les poissons sont donc capables d'évaluer les déviations par rapport à une trajectoire idéale et d'ajuster leur taux de croissance pour la corriger (Broekhuizen et al., 1994). La croissance compensatrice est réalisée par augmentation de l'ingestion (Ali and Jauncey, 2004; Hayward et al., 1997; Jobling et al., 1993; Nikki et al., 2004; Russell and Wootton, 1992; Wang et al., 2000b), qui serait le processus majeur (Ali et al., 2003), et / ou par amélioration de l'efficacité alimentaire (Boujard et al., 2000; Broekhuizen et al., 1994; Jobling, 1994; Maclean and Metcalfe, 2001; Quinton and Blake, 1990; Russell and Wootton, 1992). Notre postulat est que les performances de croissance compensatrice peuvent être indicatrices de l'efficacité métabolique des individus.

Les performances de résistance au jeûne varient avec les conditions environnementales et, en premier lieu avec la température (Cho and Bureau, 1995; Jobling, 1994). Elles varient également avec le passé nutritionnel qu'a eu l'individu (Boujard et al., 2004) et sont évidemment corrélées à son poids au moment où débute la phase de jeûne. Enfin, les

mécanismes de résistance au jeûne ne sont pas des processus continus. Les poissons sont capables d'acclimater leur métabolisme lorsque le jeûne perdure ou lorsque les cycles de période de restriction alimentaire sont répétés. La cinétique des pertes a été étudiée en détail chez le bar (Perez-Jimenez et al., 2007). Pendant les 12 premiers jours de jeûne, le taux des métabolites présents dans le plasma et dans le foie chute ainsi que l'activité hépatique de plusieurs enzymes clefs. Après 12 jours de jeûne, la plupart des métabolites mesurés recouvrent leur niveau plasmatique d'avant jeûne. Il semble bien que le métabolisme puisse s'acclimater et d'ailleurs, la perte de poids tend à ralentir avec la durée du jeûne (Einen et al., 1998). En effet, les études qui ont testé l'effet de cycles répétés de période de jeûne alternées avec des périodes de réalimentation, ont montré que les variations de poids des individus sont plus faibles après un ou deux de ces cycles (Blake et al., 2006; Nikki et al., 2004).

Une des principales de sources variations de la croissance compensatrice est 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 exhibée pendant la croissance compensatrice sera élevé ou plus le temps qu'il faudra à l'animal pour recouvrer son poids sera long (Blake et al., 2006; Farbridge et al., 1992; Qian et al., 2000; Quinton and Blake, 1990; Saether and Jobling, 1999; Wang et al., 2000b; Whitley et al., 1998). Il existe également un seuil au dessous duquel la croissance compensatrice n'est pas induite (Russell and Wootton, 1992). On suppose que le statut physiologique n'a pas été suffisamment altéré pour déclencher les mécanismes de croissance compensatrice (Wu et al., 2003). A l'inverse, lorsque le jeûne est trop sévère, les dégâts occasionnés peuvent être trop importants pour que les individus puissent entamer une croissance compensatrice. L'intensité de la croissance compensatrice est aussi soumise aux variations de la qualité de l'aliment distribué avant la phase de jeûne (Boujard et al., 2000). Enfin, les interactions sociales (Jobling and Koskela, 1996; Maclean and Metcalfe, 2001) peuvent aussi influencer les performances de croissance compensatrice.

Il apparait donc que la résistance au jeûne, comme la croissance compensatrice, sont des caractères sans doute intégrateurs des étapes de vie des individus et des variations de leur environnement, mais aussi très complexes.

# **OBJECTIFS ET STRATEGIE**

L'objectif de ce travail de thèse est de mettre au point un protocole permettant d'estimer de manière précise les paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez les poissons, dans l'objectif de fournir les bases à de futurs programmes de sélection et de tester la validité de la résistance au jeûne et des capacités de croissance compensatrice comme critères indirects.

Il s'agit donc, d'une part, d'obtenir des données fiables pour savoir si l'efficacité d'utilisation de l'aliment est un critère sélectionnable en pisciculture et, d'autre part, de vérifier si les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont des indicateurs pertinents des variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment qui pourront être utilisés lors de futurs programmes de sélection.

Nous avons donc cherché à répondre à 5 questions :

- La variabilité génétique pour la résistance au jeûne et la croissance compensatrice est-elle détectable (chapitre 1) ?
- Est-il possible dans les conditions d'élevage de mettre en évidence de la variabilité génétique pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment (chapitre 2) ?
- Ces variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont-elles génétiquement corrélées aux variations de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (chapitre 3) ?
- Le protocole d'estimation des paramètres génétiques de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et de ses corrélations avec les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, mis au point pour une espèce d'intérêt piscicole, est-il applicable à une autre espèce d'intérêt piscicole (chapitre 4) ?
- Les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont-elles héréditaires et peuvent-elles servir de critères dans un programme de sélection pour améliorer l'efficacité alimentaire (chapitre 5) ?

Notre stratégie a été de : 1) mesurer la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment 2) tester les corrélations entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et la résistance au jeûne et la croissance compensatrice et, 3) valider les critères indirects, d'une part, en appliquant notre protocole à deux espèces d'intérêt aquacole et, d'autre part, en caractérisant les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment et de critères indirects sur les mêmes individus. L'originalité de notre étude réside dans la complémentarité des deux espèces

modèles utilisées conjointement à l'INRA et à l'Ifremer : la truite arc-en-ciel et le bar. La truite arc-en-ciel est un salmonidé domestiqué depuis une centaine d'années. La truite est un poisson d'eau douce, à croissance rapide qui atteint 400 g après approximativement un an d'élevage. Son optimum thermique de croissance se situe entre 10°C et 15°C et son efficacité alimentaire moyenne est de 1,2. Le bar est un sparidé, récemment domestiqué (quelques dizaines d'années). Le bar est un poisson d'eau de mer, à croissance relativement lente, il lui faut deux ans pour atteindre un poids de 400 g. Son optimum de croissance se situe aux alentours de 25°C et son efficacité alimentaire moyenne est de 0,8.

Dans notre étude, nous avons choisi de travailler sur l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ce choix n'était pas trivial, car travailler sur l'ingéré résiduel 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. Chez les poissons, il n'existe que très peu de modèles. Chez les salmonidés, des modèles bioénergétiques permettent de prédire 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 and Bureau, 1998). Cependant, ces modèles bioénergétiques n'ont pas été validés chez d'autres espèces. De plus, les coefficients des équations du modèle doivent être réajustés à chaque condition expérimentale ou pour chaque pisciculture, pour tenir compte des variations liées à l'environnement. Pour ce faire les piscicultures doivent être équipées de structures permettant de qualifier et de quantifier les déchets rejetés par l'élevage, ce qui n'est pas toujours le cas. Nous avons donc finalement choisi d'estimer l'ingéré théorique à partir des modèles simples établis chez les vertébrés terrestres, prenant en compte le poids métabolique et le gain de poids, afin qu'ils puissent être utilisés et adaptés à toute situation d'élevage.

Nous avons procédé en trois étapes, i) une expérience préliminaire pour évaluer l'étendue de la variabilité génétique de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice, ii) la mise au point d'un protocole permettant d'estimer simultanément la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment et ses corrélations avec les critères indirects testés, sur des clones de truite arc-en-ciel, et iii) l'utilisation de nos critères indirects sur un grand nombre de génotypes chez le bar.

Utiliser les clones devait permettre de savoir si notre protocole nous permettait de suffisamment contrôler les variations dues à l'environnement et de s'assurer de l'existence d'une variabilité génétique significative de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Nous avons



évalué les performances de 10 clones hétérozygotes que nous avons considérés comme 10 individus génétiques. Nous avons tout d'abord caractérisé les 10 clones pour leurs performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment, puis nous les avons soumis à 3 semaines de jeûne suivies de 3 semaines de croissance compensatrice pour étudier les corrélations génétiques entre les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects. La durée de trois semaines a été choisie ni trop courte, afin d'observer une réponse à la restriction alimentaire, ni trop longue pour que le jeûne n'endommage pas irréversiblement les processus physiologiques de l'organisme. D'après la littérature, une durée de trois semaines semblait adéquate (Ali et al., 2003). Un deuxième cycle de 3 semaines de jeûnes suivies de 3 semaines de croissance compensatrice a ensuite été appliqué aux poissons pour tester la stabilité de nos critères indirects. Les clones ont été produits simultanément et élevés séparément jusqu'à ce qu'ils puissent être marqués, moment à partir duquel a débuté l'enregistrement des performances. Les clones, une fois marqués, ont été mélangés et nous avons estimé les ingérés individuels au sein des groupes par la technique des rayons-X. Nous avons également mesuré l'évolution des gains de poids de chaque poisson. Ainsi, nous pouvions estimer la variabilité intra et inter-clones des caractères mesurés. Pendant toutes les phases d'alimentation et de réalimentation, les poissons ont été nourris à volonté. Une seconde expérience a été menée simultanément, sur les mêmes clones étant élevés séparément, et restreints (70% du niveau d'alimentation ad libitum) afin de mesurer précisément l'ingéré et les efficacités alimentaires sur des groupes. Ces résultats sont en cours d'exploitation. Par conséquent ils ne seront pas présentés en détails dans ce manuscrit, mais serviront à agrémenter la discussion générale.

Les différentes espèces constituant le groupe des téléostéens ont des caractéristiques extrêmement variées tant en termes zootechnique qu'en termes métabolique. Les résultats trouvés sur une espèce ne sont pas nécessairement applicables à d'autres espèces. Or, nous voulions pouvoir produire un protocole ou des stratégies qui puissent être adaptés aux différentes espèces d'élevage. De plus, en travaillant sur les clones, nous n'avons finalement caractérisé que 10 génotypes. Nous devons pouvoir travailler avec une base génétique plus large.

Ainsi, l'exploitation et la validation des résultats ont-elles été réalisées sur le bar. Nous avons produits 328 familles de plein et de demi-frères. Puisque nous voulions travailler sur une large base génétique et voulions contrôler au mieux les effets de l'environnement, nous avons choisi d'élever l'ensemble des familles dans un même bassin. Nous avons travaillé sur 2000

individus dont 1300 ont été ensuite génotypés. Nous ne pouvions alors pas mesurer l'efficacité d'utilisation de l'aliment de chacune de ces familles. Nous nous sommes basés sur les résultats que nous avons obtenus sur les clones, et en particulier sur la corrélation significative entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et nos critères indirects, pour mettre au point notre stratégie. Nous avons d'abord caractérisé les individus pour leurs performances de résistance jeûne et de croissance compensatrice en soumettant les poissons à la même séquence de 3 semaines de jeûne, suivie de 3 semaines de réalimentation, que lors de l'expérience précédente. Nous avons ensuite constitué des groupes divergents pour ces critères indirects puis caractérisé précisément l'efficacité d'utilisation de l'aliment de ces groupes divergents. Travailler sur une large base génétique nous a permis d'estimer avec une meilleure précision les paramètres génétiques des critères indirects. Nous avons mené simultanément une expérience visant à mesurer l'ingéré individuel des bars au sein des groupes divergents, qui devait conduire à l'analyse des variations individuelles de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Compte tenu de difficultés méthodologiques, nous ne pouvons présenter ces résultats en détail, néanmoins les enseignements tirés de cette expérience sont détaillés dans la discussion.

## **RESULTATS**

**Chapitre 1 : Le déterminisme de la  
résistance au jeûne et de la croissance  
compensatrice**

Ce chapitre fait l'objet d'une publication en cours de préparation : Determinism of adaptation to food shortage: new insights using rainbow isogenic lines, L. Grima, M. Mambrini, S. Le Guillou, B. Chatain, E. Quillet

Dès la mise en place du protocole de ce travail, l'équipe de recherche avait conscience qu'il nécessiterait la mise en œuvre d'importants moyens humains et matériels afin d'obtenir des résultats probants. Avant même de débiter un tel protocole, il a été nécessaire de tester la pertinence des critères indirects choisis, c'est-à-dire de s'assurer qu'ils présentaient une variabilité génétique significative et qu'ils étaient stables dans le temps. De plus, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice étant supposées refléter les performances métaboliques, il était probable que ces critères soient dépendants du poids des individus.

La résistance au jeûne et la croissance compensatrice sont des caractères complexes largement soumis aux variations environnementales (Ali et al., 2003). Etudier leur déterminisme génétique nécessite de pouvoir dissocier les variations qui sont d'origine génétique de celles qui sont d'origine environnementale. De plus, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice se caractérisent par des variations du poids (perte ou gain) et se calculent avec les mêmes critères que ceux utilisés pour la croissance (SGR, DGC, TGC). La résistance au jeûne et particulièrement la croissance compensatrice sont donc supposées être corrélées à la croissance. Ainsi, pour étudier le déterminisme génétique des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, faut-il pouvoir s'affranchir des variations liées au poids initial des poissons et à leurs capacités propres de croissance.

Deux expériences ont été conduites simultanément en utilisant le potentiel d'investigation offert par les clones de truite arc-en-ciel. Dans le cadre de ces deux études, 6 clones hétérozygotes ont été élevés en mélange dans deux bassins séparés. Après une phase de croissance classique, les poissons ont été soumis à trois semaines de jeûne, suivies de trois semaines de croissance compensatrice. Un deuxième cycle de trois semaines de jeûne suivies de trois semaines de réalimentation, a ensuite été appliqué aux poissons pour tester la stabilité des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice au cours du temps.

Le protocole de la première expérience a été imaginé pour maximiser les chances de détecter de la variabilité génétique. L'objectif était d'exacerber les différences inter clones, en minimisant les variations de poids intra clone. Tous les individus d'un même clone ont été sélectionnés afin d'avoir des poids comparables. Le deuxième protocole a été conçu pour

estimer les corrélations entre le poids, la résistance au jeûne et la croissance compensatrice. Les individus d'un même clone ont été sélectionnés pour que, dans leur ensemble, ils présentent toute la gamme de variation du poids du clone.

Pour étudier précisément le déterminisme des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, il est très important d'utiliser des modèles statistiques qui tiennent compte des différences de poids des individus. En effet, par le processus de croissance compensatrice, il semblerait que les poissons ne recherchent pas prioritairement à conserver une simple croissance structurale (taille, poids) mais plutôt à atteindre un ratio énergie / structure, leur permettant de maintenir une quantité de réserve énergétique suffisante pour un bon développement (Broekhuizen et al., 1994). En période de jeûne, les individus utilisent leur réserve énergétique stockée dans les tissus, la dégradation qui s'en suit aboutit à un changement du statut physiologique par rapport aux poissons qui n'auraient pas jeûné. C'est ce statut physiologique particulier associé à l'état de jeûne, qui enclencherait, lorsque le poisson est réalimenté, le phénomène de croissance compensatrice (Ali et al., 2003). Cette hypothèse a été confortée par plusieurs études expérimentales. Une étude réalisée sur la truite fario a montré qu'après une période de jeûne, les poissons tendent à récupérer leur trajectoire de croissance, non pas en terme de poids, mais en terme de poids corrigé par la longueur (Alvarez and Nicieza, 2005). Les auteurs suggèrent que la croissance compensatrice a pour effet de restaurer les conditions d'énergie d'avant jeûne plutôt que d'assurer une constante de poids pour un âge donné.

## **Determinism of adaptation to food shortage: new insights using rainbow isogenic lines**

L. Grima<sup>a,b\*</sup>, M. Mambini<sup>a</sup>, S. Le Guillou<sup>a</sup>, B. Chatain<sup>b</sup>, E. Quillet<sup>a</sup>

<sup>a</sup>INRA, UR 544 Génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France

<sup>b</sup>Ifremer, Station d'aquaculture expérimentale, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-flots, France

**Short title:** Determinism of adaptation to food shortage

\* Corresponding author. Tel.: 0033-01 34 65 29 77; fax: 0033-01 34 65 23 90.

E-mail address: [laure.grima@jouy.inra.fr](mailto:laure.grima@jouy.inra.fr)

## **Abstract**

Animal's capacity to resist food deprivation, (RFD), et compensate for growth retardation afterwards (CG), is determining factor for ecological success. In fish, little is known about the evolutionary processes of these two traits. Using 6 rainbow trout isogenic lines, we studied both the impact of the genotype et of the physiological state on inter-individual RFD et CG variations. Line had significant effects on RFD et on CG variation ( $p < 0.05$ ). Within any given line, initial body weight (a surrogate of physiological state) significantly influenced RFD et CG variation ( $p < 0.05$ ), providing, in fish, the first evidence of RFD et CG plastic response to environmental heterogeneity. Genotype et physiological state were thus shown to be components of the RFD et CG variations. We conclude that there is at least two level of phenotypic adaptation to food shortage *i*) genetic adaptation via selection pressure *ii*) plastic adaptation, each genotype being able to display different phenotypes in response to physiological state variations, the intensity of plasticity being dependent on the genotype ( $p < 0.05$ ).

**Keywords:** food shortage adaptation, genetic variations, plasticity, genotype-environment interaction, rainbow trout



## Introduction

During their development, animals are often faced with transient periods of food shortage, which may lead to growth retardation. Since body size has a profound influence on key fitness attributes in species (Roff, 2002), any compensatory mechanism to such loss of weight would be advantageous. Among strategies to cope with food shortage, resistance to food deprivation (RFD) (*i.e.* the capacity to limit weight loss during periods of food shortage), et compensatory growth (CG) (*i.e.* body weight gain acceleration when there is an improvement in environmental conditions) are well-documented strategies, that have been reviewed in (Ali et al., 2003; Metcalfe and Monaghan, 2001). In fish, RFD et CG are expected to be all the more determinant for ecological success that they have undetermined growth et that body size can exert strong influence on juvenile survival. Indeed, RFD et CG have been recurrently observed in wide range of fish taxa, as well in experimental studies as in wild studies. However, although CG et RFD has received much attention, our insights in their evolution are limited, because fish are difficult to study in the wild. Moreover RFD et CG are quantitative traits highly sensitive to environmental variations (Ali et al., 2003), these traits being dependent on the feeding level before food deprivation (Farbridge et al., 1992; Jobling et al., 1993; Jobling and Koskela, 1996), diet quality prior to food deprivation (Boujard et al., 2000), et social interactions for CG (Maclean and Metcalfe, 2001).

The study of the genetic basis of RFD et CG should be the first step for understanding their potential for evolutionary change. The motivation behind estimating the genetic basis of quantitative trait is ultimately to be able to predict whether natural or sexual selection on traits will generate a permanent phenotypic change, since a trait must be heritable to evolve (Kruuk, 2004). Because RFD et CG are highly variable traits, study of genetic basis completed with careful analysis of the potential impact of environmental heterogeneity would provide a much more accurate understanding of the evolutionary dynamics of phenotypic trait evolving in wild population. The objective of the present report was therefore to combine the study the genetic basis of RFD et CG, to the study the environmental impact on RFD et CG variations, as well as the interaction between these two factors of variations. The environmental factor that we chose to study was the physiological state of the individual, *i.e.* the amount of energy reserve before the food shortage periods, because it was proved to be correlated with survivorship to winter food depression (Schultz et al., 1998).

To reach our goals, we bred rainbow trout (*Onchorynchuss mykiss*) isogenic lines, an original type of biological material (Komen and Thorgaard, 2007; Quillet and Gaignon,

1990). Isogenic lines allow several measurements to be performed on a single genotype in a given environment, et for measurements on a single genotype to be performed in different environments. This specific characteristic is useful for revealing traits plasticity et genotype x environment interactions.

## **Materials et Methods**

### **Animals**

We produced six heterozygous isogenic lines of rainbow trout (*O. mykiss*) by mating three dams et five sires, previously bred on the (Gournay-sur-Aronde) INRA experimental fish farm (Quillet et al., 2007a) et known to be perfectly homozygous throughout their genomes. The dam lines were chosen so as not to be related to the sire lines. Each line of offspring was then bred from an artificial cross between a single dam et a single sire. All matings were performed the same day. We checked the homozygosity status of each breeder using 4 et 9 microsatellite markers for the dams et sires, respectively. Our 6 isogenic lines were reared separately until the beginning of the experiment.

### **Experimental design**

We did a preliminary experiment over 4 months to evaluate the growth potential of the lines. We reared each line separately in duplicate, feeding them ad-libitum with a commercial diet (Skretting 48 % protein, 24 % lipid, according to the manufacturer) using automatic feeders (12 hours.day<sup>-1</sup>). Every month, we recorded the weight et length of 100 fish per line. The main experiment started when the fish reached a mean body weight of 54 g. At this date fish length varied between 10 et 19 cm.

We set up two different experimental designs. The first design aimed to study genetic variability of RFD et CG. As far as possible, we used fish with the same initial body size to avoid the potential confounding effects of anterior growth. We randomly chose 40 fish of each line, all measuring approximately 16 cm, et split them between 2 50-L tanks (20 fish per line per tank, giving a total of 120 fish per tank). One line was particularly small, et it was therefore not possible to find 40 fish measuring 16 cm. In this line the mean length at the start of the experimentation was therefore 15 cm. We called this experimental design “S mode” for similar size.

The second experimental design aimed to test the effect of fish physiological state on RFD et CG variation. The study of physiological state on RFD et CG variations was carried out on the body weight to represent physiological state because body weight is a relevant summary of the fish anterior life history et should therefore be representative of fish physiological state. Moreover, there is generally a positive relationship between fish size et mass specific energy reserve (Schultz and Conover, 1999).

To test the influence of physiological state, represented by body weight, we maintained the heterogeneity of fish size within each line in order to have substantial body weight variation at the start of the experiment. Having first defined length categories corresponding to an interval of 1 cm length, we randomly chose 4 fish from each length category et split these between two tanks per line (24 fish per line per tank, giving a total of 144 fish per tank). At the start of the experiment, the lines presented different mean initial body weights. To reduce competition phenomena, therefore, we separated the three largest lines from the three smaller ones. This gave 4 tanks in total, two with the “large” lines et two with the “small” lines. We called this experimental design “H mode” for heterogeneous size.

Each fish was individually pit-tagged et weighed. Water temperature followed the seasonal variations of the river supplying the farm. As the two experiments were conducted at the same time, the fish experienced the same temperature fluctuation in S et H mode. We recorded mortality throughout the experiment.

### **Recorded traits**

After a 3 week period of basic growth (B), when the fish were fed ad libitum with an automatic feeder, we submitted them to a 4 week period of food deprivation (RFD1) immediately followed by a 4 week period of re-feeding (CG1), during which they were also fed ad libitum. We then applied a second round of 4 weeks of food deprivation (RFD2) et 3 weeks of re-feeding (CG2). The second period of re-feeding was limited to 3 weeks for technical reasons. We recorded individual body weight (g) et length (to the nearest mm) at the beginning et at the end of each period.

We used relative weight gain to express the growth rate G for each experimental period:

$$G = \frac{(W_f - W_i)}{W_i}$$

Where G is the growth rate (relative weight gain),

$W_i$  is the body weight at the beginning of the experimental period,  
et  $W_f$  is the body weight at the end of the experimental period,

Growth rates for the different periods will be noted  $G_B$ ,  $G_{RFD1}$ ,  $G_{CG1}$ ,  $G_{RFD2}$ , et  $G_{CG2}$ .

We studied the impact of food deprivation challenges on fish development et population structure by monitoring the evolution of intra- et inter-line body weight coefficients of variation ( $CV = \text{Standard Deviation} / \text{Mean} \times 100$ ) in the two experiments. To assess intra-line CV, we calculated the mean body weight et standard deviation of body weight of each line within each tank. To assess inter-line CV we calculated the mean body weight of each line within each tank. We then calculated the mean et standard deviation of the lines.

### **Statistical analysis**

We tested the effect of genetic variability on growth rate  $G$  using the S mode experiment, analysing the data with general linear models. We treated lines, tanks et line\*tank as random effects, including  $G_B$  et initial body length as covariates (separately in two different models) to ensure that any differences in  $G$  observed between lines were independent from the genetic determinism of the basic growth or of the initial length. When we tested the interactions between the lines et covariates, these were not significant so we removed them from the models.

We tested the impact of physiological state on RFD et CG using the H mode experiment, analysing initial body weight to represent the physiological state before the two rounds of food deprivation/ re-feeding, et growth rates during RFD et CG. The body weight studied was therefore the one at the start of the experiments,  $G_B$ . For each experimental period et for each line, we calculated intra-line correlations between  $G$  et body weight. To test whether growth rate of the lines responded differently to body weight variations, we performed generalised linear modelling on the H mode data. We included tanks et lines as random effects, et body weight at the start of the experiment as a covariate. We also included the interactions between line et tank, between line et body weight et between body weight et tank in the model. We assessed the effect of the interaction between genotype et physiological state on RFD et CG variations by testing the significance of the interaction between line et body weight ( $P < 0.05$ ).

To estimate the genetic correlations between different experimental periods, we calculated the mean  $G$  per line from the data obtained in both the S et H mode experiments

( $N = 6$ ). With these values, genetic correlation between the two periods of feed deprivation et their corresponding the periods of compensatory growth were assessed, as were genetic correlations between each successive pair of experimental cycles.

We estimated the parameters of the general linear models using the GLM procedure et the correlations using the CORR procedure in SAS. We also verified the assumptions of homoscedasticity of residuals, et independence of the variance from the mean.

## **Results**

The evolution of mean body weights of the lines is shown in Fig. 1. Mortality ranged from zero to one fish per tank with no line or tank effect. Even though the second period of food deprivation had more severe effects than the first one, (the fish lost only 5.3 % of their body weight on average during the first period of food deprivation, but 8.5 % during the second challenge) no difference in mortality was observed between these two periods.

### **Genetic variability: effect of isogenic lines on RFD et CG variations**

For each experimental period, we found a significant line effect on RFD et CG variation (Table 1). The detection of genetic variability eased by our initial selection on fish body length, which enabled us to record RFD et CG variations without the interference of anterior life history effects. The initial selection on fish length resulted in a low CV for initial body weight (Table 2). This CV remained weak throughout the experiment (Table 2), offering us a strong capacity to detect inter-line variability in all experimental periods. Moreover the increase in inter-line CV after each experimental period highlighted the differentiation of line performances through the food deprivation / re-feeding challenges.

Genetic correlations between the two periods of food deprivation et between the two periods of compensatory growth were strong et very close to being significant (Table 3), meaning that line hierarchy was conserved through the periods of food deprivation et re-feeding, strengthening support for the hypothesis that RFD et CG are genetically determined.

Even though they were not significant, the genetic correlations between the two successive experimental periods were all negative. This showed that the more a fish lost weight during food deprivation, the more weight it tended to regain during re-feeding.

### **Physiological state**

Within each line, the effect of initial body weight on G was almost always significant, except during RF1 for line 2, during CG1 for the line 5 et during RF2 for the line 1 (Table 4). Initial body weight did not have the same influence on RFD et CG variations in the large lines (1, 2, et 6) compared with the ‘small’ lines (3, 4, et 5). Indeed initial body weight had a strong influence on CG capacities in the large lines, while it had only moderate influence on that of the small lines. In contrast, the initial body weight had a strong influence on small line RFD capacities, while it had only moderate influence on large line RFD capacities. Correlation coefficients between RFD et body weight were positive, while correlations between CG et body weight were negative. This means that, the smaller a fish was within a line, the more it lost weight during food deprivation et the more it regained weight during re-feeding. As body weight variation was 5 five times greater during compensatory growth than during food deprivation in the present study (data not shown), we can deduce that final body weight was determined particularly by compensatory growth. In other words we can say that the smaller the fish was, the more it caught up for its growth retardation by regaining more weight during compensatory growth compared with fish which were superior in size before the food deprivation challenge. This in accordance with the diminution of intra-line body weight CV observed in the H mode experiment during both the experimental periods (Table 2). The fact that the inter line body weight did not vary in the H mode experiment, while it increased in the S mode experiment, is not an aberration. Indeed, as we selected for similar body length when setting up the S mode experiment, this cancelled the effect of line differences in growth performance on body weight, which was not the case when in the design of the H mode experiment. Hence, line differentiation in growth performances was progressively re-established in S mode, but this was not the case in H mode since line differentiation was already present.

We found a significant interaction between line et initial body weight from variance analyses of the RFD et CG (*cf* significant slope interactions Table 4). These significant interactions tell us that an initial body weight deviation does not have the same impact on RFD et CG deviation among different lines. Hence physiological state variations do not have the same impact on RFD et CG variations among lines, meaning that the effect of the physiological state on RFD et CG variations is dependant on genotype.

## **Discussion**

Understanding genetic et environmental parameters of growth trajectories is essential for understanding the available potential for evolutionary change in a population. In the present study, we investigated the impact of genotype et physiological state on RFD et CG variations in a population of 6 heterozygous rainbow trout isogenic lines.

Our results revealed significant genetic variability for RFD et CG. The use of heterozygous isogenic lines caused the environmentally-induced variation of these traits to be buffered. Moreover the initial selection on body length enabled us to record RFD et CG variation of the lines without any interference of anterior fish life history on any of the experimental periods. The evidence for substantial genetic-based variability was strengthened by the fact that the ranking of the lines was maintained between the two periods of food deprivation et between the two periods of compensatory growth. In addition, we were able to clearly dissociate the genetic determinism of basic growth from those of RFD et CG. While evidence for genetic determinism of growth patterns had already been established in the literature on fish (Gjedrem, 1998), to our knowledge, the present study provides the first evidence of specific genetic determinism of RFD et CG corrected by the initial growth et initial length. Thus, our results prove the existence of a genetic basis on which natural selection can operate to optimize intrinsic growth adaptation in response to food deprivation challenges. We therefore support previous laboratory et field experiments suggesting that RFD et CG are adaptive traits determinant for the ecological success (Gagliano and McCormick, 2007; Metcalfe and Monaghan, 2001), since we demonstrate that they have the genetic potential for an evolutionary process.

In addition to the genetic variability, we found that inter-individual variations of RFD et CG can also be explained by variations in the physiological state (measured here with body weight to represent energy reserve), confirming the high level of plasticity of these traits already mentioned by (Ali et al., 2003). These results were obtained by analyzing the impact of body weight variation on RFD et CG variation in a constant genotype (*i.e.* within an isogenic line), meaning that we studied the response of genetically identical individuals differing only in their physiological state. The intra-line correlations between initial body weight et RFD were positive, et were negative between the initial body weight et CG. This means that, within a line, the more the fish had energy in reserve before the two rounds of food deprivation/ re-feeding, the less they lost body weight during food deprivation periods et the less they gained body weight during re-feeding periods. The positive relationship found between body weight et RFD is in accordance with Shuter *et. al.* study which stipulated that the small individuals use their energy more rapidly than larger individual during period of

energy depletion (Shuter and Post, 2008). This is assumed to be due to size difference in energy utilization rate et energy storage capacity (Schultz et al., 1998). The negative correlation between the body weight et CG might be explained by the trade of between immediate benefice (survival et reproduction) et costs (delayed in structural development, predation risks or reduced tissue maintenance) of CG (Metcalfé and Monaghan, 2001). Indeed, it could be assumed that if an individual present enough energy reserve before the food shortage, at the end of the food shortage it may not have consumed all of its reserves, et therefore proportionally would invest less in CG than individuals that would have lost more energy reserve. The individual would all the more limit is investment in CG that this process is costly.

The opportunity to study the impact of environmental factors in excluding any effects of the genotype is very uncommon in vertebrates. Indeed using isogenic lines, our study provided the evidence of RFD et CG plastic response to the physiological state variations. The plasticity of RFD et CG enables individuals to develop in a range of environments instead of being strictly genetically adapted to only one (Stearns, 1989; Via et al., 1995). Our results showed that phenotypic plasticity was dependent on genotype during food deprivation et re-feeding periods. This genotype dependence of the plasticity may be due to real genotype differences in plasticity et / or genotype differences in initial body weight et / or social interactions within the tanks. We checked that the extent of plasticity exhibited by the lines was not due to initial inter-line differences in body weight, the impact of any social interactions could not be tested however.

To conclude, our results show that genotype is a component of RFD et CG variation, which would allow local adaptation or evolution of growth patterns in response to food deprivation. In addition, we highlighted plastic response of RFD et CG to the physiological state variations. The combination of genotypic variability et individual plasticity permits population adaptation in a wide range of environmental conditions. Although our results need to be confirmed with field experiments, they underline the importance, whether this in field or laboratory experiments, of considering genetic origin et physiological state of individuals when studying RFD et CG.

## **Acknowledgements**



Authors are grateful to Laurent Espinat et Nicolas Collanges for the daily care of the fish et sampling, et Stephane Mauger for verifying the homozygous status of each breeder.

Figure 1. Mean body weight (g) of 6 rainbow trout isogenic lines (1-6) fed ad libitum, then submitted to two periods of food deprivation followed by two periods of re-feeding. Error bars represent the standard error. Fish in S tanks were selected to have the same initial size, fish in H tanks were selected to have heterogeneous initial size.

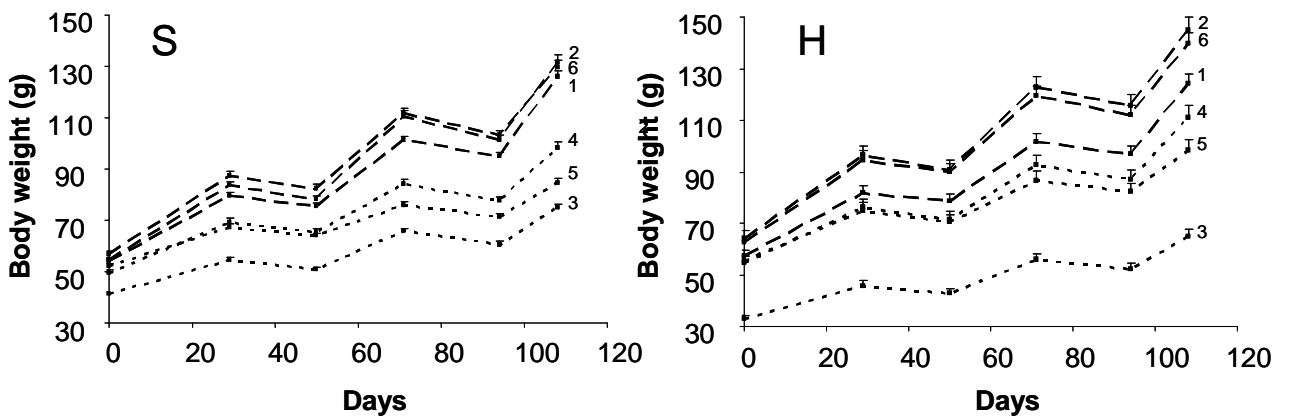


Table 1. Mean of the intra- et inter-line body weight coefficients of variation ( $CV = S.D. / \text{mean} \times 100$ ) of 6 rainbow isogenic lines, at the start et end of each experimental period.  $W_i$  is the body weight at the beginning of the experiment,  $W_B$  is the body weight at the end of the basic growth period,  $W_{RFD1}$  et  $W_{RFD2}$  are the body weights at the end of food deprivation periods,  $W_{CG1}$  et  $W_{CG2}$  are the body weights at the end of the compensatory growth periods. Fish in *S* tanks were selected to have the same initial size, fish in *H* tanks were selected to have heterogeneous initial size.

CV (%)	S		H	
	Intra-lines	Inter-lines	Intra-lines	Inter-lines
$W_i$	10.6	11.1	33.1	17.1
$W_B$	10.6	16.7	29.5	18
$W_{RFD1}$	10.6	16.7	29.9	17.9
$W_{CG1}$	10.3	20.9	28.5	17.7
$W_{RFD2}$	10.1	20.7	27.3	17.6
$W_{CG2}$	11.0	23.2	26.1	17.1

Table 2. Variation of G (body weight gain/ initial body weight) with initial growth or initial length as a covariate. Analyses of covariance were performed on the S mode experiment (where fish were selected to have roughly homogeneous size).  $G_B$  is the growth rate during basic growth,  $G_{RFD1}$  et  $G_{RFD2}$  are the growth rates during food deprivation periods,  $G_{CG1}$  et  $G_{CG2}$  are the growth rates during compensatory growth periods.  $F$  values marked with stars are significant. Degrees of freedom of the  $F$  ratios are in index.

Effect	$G_B$	$G_{RFD1}$	$G_{CG1}$	$G_{RFD2}$	$G_{CG2}$
Basic Growth as covariate					
Line <sub>5, 205</sub>	-	7.63***	45.13***	7.85***	61.03***
Tank <sub>1, 205</sub>	-	0.07	14.32***	6.35*	11.94***
Line*Tank <sub>5, 205</sub>	-	3.92**	6.49***	1.79	0.92
Basic Growth <sub>1, 205</sub>	-	13.00***	5.25*	0.11	0.42
Initial Length as covariate					
Line <sub>5, 205</sub>	90.64***	6.80***	126.20***	10.91***	102.11***
Tank <sub>1, 205</sub>	26.93***	2.79	7.69**	7.79**	18.25***
Line*Tank <sub>5, 205</sub>	3.20**	3.73**	5.74***	1.50	0.51
Initial Length <sub>1, 205</sub>	6.59*	3.96*	6.58*	0.98	20.20***

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

Table 3. Genetic correlations of G between the two periods of feed deprivation, between the two periods of re-feeding, et between pairs of successive experimental periods. RFD1 et RFD2 correspond to the first et the second periods of food deprivation respectively; CG1 et CG2 correspond to the first et the second periods of re-feeding respectively.

	$R^a$	$P$
RFD1 - RFD2	0.788	0.062
CG1 - CG2	0.802	0.055
B - RFD1	-0.299	0.565
RFD1 - CG1	-0.385	0.451
CG1 - RFD2	-0.790	0.062
RFD2 - CG2	-0.498	0.316

<sup>a</sup> $R$  =coefficient of correlation;  $N=6$

Table 4. Intra-line correlation coefficients between initial body weight et G. Correlations marked with stars are significant. The last line represents the slope interaction (SI) due to the relationship between G et initial body weight. RFD1 et RFD2 correspond to the first et second periods of food deprivation respectively; CG1 et CG2 correspond to the first et second periods of re-feeding respectively.

Line	RFD1	CG1	RFD2	CG2
1	0.366**	-0.697***	0.149	-0.685***
2	0.279	-0.712***	0.387**	-0.645***
3	0.618***	-0.342**	0.275*	-0.310*
4	0.782***	-0.326*	0.693***	-0.327*
5	0.362**	-0.222	0.391**	-0.446***
6	0.543***	-0.416**	0.579***	-0.412**
SI	7.44***	6.01***	4.86***	8.36***

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

#### Reference List

1. Ali,M., Nicieza,A., et Wootton,R.J. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish Fish.* **4**: 147-190.
2. Boujard,T., Burel,C., Medale,F., Haylor,G., et Moisan,A. 2000. Effect of past nutritional history et fasting on feed intake et growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquat.Living Resour.* **13**: 129-137.
3. Farbridge,K., Flett,P., et Leatherland,J. 1992. Temporal effects of restricted diet et compensatory increased dietary intake on thyroid function, plasma growth hormone levels et tissue lipid reserves of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* **104**.
4. Gagliano,M. et McCormick,M.I. 2007. Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos* **116**: 111-120.
5. Gjedrem,T. 1998. Developments in fish breeding et genetics. *Acta Agr.Scand.A Anim.Sci.* 19-26.

6. Jobling,M., Jorgensen,E.H., et Siikavuopio,S.I. 1993. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth-response of maturing et immature Arctic charr, *Salvelinus-alpinus*. *J.Fish Biol.* **43**: 409-419.
7. Jobling,M. et Koskela,J. 1996. Interindividual variations in feeding et growth in rainbow trout during restricted feeding et in a subsequent period of compensatory growth. *J.Fish Biol.* **49**: 658-667.
8. Komen,H. et Thorgaard,G.H. 2007. Androgenesis, gynogenesis et the production of clones in fishes: A review. *Aquaculture* **269**: 150-173.
9. Kruuk,L.E. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the "animal model". *Philos.Trans.R.Soc.Lond B Biol.Sci.* **359**: 873-890.
10. Maclean,A. et Metcalfe,N.B. 2001. Social status, access to food, et compensatory growth in juvenile Atlantic salmon. *J.Fish Biol.* **58**: 1331-1346.
11. Metcalfe,N.B. et Monaghan,P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol.Evol.* **16**: 254-260.
12. Quillet,E., Dorson,M., Le Guillou,S., Benmansour,A., et Boudinot,P. 2007. Wide range of susceptibility to rhabdoviruses in homozygous clones of rainbow trout. *Fish Shellfish Immunol.* **22**: 510-519.
13. Quillet,E. et Gaignon,J.L. 1990. Thermal induction of gynogenesis et triploidy in Atlantic salmon (*Salmo-salar*) et their potential interest for aquaculture. *Aquaculture* **89**: 351-364.
14. Roff,D.A. 2002. Life history evolution.
15. Schultz,E.T. et Conover,D.O. 1999. The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia* **119**: 474-483.
16. Schultz,E.T., Conover,D.O., et Ehtisham,A. 1998. The dead of winter: size-dependent variation et genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (*Atherinidae: Menidia menidia*) from different latitudes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1149-1157.

17. Shuter, B.J. et Post, J.R. 2008. Climate, population viability, et the zoogeography of temperate fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**: 314-336.
18. Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity - phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches et reaction norms. *Bioscience* **39**: 436-445.
19. Via, S., Gomulkiewicz, R., Dejong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., et Vantienderen, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity - consensus et controversy. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 212-217.

**Chapitre 2** : La détection de la variabilité  
génétique de l'efficacité d'utilisation de  
l'aliment et l'identification de critères  
indirects corrélés



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

La détection de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment ainsi que l'identification de critères lui étant corrélés ont été réalisées sur 10 clones hétérozygotes de truite arc-en-ciel. Les 10 clones ont été produits en croisant les femelles d'un même clone parfaitement homozygotes à tous ses locus avec 10 mâles de 10 clones distincts, parfaitement homozygotes à tous leurs locus et différents du clone ayant fourni les femelles. Les 10 clones produits ayant tous la même mère génétique, cela nous a permis de supprimer tous les effets maternels potentiels sur les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment ainsi que sur les variations des critères indirects. De plus, nous nous sommes efforcés de choisir des femelles produisant des œufs de poids similaires.

Pour étudier la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment dans des conditions se rapprochant au maximum des conditions d'élevage, le premier verrou à lever a été la mesure de l'ingéré individuel des poissons élevés au sein d'un groupe. Pour ce faire, nous avons opté pour la méthode des rayons-X. Cette méthode a été proposée pour la première fois en 1983 (Talbot and Higgins, 1983). Son principe est le suivant : les poissons sont habitués à être alimentés par un repas par jour. Le jour de la mesure, l'aliment habituel est substitué par un aliment contenant des billes radio-opaques. A l'issue du repas, les poissons sont anesthésiés et radiographiés (figure 11). Le nombre de billes radio-opaques détectées dans l'estomac est proportionnel à la quantité d'aliment ingéré par l'individu au cours du repas. Nous appellerons l'ingéré ainsi mesuré au cours d'un repas l'« ingéré instantané ».

Ce protocole expérimental est assez traumatisant pour les individus car les poissons doivent être parfaitement calmes sur les films radiographiques afin que l'image soit nette et donc exploitable. Cette étape nécessite une dose importante d'anesthésiant. Nous avons d'ailleurs constaté une baisse d'ingéré dans les jours suivant l'expérience. Pour cette raison, les mesures d'ingéré instantané ne peuvent être répétées trop fréquemment. Une seule mesure d'ingéré instantané ne suffit cependant pas à caractériser l'ingéré de l'individu sur la période expérimentale car la variabilité inter-jours d'ingestion chez les poissons est très élevée (Jobling and Koskela, 1996; McCarthy et al., 1992). En effet, la répétabilité de l'ingéré

instantané de truite arc-en-ciel mesurée par la méthode des rayons-X est comprise entre 0.09 et 0.15 (Kause et al., 2006a). Les mesures d'ingéré instantané doivent donc être répétées. L'ingéré total de chaque individu sur la période expérimentale est estimé en moyennant tous les ingérés instantanés mesurés, puis en multipliant cette moyenne par le nombre de jours de la période pendant laquelle les performances sont enregistrées. Nous appellerons cet ingéré, l'ingéré cumulé. La littérature mentionne généralement qu'au moins trois mesures d'ingéré instantané sont nécessaires pour obtenir une estimation précise de l'ingéré cumulé d'un poisson (Jobling M., 2001; Kause et al., 2006a).



**Figure 11.** Radiographie de l'ingéré instantané des poissons. Les marques jaunes présentent dans l'estomac des poissons correspondent aux billes radio-opaques ingérées avec l'aliment.

L'utilisation de la méthode des rayons-X nécessite certains pré-requis (Jobling M., 2001). Tout d'abord, le temps de digestion de l'espèce étudiée doit être connu. L'intervalle de temps entre la fin du repas et la radiographie doit être ajusté en fonction de ce temps de digestion afin que tout l'aliment ingéré soit encore contenu dans l'estomac lors de la radiographie. L'intervalle de temps entre deux mesures d'ingéré instantané doit être suffisamment long pour permettre l'évacuation complète de l'aliment marqué entre les deux mesures et laisser le temps aux poissons de se rétablir pour la radiographie suivante. Dans notre étude les mesures ont été espacées de trois semaines.

Nous avons choisi l'ingéré résiduel comme critère de l'efficacité d'utilisation de l'aliment. L'ingéré des poissons a été estimé en modélisant l'ingéré cumulé par le gain de poids sur la période expérimentale. Cette modélisation a été réalisée à partir de plus de 300 données individuelles.

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

Laure GRIMA<sup>a,c\*</sup>, Edwige QUILLET<sup>a</sup>, Thierry BOUJARD<sup>a</sup>, Christèle Robert-Granié<sup>b</sup>,  
Béatrice CHATAIN<sup>c</sup>, Muriel MAMBRINI<sup>a</sup>

<sup>a</sup>INRA, UR 544 Génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France

<sup>b</sup>INRA, UR 631 Station d'Amélioration Génétique des Animaux, BP 52627, 31320 Castanet-  
Tolosan, France

<sup>c</sup>Ifremer, Station d'aquaculture expérimentale, chemin de Maguelone, 34250 Palavas-les-flots,  
France

\* Corresponding author: [laure.grima@jouy.inra.fr](mailto: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, et 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, et *ii)* to develop predictive criteria for RFI. Two predictive criteria were tested: loss of body weight during feed deprivation et compensatory growth during re-feeding. Ten heterozygous rainbow trout clones were used. Individual intake et 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, et RFI ( $VG/VP = 0.63 \pm 0.11, 0.29 \pm 0.11, 0.29 \pm 0.09$  respectively). The index integrating performances achieved during deprivation et re-feeding periods explained 59 % of RFI variations. These results provide a basis for further studies on the origin of RFI differences, et 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 (Chevassus et al., 2004; Gjedrem, 1998), 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 (Mambrini et al., 2004a; Thodesen et al., 1999), which is probably due to the high correlation between these two traits (Nikki et al., 2004; Silverstein, 2006). On the other hand, the effect of growth selection on feed efficiency is disputed. While Thodesen *et al.* et Kause *et al.* found that rapid growth in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) was related to high feed efficiency (Kause et al., 2006b), Mambrini *et al.* did not detect any improvement of feed efficiency when selecting brown trout (*Salmo trutta*) for growth gain (Mambrini et al., 2004a). 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 et 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 et gain, both of which are highly sensitive to environmental variation (Gunsett, 1986). In cattle, pigs, lambs et chickens, the heritability of RFI lies between 0.2 et

0.4, et the genetic correlation with feed efficiency is moderate to high (-0.23 to -0.66) (Crews, 2005; Hoque et al., 2007b; Snowden and Van Vleck, 2003; Tixier-Boichard et al., 1995). In chickens, selection on RFI has clearly resulted in significant improvement of feed efficiency (Bordas et al., 1992). In fish no selection program on feed efficiency or RFI has yet been put into action, et 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 et 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 et 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, et feed intake was indirectly estimated from oxygen consumption (Kinghorn, 1983). Under such conditions, feed efficiency showed no substantial genetic component (heritability  $3 \pm 10 \%$ ; (Kinghorn, 1983)). However feed intake was measured very imprecisely, which could have masked important effects. Inter-family variations in feed efficiency was, however, detected (Kolstad et al., 2004; Thodesen et al., 2001b) in Atlantic salmon reared in separate family tanks, where feed distribution et waste were accurately measured (Helland et al., 1996). 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 et 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 et the intake predicted from a bioenergetic model (Silverstein et al., 2005). The differences between cross-types indicated a significant genetic component for RFI (Silverstein et al., 2005). 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 (Jobling et al., 1993). 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 (Boujard et al., 2006; Jobling M., 2001; McCarthy et al., 1994). 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 et accurately describe the intake *versus* gain relationship (Kause et al., 2006a). However, even with 5 measurements, estimates of feed efficiency heritability remained low ( $6 \pm 10 \%$ ) (Quinton et al., 2007a).

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 et clone, a biological material, that enabled multiply measurements per genotype, et *ii)* to explore the relative merits of potential indirect criteria for predicting RFI: weight loss during feed deprivation et weight gain during re-feeding.

Isogenic clonal lines have been successfully developed in rainbow trout by chromosome set manipulation using gynogenesis techniques (Diter et al., 1993; Komen and Thorgaard, 2007; Quillet et al., 2007a). Clones are repetition of individual strictly genetically identical, et 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 et 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 et metabolic efficiency, because in land vertebrates several studies demonstrated that these capacities are significantly correlated with RFI genetic variations (Herd et al., 2004). 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 et 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 (Cho and Bureau, 1995; Lupatsch et al., 2003). Compensatory growth was chosen as it has been shown to be associated with variations in RFI (Mambrini et al., 2004b). 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 et between clone correlations of RFI with body weight loss et gain during successive periods of feed deprivation et re-feeding.

## **2. MATERIALS AND METHODS**

## 2.1. Experimental animal production et management

Ten heterozygous clones of rainbow trout (*Onchorynchus mykiss*) were obtained by mating females et males from different homozygous clonal lines, developed at the Gournay-sur-Aronde INRA fish farm (Quillet et al., 2007a). 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, et 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 et 9 microsatellite markers for the dams et 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. $\text{day}^{-1}$ ) 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 et equally picked from the two tanks et 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 et 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, et the residual feed intake (RFI) estimated from the relationship between BWG et 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 ( $G_{fd}$ ), et body weight after 3 weeks of re-feeding ( $G_{rf}$ ) were recorded (over two cycles for feed deprivation et 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 (McCarthy et al., 1993), et fulfilling the prerequisites described in (Jobling M., 2001). This implied that *i*) the length of time between the start of feeding et 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, et 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 et 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  $\mu\text{m}$ , 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<sup>-1</sup>), individually identified using a PIT-Tag reader (PRD-60, Réseumatique, Conches, France or [www.reseumatique .fr](http://www.reseumatique.fr)), weighed to the nearest 0.1 g et 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 et their ballotini content ( $N = 19$ ;  $R^2 = 0.99$ ).

The following variables were calculated:

- $CI(g) = \text{mean one-day meal intake} \times 43 \text{ days}$

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

- $BWG(g) = \text{final body weight} - \text{initial body weight}$

Where the final body weight (BW) is the BW at 298 dpf et 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 et RFI was calculated for a given fish as the difference between the measured et predicted feed intake. On the contrary of what is commonly performed in 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) et 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 et the compensatory growth.

Fish were individually weighed at the beginning et at the end of each period of feed deprivation or re-feeding et 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 (Cho, 1992).

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

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

## 2.3. Statistical analyses

### 2.3.1. Data set

ANOVA et ANCOVA, multiple linear regression, et correlations were performed using the GLM, REG et 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 et clone genetic values were estimated using Asreml (Gilmour et al., 2002).

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 (Kause et al., 2006a), where the repeatability,  $r = 1 - V_{Es}/(V_{Es} + V_{Eg})$ ,  $V_{Es}$  being the within-individual variance arising from repeated measurements et  $V_{Eg}$  the between individual variance, the standard error was calculated as described by Becker (Becker, 1967).

### 2.3.3 Between clone variation

The clone effect was tested on all recorded traits (BW, CI, RFI, et 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,  $\mu$  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 et tank effect, et  $e_{ijk}$  the residual. Clone genetic values of BW, CI, RFI et  $G$ , were obtained as solutions from the best linear unbiased prediction analysis using the Asreml software. When using Asreml, BW, CI et 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 et phenotypic components of CI, RFI et indirect criteria were assessed with Asreml, using a model including clone as random effect et tank as fixed effect. For each trait, the genetic component of CI, RFI et indirect criteria

variability was calculated by dividing the genetic variance by the phenotypic variance ( $VG/VP$ ). The genetic component obtained included both additive et 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 et 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 et in combination (*i.e.* composite criteria).  $G_{fd1}$  et  $G_{fd2}$  genetic values were combined as were the genetic values of  $G_{rf1}$  et  $G_{rf2}$  to test whether for loss of weigh during feed deprivation et for compensatory growth, the use of the both periods improved the prediction of RFI. In addition,  $G_{fd1}$  et  $G_{rf1}$  genetic values were combined, as were the genetic values of  $G_{fd2}$  et  $G_{rf2}$ , 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.*  $G_{fd1} + G_{rf1}$ ,  $G_{fd2} + G_{rf2}$ ,  $G_{fd1} + G_{fd2}$ ,  $G_{rf1} + G_{rf2}$ , et  $G_{fd1} + G_{rf1} + G_{fd2} + G_{rf2}$ ), 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 et weighted indirect criteria were then calculated. Genetic et 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 et the two periods of re-feeding.

### 3. RESULTS

In the 5 survival tanks, at the end of the experiment, survival ranged between 98 et 100 % depending on tank with no clone effect. Clones exhibited different growth ability during the

first experimental phase et 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  $0.13 \pm 0.06$ , 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 et the second records.

### **3.1. Between clone variability for residual feed intake**

Significant clone et tank effects were found for BW et 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 et between tanks were also found for the CI, et 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 et 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 et 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 et 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 et 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 et re-feeding without any major problem. During feed deprivation, fish weight loss was 4.38 % et 5.44 % on average during the first et second challenges respectively (clone means of  $G$  were  $-0.050$  et  $-0.065$  during the first et 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 et 0.292 during the first et second re-feeding periods respectively). A strong correlation was found between the genetic values  $G_{fd1}$  et  $G_{fd2}$ , measured in the first et the

second periods of feed deprivation ( $R = 0.93$ ;  $p < 0.001$ ), et between  $G_{r_{f1}}$  et  $G_{r_{f2}}$  ( $R = 0.95$ ;  $p < 0.001$ ).

The genetic component of variation for loss of weight during feed deprivation et compensatory growth were significantly different from 0 (between 0.32 et 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 et second period, the integration et weighting of  $G_{fd}$  et  $G_{rf}$  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 et/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 et feed intake (Fig. 2), which is in line with the negative phenotypic correlation generally found between feed efficiency et feed intake (Silverstein, 2006). 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 (Lupatsch et al., 2003)). Moreover in the present study, there was no correlation between RFI et 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, et was significantly different from 0. This result is not surprising since

genetic variability for feed efficiency is commonly observed in terrestrial endothermic vertebrates (Pitchford, 2004). 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 (Henryon et al., 2002; Kause et al., 2006b; Kolstad et al., 2004; Quinton et al., 2007a; Silverstein et al., 2005; Thodesen et al., 2001a). Among these only one gives precise differences in RFI among families et individuals (Silverstein et al., 2005). In this study, inter-individual RFI variations were measured on 40 fish held individually; fish body weight varied between 100 et 200g et the RFI ranged between -0.77 to 0.76 g. day<sup>-1</sup>. 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*) et 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 (Quinton et al., 2007a). The level of phenotypic variation explained by the genetic variations in this study was low ( $0.06 \pm 0.10$ ) 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 et 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 et 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 et 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 et 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 et 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 et weight gain during re-feeding

reflect variations in maintenance requirements et metabolic efficiency could therefore not be verified. Nevertheless we confirmed that, when combining feed deprivation et 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 (Quinton et al., 2007b).

The significant genetic correlation between the two periods of feed deprivation et the two periods of re-feeding showed that fish responses to feed deprivation et 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 et re-feeding (Ali and Wootton, 2001; Blake et al., 2006; Wu et al., 2003), with a modulation of their physiological responses. Finally, we proved that the extent of phenotypic variation of loss of weight during feed deprivation et 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 et re-feeding. This is the first time that a correlation between RFI et easily recordable traits has been reported. These traits provide ways of studying the origin of RFI differences et 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 et Nicolas Collanges for the daily care of the fish et sampling, Marc Vandeputte for the great full help in data analyses, Sandrine Le Guillou for selection et management of the clone breeders, Amandine Launay for verifying the homozygous status of each breeder, et Marie Aurenche for her help during the planning of the experimental protocol.



**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 <sup>255-277</sup>	0.079	0.125
FI <sup>277-298</sup>	0.184	<0.001
FI <sup>255-298</sup>	0.257	<0.001

$P_{value}$  = probability that correlation differs from zero

N = 365

**Table II.** Mean et values of  $F$  test for clone, tank et 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), et residual feed intake (RFI). Exponents indicate the fish age when traits were recorded.

	BW <sup>255</sup>	BW <sup>277</sup>	BW <sup>298</sup>	FI <sup>255</sup>	FI <sup>277</sup>	FI <sup>298</sup>	BWG <sup>a</sup>	CI <sup>a</sup>	RFI <sup>a</sup>
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*

<sup>a</sup> 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, et  $VP$  the phenotypic variance, given with the respective standard errors ( $\pm$  S.E.) in: the body weight the start of the experiment ( $BW^{255}$ ), the cumulative intake (CI), the residual feed intake (RFI), et 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).

	$VG/VP$	$\pm$ S.E. <sup>a</sup>
$BW^{255}$	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

<sup>a</sup> N = 365

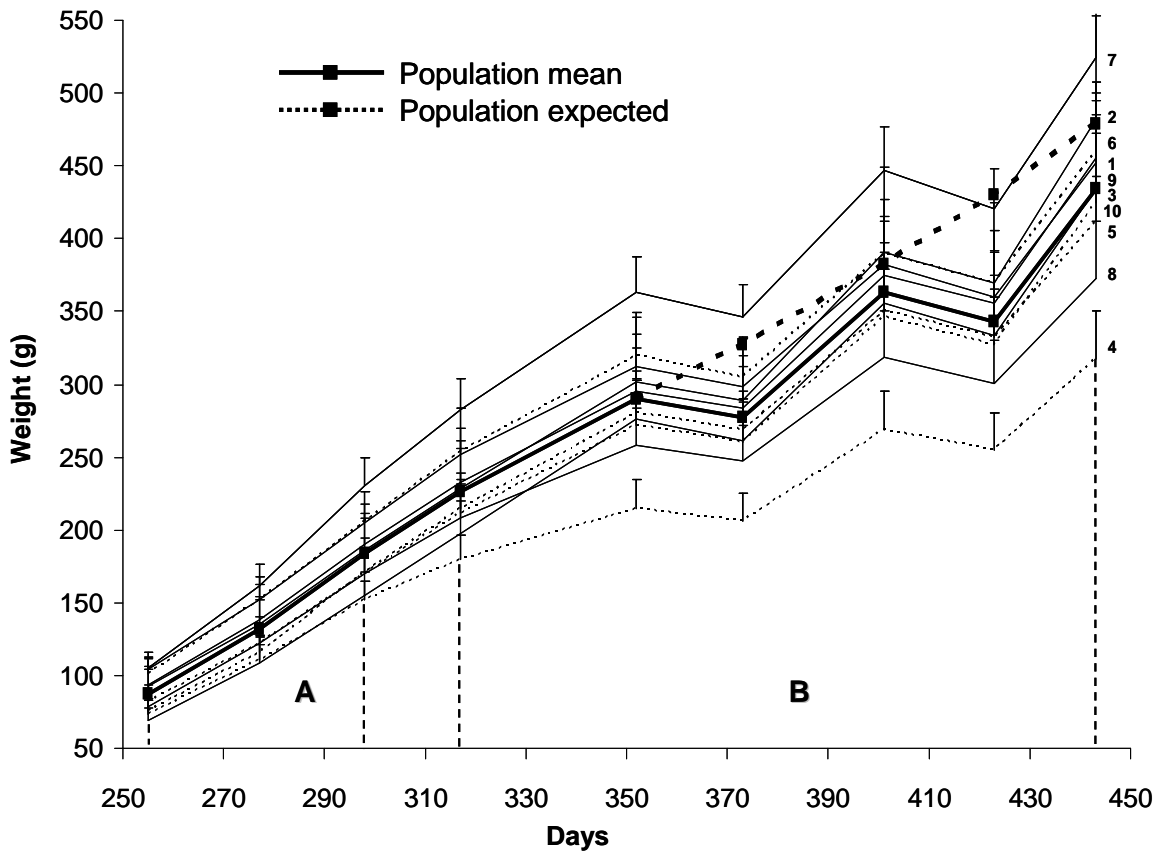
**Table IV.** Coefficient of determination ( $R^2$ ) of 10 rainbow trout clones between genetic values of indirect criteria et residual feed intake. The  $G$  (the different periods are indicated by the indexes;  $fd1$ ,  $rf1$ ,  $fd2$ ,  $rf2$ : first feed deprivation, first re-feeding, second feed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

Indirect Criteria	$R^{2^f}$	$P_{\text{value}}$
$G_g$	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
$G_{fd1} - 0.85 \cdot G_{fd2}^c$	0.20	0.19
$G_{rf1} + 5.68 \cdot G_{rf2}^d$	0.22	0.17
$G_{fd1} + 0.36 \cdot G_{rf1}^a$	0.53	0.02
$G_{fd2} + 0.29 \cdot G_{rf2}^b$	0.44	0.04
$G_{fd1} + 0.07 \cdot G_{rf1} - 0.44 \cdot G_{fd2} + 0.10 \cdot G_{rf2}^e$	0.59	< 0.01

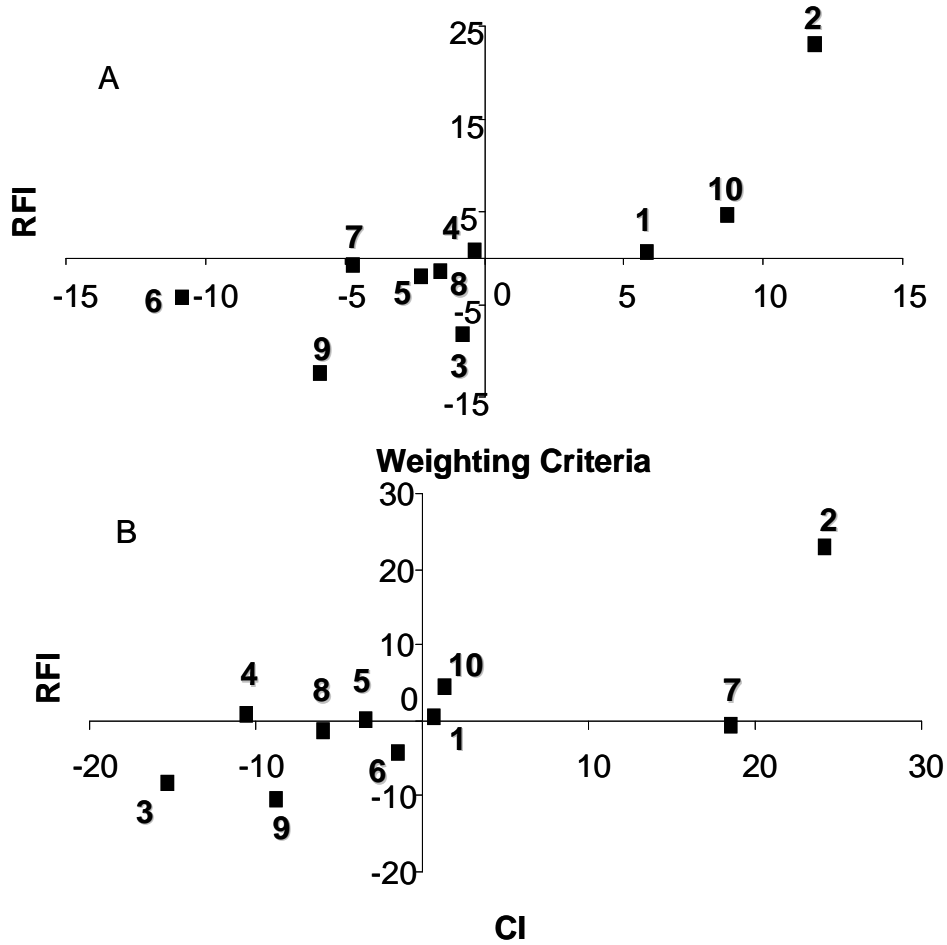
$P_{\text{value}}$  = probability that correlation differs from zero

<sup>f</sup> N = 10

**Figure 1.** Mean body weight (g,  $\pm$  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) et 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.



## **Chapitre 3: La validation des critères indirects chez le bar**

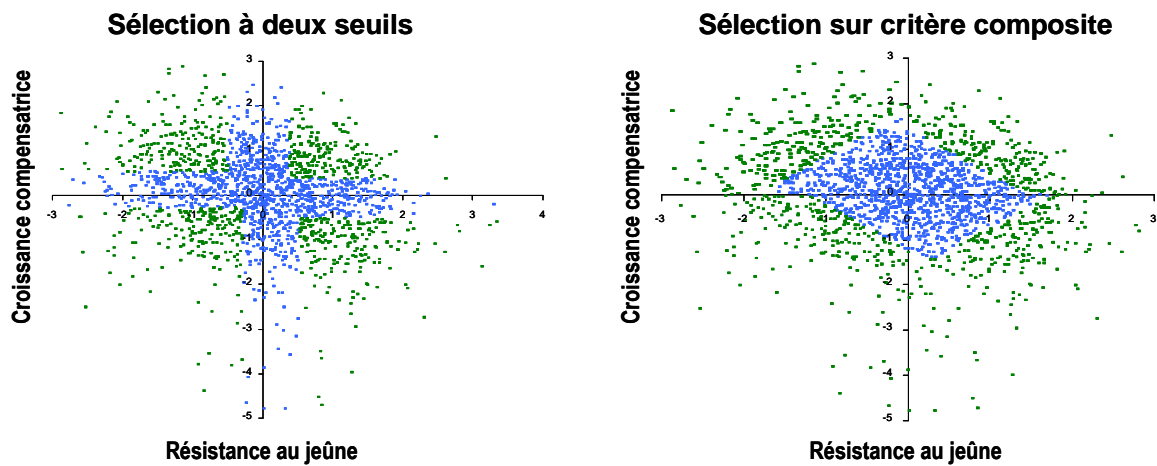
Ce chapitre a fait l'objet d'une publication soumise à la revue *Journal of Animal Sciences : Research for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*) Part I: Validity of criteria based on body weight variations after feed deprivation et re-feeding periods*, L. Grima, M. Vandeputte, F. Ruelle, A. Vergnet, M. Mambrini, B. Chatain,

Dans les deux chapitres précédents, l'utilisation des clones a permis, d'une part, de détecter de la variabilité génétique pour l'ingéré résiduel et, d'autre part, de mettre en évidence des corrélations génétiques significatives entre l'ingéré résiduel et un critère intégrant, à la fois, les performances de jeûne et de croissance compensatrice. Ce critère composite explique près de 60 % des variations de l'ingéré résiduel. Pour valider notre critère indirect, nous avons souhaité vérifier si notre protocole était applicable à une autre espèce que la truite arc-en-ciel. De plus, nous avons choisi de travailler sur une large base génétique afin d'obtenir des estimations précises des paramètres génétiques de nos critères indirects. Cette étude a été réalisée chez le bar.

Nous avons produit le même jour 328 familles de bar par un croisement factoriel entre 8 femelles et 41 mâles. Pour étudier les relations entre les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice avec l'ingéré résiduel, nous avons, tout d'abord, caractérisé 2000 individus issus de ce croisement pour leurs performances sur les critères indirects. Pour cela, les poissons ont été soumis 2 cycles de  $2 \times 3$  semaines de jeûne, alternés par  $2 \times 3$  semaines de réalimentation, selon le même protocole expérimental que celui utilisé pour la truite arc-en-ciel. Nous avons ensuite constitué quatre groupes divergents pour les critères indirects (200 individus par groupe). Enfin, nous avons mesuré précisément l'ingéré résiduel de ces quatre groupes divergents afin d'étudier leurs variations entre ces groupes divergents.

La constitution des groupes divergents n'a pas été évidente. Tout d'abord, il a fallu choisir le critère discriminant les individus. Pour valider nos critères indirects étudiés chez la truite arc-en-ciel, nous avons utilisé à la fois les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. De plus, les articles parus à ce sujet mentionnent que les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment sont corrélées au poids et à la croissance des individus (Cho, 1992; Kause et al., 2006b). Nous avons donc corrigé les valeurs de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par le poids et la croissance des individus pour n'étudier que l'effet des variations des critères indirects sur les variations d'ingéré résiduel. Les variations de poids pendant les phases de jeûne étant plus faibles que les variations de poids pendant les

phases de réalimentation, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ont été centrées réduites pour donner la même importance aux deux caractères lors de la constitution des groupes. Enfin, une fois les valeurs des critères ainsi définies, il a fallu choisir la méthode la plus appropriée afin de combiner les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Il était possible soit i) de faire une sélection à deux seuils, c'est-à-dire déterminer pour chaque groupe divergent un seuil, servant à la fois pour la résistance au jeûne et pour la croissance compensatrice, au-delà duquel les poissons sont sélectionnés pour faire partie du groupe, soit ii) de faire une sélection sur un critère composite, c'est-à-dire de combiner les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice dans un même seuil. La représentation graphique de ces deux méthodes de sélection est illustrée sur la figure 12. Pour chaque méthode de sélection, les seuils ont été déterminés pour que les groupes divergents comprennent 200 individus. Nous avons ensuite calculé que la sélection sur critère composite par rapport à la sélection à deux seuils, multipliait par 30 les écarts entre la moyenne des performances de résistance au jeûne des groupes sélectionnées pour être résistants au jeûne et les groupes sélectionnés pour être moins résistants. Ce critère composite permettait, par ailleurs, de multiplier par 200 les écarts entre les moyennes des performances de croissance compensatrice entre les groupes présentant une faible ou une forte croissance compensatrice.



**Figure 12.** Représentation graphique des deux types de sélection possibles pour constituer les 4 groupes divergents pour les critères indirects.



Une fois les 4 groupes divergents constitués, nous les avons séparés en trois réplicats et nous avons mesuré précisément l'efficacité d'utilisation de l'aliment de chacun des bassins en faisant des mesures d'ingéré et de gain de poids de groupe (par bassin). Nous avons choisi de travailler sur l'ingéré résiduel plutôt que sur l'efficacité alimentaire, même si nous n'avons que 12 valeurs ( $3 \times 4$  bassins) pour modéliser l'ingéré car ce critère semblait mieux refléter les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour améliorer notre modélisation de l'ingéré, nous avons ajouté le poids métabolique à l'équation. Nous avons donc fait une régression de gain de poids et du poids métabolique sur l'ingéré. Nous avons ensuite testé les divergences d'ingéré résiduel entre nos groupes de critères indirects.

**Running head:** Indirect criteria for RFI in sea bass

**Research for indirect criteria to improve residual feed intake in sea bass (*Dicentrarchus labrax*)**

**Part I: Validity of criteria based on body weight variations after feed deprivation et re-feeding periods**

L. Grima<sup>\*†</sup>, M. Vandeputte<sup>\*†</sup>, F. Ruelle<sup>\*</sup>, A. Vergnet<sup>\*</sup>, M. Mambrini<sup>†</sup>, B. Chatain<sup>\*</sup>

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

† INRA, UR 544 Génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France

\* Corresponding author: [laure.grima@jouy.inra.fr](mailto:laure.grima@jouy.inra.fr); tel: +33-1 34 65 29 77; fax: +33-1 34 65

23 90

## ABSTRACT

No commercial breeding programs have yet started to improve feed efficiency in fish, mainly because of the difficulty of accurately measuring individual feed intake in fish reared in groups. Recently, a significant correlation was evidenced between genetic variation in residual feed intake (RFI) et body weight variation during successive feed deprivation (FD) et re-feeding (RF) periods in rainbow trout clones. To assess the pertinence of such indirect criteria for future fish breeding programs, we set up a large experiment using sea bass (*Dicentrarchus labrax*), a recently domesticated species with broad genetic diversity. The objectives of the present study were to analyze the correlation of FD et RF with RFI, et to assess the stability of such indirect criteria over time et their correlation with carcass quality. Fish originating from 328 different families, bred according to a full factorial design, were raised in the same tank. At age 306 d post fertilization 2000 fish were individually tagged et their body weight recorded over a growth period of 3 wk, followed by two successive periods of 3 wk of feed deprivation et 3 wk of *ad libitum* re-feeding. Fish performance was then classified, FD<sup>-</sup>, FD<sup>+</sup>, RF<sup>-</sup> et RF<sup>+</sup> for fish exhibiting loss (FD) or gain (RF) of weight relatively lower (-) et higher (+) than the population mean. Fish were sorted into four groups: FD<sup>-</sup>/RF<sup>-</sup>, FD<sup>+</sup>/RF<sup>+</sup>, FD<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup>, FD<sup>+</sup>/RF<sup>-</sup>, on which RFI was estimated. Groups were split between triplicate tanks of 50 fish, body weight (BW) gain et feed intake were measured per tank every 3 wk over 6 months. The fish then underwent 3 wk of feed deprivation followed by 3 wk of *ad libitum* re-feeding. At the end of each period, dorsal muscle fat was estimated individually. At the end of the experiment fish were slaughtered to measure carcass yield.

The correlation with RFI variations was high for FD ( $P = 0.04$ ,  $n=12$ ), et close to significance for a criterion merging FD et RF performances ( $P = 0.06$ ,  $n=12$ ). FD but not RF was negatively correlated with muscle fat ( $P < 0.05$ ,  $n=600$ ). In conclusion, FD is a potential indirect criterion that can be used in breeding programs to improve to RFI. This may, however, lead to fatter fish. Using a criterion merging FD et RF would result in slower progress, but maintenance of carcass quality traits. The next step for inferring progress is to assess the heritability of such criteria.

## INTRODUCTION

Improving residual feed intake (RFI) provides real potential for significantly reducing the cost et ecological impact of aquaculture production. Large improvements can be expected with selective breeding in fish, since i) genetic variability is still large, due to the recent domestication of these species, et ii) recent experiments on rainbow trout revealed significant genetic variability for RFI (Quinton et al., 2007a; Silverstein et al., 2005). However no selective breeding program for improving RFI has yet been started in any fish species. This can be explained by the difficulty of accurately measuring feed intake when fish are reared in groups. Predictive criteria for RFI, easily measured on individuals, would be precious tools for designing alternative selection strategies. Improved RFI may be due to lower maintenance requirements, more efficient metabolic rates or both (Herd et al., 2004). Maintenance requirements are usually estimated by loss at zero intake. Fish can sustain long periods of feed deprivation et are able to boost their performance in terms of growth, intake et RFI to recover their BW gain when re-fed (Ali et al., 2003). Our hypothesis is that BW variations during successive feed deprivation (FD) et re-feeding phases (RF) reflect variations in maintenance requirements et metabolic rates, et may therefore represent indirect criteria for RFI. In rainbow trout clones, a criterion merging FD et RF explains 59 % of RFI genetic variations (Grima et al., 2008). In higher vertebrates, better RFI is generally associated with lower fatness (Crews, 2005; Nguyen et al., 2004). The next step is to assess the pertinence of such criteria in populations with larger diversity, in other fish species et to infer their potential secondary effects on carcass quality. The objective of the present study was to assess the correlation of FD et RF with RFI et carcass fatness on a large family set of sea bass with a broad genetic diversity.

## MATERIALS AND METHODS

Our objective was to work on a large et diverse population. We had to take account of a number of constraints specific to aquacultured fish. Fish are reared in groups et, because they are poikilotherms, they are more strongly affected by their environment than other livestock. This implies that i) the most accurate way to measure feed intake today is still to record feed delivered to the tank et feed lost by the tank, ii) feed efficiency of a group has to be measured on a minimum of three replicate tanks, iii) performance of a large number of families can only be measured within the same tank on most experimental farms.

We worked with a population bred with a full factorial mating design using wild breeders (2000 experimental fish, 328 families). We designed a protocol where FD et RF were initially measured on individuals reared in the same tank, before RFI was estimated based on group data. There were two main experimental phases (Figure 1) aiming to: 1) record growth, FD et RF performance of a large number of fish reared in a common environment, class fish performance as  $FD^-$ ,  $FD^+$ ,  $RF^-$  et  $RF^+$  for fish exhibiting loss (FD) et gain (RF) of weight relatively lower (-) et higher (+) than the population mean, then separate the fish into 4 groups  $FD^-/RF^-$ ,  $FD^+/RF^+$ ,  $FD^-/RF^+$  et  $FD^+/RF^-$ , each of which was put into triplicate tanks; 2) measure BW gain et feed intake to estimate RFI of each group et check the stability of FD et RF performance et the quality of the fish in each group.

### ***Fish production***

The initial fish pool belonged to a group of 328 full et half-sib families mated according a full factorial design combining 8 dams et 41 sires (Grima et al., 200X). Immediately after fertilization, eggs from all families were placed into a single 0.5 m<sup>3</sup> incubator. Standard rearing conditions were used, with temperature gradually increased from 14° to 20° in the first 68 days, after which fish were transferred into a common 5 m<sup>3</sup> fiberglass tank until the start of the experiment. During the pre-growing phase, salinity varied between 24 et 39 g.L<sup>-1</sup>.

### ***Experimental phase 1: Individual weight loss et weight gain performance, et subsequent group composition***

***Recording performance.*** At d 306 post fertilization, 2000 fish were randomly chosen, et individually tagged with a Passive Integrated Transponder (AEG-Id, Germany). All fish were then placed into a single 5 m<sup>3</sup> tank in a recirculating system, with water temperature maintained at 20°C et salinity at 37g.L<sup>-1</sup>. After an initial period of 4 wk (d 341 to d 370 post fertilization), basic growth (BG) was recorded, fish were then submitted to two successive experimental periods, each consisting of 3 wk of feed deprivation (FD1 d 370 to d 391, et FD2 d 412 to d 433) followed by 3 wk of re-feeding (RF1 d 391 to d 412, et RF2 d 412 to d 454). During basic growth et re-feeding periods fish were fed *ad libitum* on a standard commercial diet (Neogrower, Le Gouessant, France) containing 45 % protein et 17 % lipid with a self feeder, to which the fish had day-long access. At the end of each period fish were anaesthetized (2-phenoxy-ethanol 0.4 mL. L<sup>-1</sup>), individually identified using a PIT-Tag reader

et weighed to the nearest 0.1 g. Before each BW measurement, fish were starved for 24 h; they were re-fed the day after the measurements, except during periods of feed deprivation.

Growth rate in each period was expressed as the Thermal Growth Coefficient (Cho, 1992), which offers a standardized measure of growth that is unaffected by live weight, time interval et water temperature (Bureau et al., 2000).

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

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

**Separation into groups** The fish were sorted according to the TGC values measured during the feed deprivation / re-feeding periods: low or high TGC during feed deprivation ( $FD^-$  et  $FD^+$ , respectively), low or high TGC during re-feeding ( $RF^-$  et  $RF^+$ , respectively). We grouped the fish into four classes:  $FD^-/RF^-$ ,  $FD^+/RF^+$ ,  $FD^-/RF^+$  et  $FD^+/RF^-$ . Growth rates recorded during the second re-feeding period were not taken into account because, for time schedule reasons, group allotment was realized at the end of period RF2 (d 455), for the 1907 fish with valid data. All TGC values were corrected et standardized. Body weight gain et loss reflect variations in both growth performance et metabolic rate. Because we were interested in the later, TGC values were systematically corrected by initial weight ( $BW_{341}$ ) et  $TGC_{BG}$ . 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 weigh gains. In practice, TGC values of the two feed deprivation periods were averaged.  $TGC_{FD}$  et  $TGC_{RF1}$  were each regressed on  $TGC_{BG}$  et  $BW_{341}$ . The residuals of the regressions were standardized et their values ( $FD_{res}$  et  $RF_{res}$ , Table 1) were used to constitute the groups listed above (Figure 2). The four groups each contained 208 fish that is 10.9% of initial experimental population.

### ***Experimental phase 2: Growth et feed intake of the groups, stability of the indirect criteria***

**Fish Management.** At d 455, 150 fish of each group were taken at random et split between three replicate tanks ( $1 \text{ m}^3$ ), with 50 fish per tank. Tanks were filled in with flow-through seawater, temperature varied between 16 °C et 22 °C, et salinity between 30  $\text{g.L}^{-1}$  et

39 g.L<sup>-1</sup>. Fish were hand-fed once daily (7 d per wk) to apparent satiation with the same commercial diet, each meal lasting approximately one hour.

At d 505 after a 4 wk adaptation period, BW et intake were recorded every 3 wk until d 679. Individual BW were measured as previously described. To measure feed intake, feed distributed et feed waste were scrupulously weighed as described in Helland et al. (Helland et al., 1996).

***Stability of weight loss et weight gain performance et relationship with carcass traits.*** From d 679, fish were subjected to a further period consisting of successive feed deprivation (d 679 to d 700) et re-feeding (d 700 to d 721), followed by a final feed deprivation period (d 721 to d 742). At the end of each period, fish were individually weighed as previously described et 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 (Douirin et al., 1998). In short, after a fish had been anaesthetized et weighed, the Fatmeter was applied at four different locations on each side of the spine (anterior, posterior, left et right). At d 742, half of the fish were slaughtered (lethal dose of 2-phenoxy-ethanol, 1.5 mL. L<sup>-1</sup>) et eviscerated. The weight of the dressed carcass was recorded. The perivisceral fat was dissected et weighed to the nearest 0.1g.

***Traits measured.*** BW gain (BWG) et feed intake recorded between d 505 et d 679 were used to estimate RFI. During this period 4 fish obviously did not eat, as they lost a great deal of weight, et were thus removed from the analysis. Tank BW was calculated as the sum of the individual BW of the fish present in the tank et BWG calculated as the difference between the final BW<sub>679</sub> et initial BW<sub>505</sub>. Tank feed intake was calculated as the difference between feed distributed et feed waste during the period d 505 et d 679. For each tank, the mean BW was the weight at the midpoint of the test period (d 596) et was used to calculate the mean metabolic body weight (MMWT), which is the mean BW exponent 0.8, as described by (Lupatsch et al., 2003).

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

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 BWG_i + \beta_2 MMWT_i,$$

RFI was calculated as the difference between Y<sub>i</sub> et FI of the specific tank

The TGC for the subsequent feed deprivation (FD3) et re-feeding (RF3) periods was calculated as previously described.

Fat rate<sub>(679, FD3, RF3)</sub> (% of fresh matter) was calculated as the mean of the four ultrasonic measurements.

The other variables were the perivisceral fat weight (g) et the carcass yield measured at d 742, the latter being calculated as follows:

$$\text{Carcass yield (\%)} = \text{dressed carcass weight (g)} \div \text{BW (g)} \times 100$$

### ***Statistical analyses***

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

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

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

where  $Y_{ij}$  is an individual fish,  $\mu$  is the estimated mean of the population,  $group_i$  is the fixed effect of the group, et  $e_{ijk}$  the residuals.

The effects of the groups were assessed on each variable recorded during the experimental periods that followed. In addition, we merged the data obtained for the FD<sup>-</sup>/RF<sup>-</sup> group with that from FD<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup>, et did the same for FD<sup>+</sup>/RF<sup>-</sup> et FD<sup>+</sup>/RF<sup>+</sup>, to test the difference between all fish with low et high loss during feed deprivation. In the same way, we merged the data obtained for FD<sup>-</sup>/RF<sup>-</sup> with that for FD<sup>+</sup>/RF<sup>-</sup>, et data for FD<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup> with that for FD<sup>+</sup>/RF<sup>+</sup>, to test the contrast between fish with low et high weight gain during re-feeding.

Group effects on BWG, FI et RFI were analyzed using the tank as the experimental unit et the following model:

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

where  $Y_{ij}$  is the tank performance,  $\mu$  is the estimated mean of the population,  $group_i$  is the fixed group effect, et  $e_{ijk}$  the residual.

TGC<sub>FD3</sub> on TGC<sub>RF3</sub> analyses were performed using individual fish as the experimental unit (n = 600) et the following model:

$$- Y_{ijk} = \mu + group_i + tank(group)_j + e_{ijk}$$

Where  $Y_{ij}$  is an individual fish,  $\mu$  is the estimated mean of the population,  $tank(group)_j$  is random tank effect nested within group, et  $e_{ijk}$  the residual.



Analyses on Fat rate ( $_{679, FD3, RF3}$ ), et fish quality data (carcass yield, perivisceral fat) were performed with individual fish as the experimental unit (600 fish for the fat rate in the dorsal muscle, 300 for fish quality data), using the following model:

$$- Y_{ijk} = \mu + group_i + tank(group)_j + aBW + e_{ijk}$$

Where  $Y_{ij}$  is an individual fish,  $\mu$  is the estimated mean of the population,  $_{tank}(group)_j$  is random tank effect nested within group, BW is the individual BW at the date at which the data were recorded (d 679, 700, et 721 for Fat rate ( $_{679, FD3, RF3}$ ), et d 742 for the carcass yield et perivisceral fat) used as a covariate, et  $e_{ijk}$  the residues.

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

The stability of fish response to feed deprivation et re-feeding periods was assessed by the correlations between  $TGC_{FD1\&2}$  et  $TG_{FD3}$  et between  $TGC_{RF1}$  et  $TGC_{RF3}$  (n=600), using the CORR procedure of SAS. The correlations between RFI et BWG, FI, et Fat rate ( $_{679, 700, 721}$ ) were calculated using the tank as the experimental unit (n=12).

## RESULTS

As expected, fish overcame feed deprivation et had higher growth rates during the re-feeding periods than during the basic growth period (Figure 3; Table 1). Mortality was lower than 2 % over the entire experimental period. Fish displayed large inter-individual variability in growth capacities during the successive experimental periods: BG, FD1, RF1, FD2 et RF2 (Figure 3, Table 1). This enabled us to distinguish the 4 groups with significantly different TGC (Table 1).

During the second experimental period, after separation into groups, fish underwent a normal growing period (Figure 4, Table 2). Groups of fish with higher BW gains during re-feeding tended to grow better than those with lower BW gains during re-feeding. There was also a tendency for  $RF^+$  groups to eat more than  $RF^-$  groups (Tables 2 et 3). Conversely,  $FD^-$  et  $FD^+$  groups exhibited the same growth rate et had comparable intakes over the whole experimental period.

The model generated for estimating expected FI was the following:

$$- \text{Expected FI} = 5917.1 + 1.245 \times \text{MMBW} + 0.842 \times \text{BWG}.$$

RFI, calculated from the difference between actual et expected FI (Figure 5), 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 et the lowest for

the FD<sup>-</sup>/RF<sup>-</sup> 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 variations, or FI variations (Table 4). However, the correlation between RFI et FI was close to significance, 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 fat rates (Table 4).

RFI was comparable among RF groups, et fish with higher BW gains during re-feeding had better growth than fish with lower BW gains during re-feeding (Table 3). It appears that the higher BW of RF<sup>+</sup> fish can be explained by higher intakes. In contrast, FD<sup>-</sup> fish exhibited growth comparable to RF<sup>+</sup> fish, but had lower RFI.

Contrary to what was observed during the first experimental phase, no significant differences of TGC<sub>FD3</sub> were detected among the groups (Table 5), mainly because the performances of the FD<sup>+</sup> groups were highly variable. Indeed, the inter-group differences persisted, with fish from FD<sup>-</sup> groups losing less weight during the last period of feed deprivation than fish from FD<sup>+</sup> groups. The performances of fish during the last re-feeding phase were as expected, fish from the RF<sup>+</sup> groups showing higher gains than fish from the RF<sup>-</sup> groups. Indeed, at the individual level, the correlation between performances recorded during the first et last periods of feed deprivation are high (TGC<sub>FD1</sub> et TGC<sub>FD3</sub>,  $r = 0.30$ ;  $P < 0.001$ ; TGC<sub>FD2</sub> et TGC<sub>FD3</sub>;  $r = 0.35$ ;  $P < 0.001$ ). On the other hand, the phenotypic correlations of the weight gains between the first et last re-feeding periods, realized on 600 individuals, are poor (TGC<sub>RF1</sub> et TGC<sub>RF3</sub>;  $r = 0.08$ ;  $P = 0.06$ ). It should, however, be noted that the growth rates during RF3 were quite low compared to RF1 et RF2.

Dorsal muscle fat rate (<sub>679, RF3, FD3</sub>) was comparable among groups (Table 5). However, fish from FD<sup>-</sup> groups did have a greater fat rate than fish from FD<sup>+</sup> groups at d 700 et d 721 (Table 5). No differences in Fat rate (<sub>679, FD3, RF3</sub>) were observed between the RF groups (Table 4). As a general pattern, fish tended to lose muscle fat during the feed deprivation period et regain muscle fat during re-feeding periods (Table 5). The correlation between Fat rate<sub>679</sub> et Fat rate<sub>FD3</sub> was highly significant ( $r = 0.812$ ,  $P < 0.001$ ), as was the correlation between Fat rate<sub>FD3</sub> et Fat rate<sub>RF3</sub> ( $r = 0.853$ ,  $P < 0.001$ ), indicating that this rate was not severely affected by the feed deprivation et re-feeding periods. Finally, there were no differences in carcass yield or in perivisceral fat weight between groups (Table 5).

## DISCUSSION

The aim of the present study was to validate indirect criteria that could be used in future breeding programs to improve feed efficiency in sea bass. In terrestrial livestock animals, residual feed intake is a trait that is now widely used, et easily measured (Arthur et al., 2001a; Gilbert et al., 2007; Nkrumah et al., 2007b; Snowden and Van Vleck, 2003). What is required is an accurate measurement of individual intake, et models describing the relationship between intake et growth. Because fish are reared in groups, individual intakes can not be recorded directly. Also, because most of the fish species reared have only been domesticated recently, reference models are still lacking - although studies are underway (Azevedo et al., 2005; Cho and Bureau, 1998). One additional difficulty is that feed efficiency is subject to more sources of variation in fish than in land vertebrates. Degree of domestication et density, which increases social interaction (Mary and Sakthivel, 2007; Ridha, 2006; Wang et al., 2000a), affect the feed efficiency with which fish transform food into BW gain. Last but not least, the phenotypic et genetic correlations between growth et feed intake are high in fish (Kause et al., 2006b; Silverstein, 2006). This overshadows the potential improvement of the performance due to better feed efficiency, evidenced under some conditions (Henryon et al., 2002; Kause et al., 2006b). Our strategy for the choice of indirect criteria was driven by a number of constraints, criteria must be: i) easy to measure under usual rearing conditions, ii) integrative enough to buffer variations, iii) as far as possible independent from growth rates, so as to reflect feed efficiency *per se*, et iv) applicable to a wide range of fish species due to the current diversification of fish production.

Our hypothesis is that body weight variations during successive phases of feed deprivation (FD) et re-feeding (RF) should make suitable indirect criteria for RFI because they reflect variations in both maintenance requirements et metabolic rates. The first step to examine this hypothesis was to look at the genetic correlation between these criteria et RFI itself. We therefore used rainbow trout clones et found that a criterion integrating body weight loss during feed deprivation (FD) et body weight gain during subsequent re-feeding (RF) periods explained 60% of RFI genetic variations (Grima et al., 2008). Clones are highly appropriate models for separating genetic et environmental variation components, but by their very nature do not offer high genetic diversity in an experimental population. The next step was to verify the pertinence of such indirect criteria in populations of larger diversity. Sea bass populations are extremely diverse, mainly because their production still relies upon breeders caught in the wild. The present study was designed to examine: i) the pertinence of our indirect criteria in populations of large diversity, ii) their use et stability under production et variable rearing conditions, et iii) their correlation with fish quality.

The results of the present study illustrate that sea bass, like rainbow trout, can sustain a long period of food shortage et then boost their growth rate during a subsequent period of re-feeding. Here we showed that sea bass inter-individual variation is high, even if fish are reared in the same environment. The performance, particularly the extent of weight loss during the feed-deprivation phase, is in also stable under different rearing conditions et over time. This suggests that the determinism of such traits is strong. In the present study we additionally revealed that it is linked to variation in flesh fatness. The fish that are able to lose less weight during the feed deprivation period are also those with the highest muscle fat rate: either these fish are less active, or their rate of fat metabolism is slow. This provides further evidence that the indirect criteria studied are linked to variations in metabolic efficiency.

In designing the experiment, our *a priori* was clearly that variations in FD et RF were linked to discrepancies in RFI. Indeed the four groups selected according to FD et RF performance exhibited contrasted RFI. The groups with fish that had lost less weight during the feed deprivation phases were also those with the best RFI. Because these fish had a comparable growth rate to fish from the other group, it appears that FD could be a pertinent indirect criterion. However, it must be remembered that this trait is linked to higher muscle fat. The group hierarchy tended to be:  $FD^-/RF^-$  as the most efficient group (i.e. lower value of RFI), et  $FD^+/RF^+$  as the least efficient group. One additional result is that the capacities of fish to gain weight during the re-feeding period are linked to their growth rate, because gain in the  $RF^-$  groups was significantly lower than that of the  $RF^+$  groups. Indeed RF performances were neither correlated with variations in RFI, nor with variations in muscle fatness. We estimated that for a BWG of 1 Kg, the average population would consume 1520 g but  $FD^-$  fish would eat 30 g less (1.97% feed saving), et  $FD^-/RF^-$  48 g less (3.16 % food saving).

When comparing the results of the present study with those obtained by Grima et al. (2008), it appears that RFI is not related to the same performances in sea bass as in rainbow trout. Although in sea bass the loss of weight during feed deprivation is the best predictive criterion, in rainbow trout it is the gain of weight during re-feeding which best correlates with RFI variation. We have shown in the present study that FD, et to a slighter extent RF, are stable over time et rearing conditions. This apparent discrepancy can probably be explained by inter-species differences in metabolic rate. Metabolic rates have been much more extensively studied in rainbow trout than in sea bass, but the variations among fish species in terms of protein metabolism et lipid metabolism have been well documented (Guillaume et al., 1999). Lipid metabolism is particularly diverse, because fat is stocked in different tissues according

to the fish species: muscle, intra-perivisceral fat et liver. Indeed, fat stocking in sea bass compared with rainbow trout is higher in the liver et lesser in the muscle et intra-perivisceral compartment (Corraze and Kaushik, 1999; Sheridan, 1988). In land vertebrates, the relationship between metabolism et RFI variations has been widely studied. Variations in maintenance requirement (Archer et al., 1999; Bulle et al., 2007; Herd and Bishop, 2000), 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., 2001a; Rauw et al., 2006), feed intake is generally positively correlated with RFI. This was not the case in the present study. The positive relationship between FI et RFI is assumed to be due to the higher loss of energy with the heat increment of feeding (Herd et al., 2004). This assumption is in line with the positive correlation between FI et RFI found in the present study. Although the correlations between FD, RF, et RFI need to be verified in other fish species, it appears that, at least for species as different as rainbow trout et sea bass, these two traits are sufficient to select fish with variable feed efficiency.

The correlation between RFI et fat rate is not univocal. In rainbow trout, improved feed utilization may be correlated with response to selection for lower fat (Quinton et al., 2007b). The relationship between RFI et fatness is, however, generally weak or null in every other species studied until now (Archer et al., 1999; Cai et al., 2008; Quinton et al., 2007b). In contrast, based on the results of the present study we can infer that selection based on FD will lead to an improvement of RFI but also to a fattening of the flesh. Selection on FD would certainly select fish with lower maintenance requirements. Using a criterion merging FD et RF would result in slower progress, but maintenance of carcass quality traits. The link between maintenance requirement et lipid metabolism requires further investigation in this species. However, to draw definitive conclusions on the genetic consequences for fat content of selecting on FD et RF, genetic correlations will need to be estimated.

To conclude, in the present study we showed that the weight loss during a long (3 wk) feed deprivation period et the weight gain during a subsequent period of re-feeding are linked to variations in RFI in sea bass as in rainbow trout. Such traits, chosen because of their link with maintenance requirement et metabolic rates, could be used as indirect criteria for improving RFI in fish through selection; the best criterion may vary among species. The present study highlights that selecting FD fish would significantly improve RFI but lead to fatter flesh. In this context, this indirect criterion would provide a real opportunity to significantly reduce feed costs et marine pollution. Nevertheless, their genetic correlation with

RFI must be estimated, as must their heritability, so as to be able to estimate the genetic gain that a breeding program based on such traits could generate in terms of RFI.

**Figure 1.** Schematic outline et time frame of the experimentation

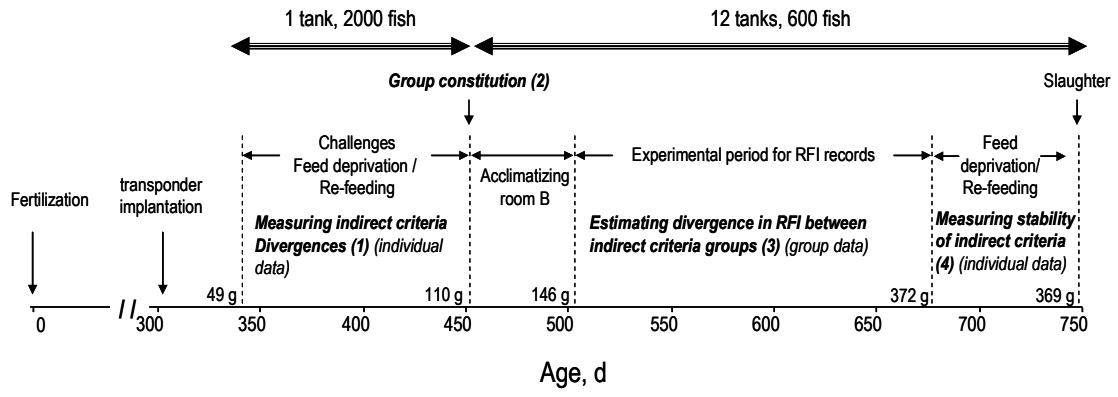
**Figure 2.** Individual performances of sea bass in terms of body weight loss during two phases of 3 wk feed deprivation ( $FD_{res}$ ) et weight gain during an intermediate phase of 3 wk re-feeding ( $RF_{res}$ ), based on 1907 sea bass from 328 families. Squares ( $\square$   $\blacksquare$ ) correspond to the fish that showed a small weight loss during feed deprivation ( $FD^-$ ), triangles ( $\Delta$   $\blacktriangle$ ) correspond to  $FD^+$  fish. Gray symbols ( $\square$   $\Delta$ ) correspond to fish selected for high compensatory growth after re-feeding ( $RF^+$ ), black symbols ( $\blacksquare$   $\blacktriangle$ ) to  $RF^-$  fish;  $\times$  symbols correspond to fish that were not classified in this way.

**Figure 3.** Mean BW evolution ( $g \pm SE$ ) of the 4 groups of sea bass before they were separated (1<sup>st</sup> experimental period), during the first period of growth et two successive periods of feed deprivation et re-feeding. Squares ( $\blacksquare$   $\square$ ) correspond to the groups of fish selected for a small weight loss during feed deprivation ( $FD^-$ ), triangles ( $\Delta$   $\blacktriangle$ ) correspond to the groups with  $FD^+$  fish. White symbols ( $\square$   $\Delta$ ) correspond to groups of fish selected for high compensatory growth after re-feeding ( $RF^+$ ), black symbols ( $\blacksquare$   $\blacktriangle$ ) to the groups with  $RF^-$  fish. Continuous lines correspond to  $FD^-$  groups, dotted lines to  $FD^+$  groups.

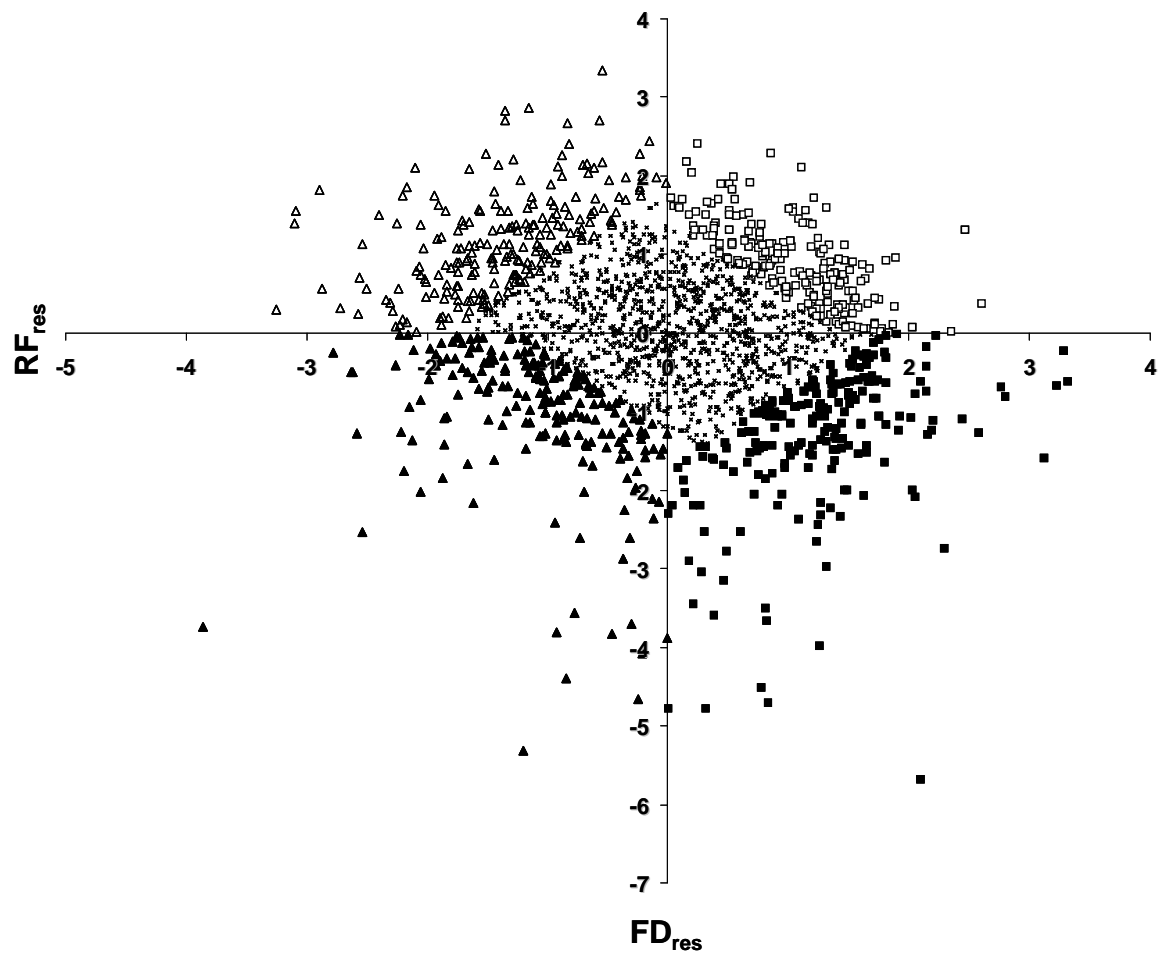
**Figure 4.** Mean BW ( $g \pm SE$ ) evolution of the 4 groups of sea bass (2<sup>nd</sup> experimental period) fed *ad libitum* for 174 days (phase A) then submitted to three wk feed deprivation followed by three wk re-feeding (phase B). Squares ( $\blacksquare$   $\square$ ) correspond to the groups of fish selected for a small weight loss during feed deprivation ( $FD^-$ ), triangles ( $\Delta$   $\blacktriangle$ ) correspond to the groups with  $FD^+$  fish. White symbols ( $\square$   $\Delta$ ) correspond to groups of fish selected for high compensatory growth after re-feeding ( $RF^+$ ), black symbols ( $\blacksquare$   $\blacktriangle$ ) to the groups with  $RF^-$  fish. Continuous lines correspond to  $FD^-$  groups, dotted lines to  $FD^+$  groups.

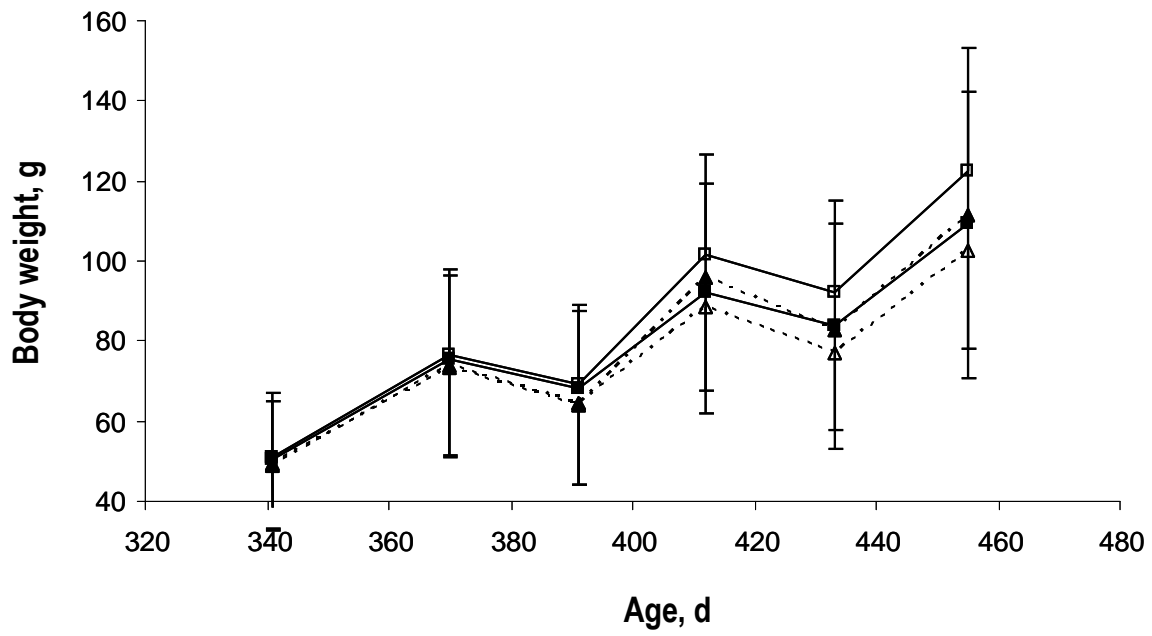
**Figure 5.** Relationship between actual feed intake (FI) et expected FI of sea bass between d 505 et d 679 post fertilization estimated per fish. Expected FI was estimated using the mid metabolic BW (MMBW) et the BW gain (BWG).

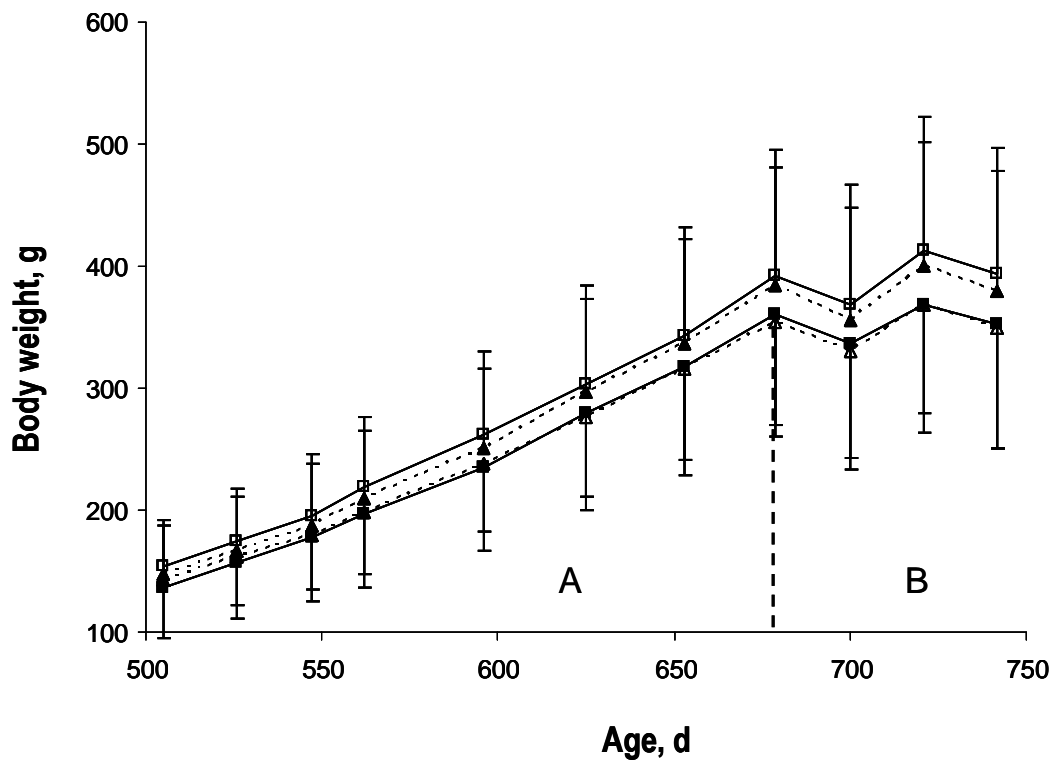
Squares ( $\blacksquare$   $\square$ ) correspond to tanks with fish selected for a small weight loss during feed deprivation ( $FD^-$ ), triangles ( $\Delta$   $\blacktriangle$ ) correspond to tanks with  $FD^+$  fish. White symbols ( $\square$   $\Delta$ ) correspond to tanks with fish selected for high compensatory growth after re-feeding ( $RF^+$ ), black symbols ( $\blacksquare$   $\blacktriangle$ ) to tanks with  $RF^-$  fish.

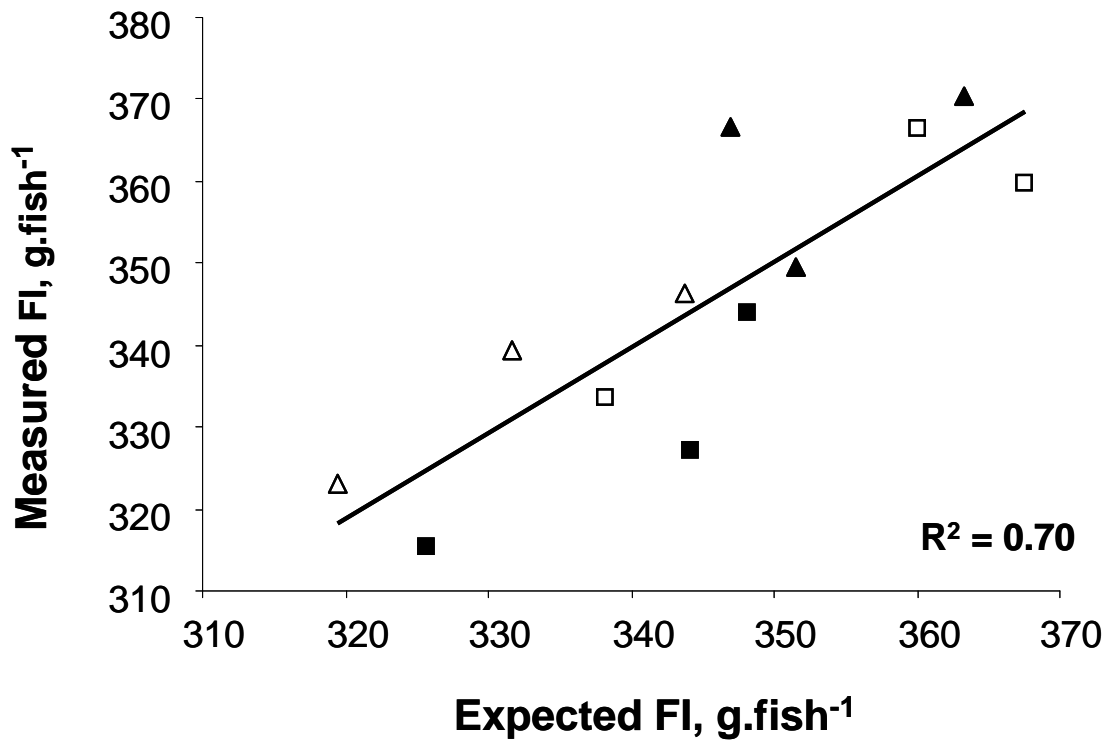












**Table 1.** Means  $\pm$  SE of the thermal growth coefficient (TGC) in sea bass during a basic growth period (BG), followed by two periods of 3 wk feed deprivation (FD1 et FD2) alternated with two periods of 3 wk *ad libitum* re-feeding (RF1 et RF2), for the 4 groups of fish with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD<sup>-</sup>/FD<sup>+</sup>) et weight gain during re-feeding (RF<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup>). FD<sub>res</sub> corresponds to the standardized residuals (mean=0, SD=1) of the regression of the mean of TGC<sub>FD1</sub> et TGC<sub>FD2</sub> on BW at d 341 et TGC<sub>BG</sub>. RF<sub>res</sub> corresponds to the standardized residuals of the regression of TGC<sub>CG1</sub> on BW at d 341 et TGC<sub>BG</sub>, n gives the number of fish in each group.

	FD <sup>-</sup> /RF <sup>+</sup>	FD <sup>-</sup> /RF <sup>-</sup>	FD <sup>+</sup> /RF <sup>+</sup>	FD <sup>+</sup> /RF <sup>-</sup>	F <sup>a</sup>
n	147	146	149	149	
TGC <sub>BG</sub>	0.082 $\pm$ 0.010	0.080 $\pm$ 0.011	0.079 $\pm$ 0.019	0.081 $\pm$ 0.014	1.24
TGC <sub>FD1</sub>	-0.034 $\pm$ 0.005	-0.033 $\pm$ 0.005	-0.045 $\pm$ 0.006	-0.045 $\pm$ 0.006	245.64***
TGC <sub>RF1</sub>	0.128 $\pm$ 0.009	0.099 $\pm$ 0.015	0.130 $\pm$ 0.011	0.103 $\pm$ 0.015	240.35***
TGC <sub>FD2</sub>	-0.035 $\pm$ 0.005	-0.032 $\pm$ 0.005	-0.050 $\pm$ 0.007	-0.047 $\pm$ 0.006	366.85***
TGC <sub>RF2</sub>	0.103 $\pm$ 0.016	0.091 $\pm$ 0.016	0.104 $\pm$ 0.019	0.096 $\pm$ 0.023	22.45***
FD <sub>res</sub>	1.03	1.27	- 1.38	- 1.08	842.47***
RF <sub>res</sub>	0.90	-1.35	1.19	-1.05	426.60***

<sup>a</sup> F value for the group effect ( $P < 0.05$ )

**Table 2.** Means  $\pm$  SE of BW et *ad libitum* feed intake (FI) for seven periods of 3 wk in groups of sea bass with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD<sup>-</sup>/FD<sup>+</sup>) et weight gain during re-feeding (RF<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup>). Based on these performances, residual feed intake was estimated. Exponents indicate the age of the fish (d) when the traits were recorded.

Group	Period 1 <sup>505-526</sup>		Period 2 <sup>526-547</sup>		Period 3 <sup>547-562</sup>		Period 4 <sup>562-596</sup>		Period 5 <sup>596-625</sup>		Period 6 <sup>625-543</sup>		Period 7 <sup>643-679</sup>	
	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g	BW,g	FI,g
D-	145 $\pm$ 10	28.2 $\pm$ 2.4	166 $\pm$ 9	31.0 $\pm$ 2.2	187 $\pm$ 10	26.7 $\pm$ 2.1	208 $\pm$ 13	63.4 $\pm$ 9.0	249 $\pm$ 15	63.4 $\pm$ 3.9	291 $\pm$ 14	57.9 $\pm$ 5.0	330 $\pm$ 16	70.2 $\pm$ 6.6
D+	145 $\pm$ 6	30.4 $\pm$ 1.5	165 $\pm$ 6	31.3 $\pm$ 1.7	184 $\pm$ 8	27.2 $\pm$ 2.8	204 $\pm$ 9	65.1 $\pm$ 3.0	244 $\pm$ 11	65.1 $\pm$ 6.8	286 $\pm$ 15	60.6 $\pm$ 2.7	326 $\pm$ 15	69.6 $\pm$ 7.1
<i>F</i> <sup>a</sup>	0.00	3.44	0.07	0.06	0.31	0.08	0.33	0.20	0.33	0.27	0.45	1.28	0.20	0.02
F-	139 $\pm$ 4	29.5 $\pm$ 2.1	159 $\pm$ 4	30.1 $\pm$ 1.2	179 $\pm$ 4	25.3 $\pm$ 1.6	197 $\pm$ 4	61.6 $\pm$ 6.0	236 $\pm$ 6	60.7 $\pm$ 1.7	277 $\pm$ 7	59.7 $\pm$ 3.4	316 $\pm$ 9	65.6 $\pm$ 5.8
F+	151 $\pm$ 5	29.2 $\pm$ 2.5	170 $\pm$ 6	32.2 $\pm$ 1.9	192 $\pm$ 6	28.6 $\pm$ 2.0	214 $\pm$ 7	67.0 $\pm$ 6.2	256 $\pm$ 10	67.7 $\pm$ 5.6	300 $\pm$ 10	58.8 $\pm$ 5.0	339 $\pm$ 10	74.2 $\pm$ 3.8
<i>F</i> <sup>a</sup>	15.79**	0.05	13.61**	5.47*	16.46**	9.56*	27.70***	2.39	18.17**	8.39*	20.01**	0.16	17.12**	9.18*
/RF-	153 $\pm$ 38	28.6 $\pm$ 3.2	174 $\pm$ 44	32.3 $\pm$ 2.6	196 $\pm$ 51	28.2 $\pm$ 1.1	219 $\pm$ 57	66.6 $\pm$ 9.6	262 $\pm$ 68	65.6 $\pm$ 4.7	304 $\pm$ 80	57.0 $\pm$ 6.0	342 $\pm$ 11	74.8 $\pm$ 5.3
/RF+	137 $\pm$ 38	27.9 $\pm$ 1.8	158 $\pm$ 44	29.7 $\pm$ 0.4	178 $\pm$ 50	25.3 $\pm$ 1.8	196 $\pm$ 54	60.3 $\pm$ 9.1	236 $\pm$ 65	61.2 $\pm$ 1.1	279 $\pm$ 76	58.8 $\pm$ 4.9	318 $\pm$ 9	65.6 $\pm$ 3.8
/RF-	148 $\pm$ 41	29.7 $\pm$ 2.1	167 $\pm$ 47	32.1 $\pm$ 1.6	188 $\pm$ 53	28.9 $\pm$ 2.8	210 $\pm$ 59	67.5 $\pm$ 1.8	251 $\pm$ 69	69.8 $\pm$ 6.5	296 $\pm$ 79	60.5 $\pm$ 4.1	337 $\pm$ 10	73.6 $\pm$ 2.7
/RF+	142 $\pm$ 39	31.0 $\pm$ 0.3	162 $\pm$ 45	30.5 $\pm$ 1.7	180 $\pm$ 50	25.4 $\pm$ 1.7	198 $\pm$ 54	62.8 $\pm$ 1.7	237 $\pm$ 64	60.3 $\pm$ 2.4	275 $\pm$ 74	60.7 $\pm$ 1.4	315 $\pm$ 12	65.6 $\pm$ 8.4
<i>F</i> <sup>a</sup>	7.28*	1.24	6.86*	1.62	7.27*	2.67	12.77**	0.74	7.45*	3.16	6.62*	0.43	5.03*	2.49

<sup>a</sup> *F* value for group effect (\* :  $P < 0.05$  ; \*\* :  $P < 0.01$  ; \*\*\* :  $P < 0.001$ )

**Table 3.** Mean  $\pm$  SE of BW gain, *ad libitum* feed intake (FI) et residual feed intake (RFI) of sea bass between the ages of 505 et 679 d post fertilization, reared in groups with variable performance in terms of weight loss during feed deprivation (FD<sup>-</sup>/FD<sup>+</sup>) et weight gain during re-feeding (RF<sup>-</sup>/RF<sup>+</sup>).

Ind. crit. group	Total Period		RFI
	BWG,g	FI,g	
FD <sup>-</sup>	231 $\pm$ 17	341 $\pm$ 19	-6.35 $\pm$ 7.7
FD <sup>+</sup>	223 $\pm$ 17	349 $\pm$ 17	6.40 $\pm$ 7.3
<i>F</i>	0.61	0.59	8.59*
RF <sup>-</sup>	217 $\pm$ 15	332 $\pm$ 12	-2.98 $\pm$ 9.4
RF <sup>+</sup>	237 $\pm$ 12	358 $\pm$ 14	3.03 $\pm$ 10.0
<i>F</i>	6.10*	10.88**	1.14
FD <sup>-</sup> /RF <sup>+</sup>	238 $\pm$ 18	353 $\pm$ 17	-2.08 $\pm$ 7.4
FD <sup>-</sup> /RF <sup>-</sup>	223 $\pm$ 14	328 $\pm$ 14	-10.62 $\pm$ 6.3
FD <sup>+</sup> /RF <sup>+</sup>	235 $\pm$ 7	362 $\pm$ 11	8.14 $\pm$ 10.8
FD <sup>+</sup> /RF <sup>-</sup>	211 $\pm$ 16	329 $\pm$ 12	4.67 $\pm$ 2.7
<i>F</i> <sup>a</sup>	2.22	3.64	3.73

<sup>a</sup> *F* value for group effect ( $P < 0.05$ )

**Table 4.** Correlations et corresponding *P*-values, between residual feed intake (RFI) et BW at 505 d post fertilization, BW gain (BWG), feed intake (FI) et the fat rate in the dorsal muscle at d 679, 700 et 721 (n=12) in sea bass.

Trait	RFI	
	r	<i>P</i> -value
BW <sub>505</sub>	0.18	0.58
BWG	<0.01	0.99
FI	0.55	0.06
Fat rate <sub>679</sub>	-0.22	0.48
Fat rate <sub>700</sub>	-0.30	0.33
Fat rate <sub>721</sub>	-0.35	0.27

n = 12



**Table 5.** Mean  $\pm$  SE of thermal growth coefficient 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<sup>+</sup>) et weight gain during re-feeding (RF-/RF<sup>+</sup>). Evolution of the fat rate in the dorsal muscle (% of weight matter) measured using indirect ultrasonic measurements, carcass yield (%) et perivisceral fat (g) measured at the end of the experimental period after a further 3 wk of feed deprivation.

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

<sup>a</sup> *F* value for group effect ( $P < 0.05$ )

## Reference List

- Ali, M., A. Nicieza, et R. J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish Fish.* 4:147-190.
- Archer, J. A., W. S. Pitchford, T. E. Hughes, et P. F. Parnell. 1998. Genetic et phenotypic relationships between food intake, growth, efficiency et body composition of mice post weaning et at maturity. *Anim. Sci.* 67:171-182.
- Archer, J. A., E. C. Richardson, R. M. Herd, et P. F. Arthur. 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. *Aust. J. Agr. Res.* 50:147-161.
- Arthur, P., J. Archer, D. Johnston, R. Herd, E. Richardson, et P. Parnell. 2001. Genetic et phenotypic variance et covariance components for feed intake, feed efficiency, et other postweaning traits in Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 79:2805-2811.
- Azevedo, P. A., J. van Milgen, S. Leeson, et D. P. Bureau. 2005. Comparing efficiency of metabolizable energy utilization by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) et Atlantic salmon (*Salmo salar*) using factorial et multivariate approaches. *J. Anim. Sci.* 83:842-851.
- Bulle, F., P. Paulino, V. A. Sanches, et R. Sainz. 2007. Growth, carcass quality, et protein et energy metabolism in beef cattle with different growth potentials et residual feed intakes. *J. Anim. Sci.* 85:928-936.
- Bureau, D. P., P. A. Azevedo, M. Tapia-Salazar, et G. Cuzon. 2000. Pattern et cost of growth et nutrient deposition in fish et shrimp: potential implications et applications. Page 111 in L. E. Cruz-Suarez, D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M. A. Olvera-Novoa, et R. Civera-Cerecedo, eds. Mérida, Yucatan, Mexico.
- Cai, W., D. Casey, et J. Dekkers. 2008. Selection response et genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* 86:287-298.
- Cho, C. Y. 1992. Feeding Systems for Rainbow-Trout et Other Salmonids with Reference to Current Estimates of Energy et Protein-Requirements. *Aquaculture* 100:107-123.

- Cho, C. Y. et D. P. Bureau. 1998. Development of bioenergetic models et the Fish-PrFEQ software to estimate production, feeding ration et waste output in aquaculture. *Aquat. Living Resour.* 11:199-210.
- Corraze, G. et S. Kaushik. 1999. Lipids in marine et freshwater fish. *OCL - Oleagineux, Corps Gras, Lipides* 6:111-115.
- Crews, D. H. 2005. Genetics of efficient feed utilization et national cattle evaluation: a review. *Genet. Mol. Res.* 4:152-165.
- Douirin, C., P. Haffray, J. Vallet, et B. Fauconneau. 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.
- Gilbert, H., J. Bidanel, J. Gruand, J. Caritez, Y. Billon, P. Guillouet, H. Lagant, J. Noblet, et P. Sellier. 2007. Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass et meat quality traits. *J. Anim. Sci.* 85:3182-3188.
- Grima, L., E. Quillet, T. Boujard, C. Robert-Granié, B. Chatain, et M. Mambrini. 2008. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones et testing of indirect selection criteria. *Genetic Selection Evolution* 40:607-624.
- Guillaume, J., S. Kaushik, P. Bergot, et R. Métailler. 1999. Nutrition et alimentation des poissons et crustacés.
- Helland, S. J., B. GrisdaleHelland, et S. Nerland. 1996. A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks. *Aquaculture* 139:157-163.
- Henryon, M., A. Jokumsen, P. Berg, I. Lund, P. B. Pedersen, N. J. Olesen, et W. J. Slierendrecht. 2002. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, et disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture* 209:59-76.
- Herd, R. et S. Bishop. 2000. Genetic variation in residual feed intake et its association with other production traits in British Hereford cattle. *Livest. Prod. Sci.* 63:111-119.

- Herd, R., V. Oddy, et E. Richardson. 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. *Aust. J. Exp. Agr.* 44:423-430.
- Kause, A., D. Tobin, D. F. Houlihan, S. A. M. Martin, E. A. Mantysaari, O. Ritola, et K. Ruohonen. 2006. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. *J. Anim. Sci.* 84:807-817.
- Lupatsch, I., G. W. Kissil, et D. Sklan. 2003. Comparison of energy et protein efficiency among three fish species gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) et white grouper (*Epinephelus aeneus*): energy expenditure for protein et lipid deposition. *Aquaculture* 225:175-189.
- Mary, A. et M. Sakthivel. 2007. Effect of stocking density on food utilization of goldfish *Carassius auratus*. *Journal of Ecobiology* 20:317-324.
- McDonagh, M., R. Herd, E. Richardson, V. Oddy, J. Archer, et P. Arthur. 2001. Meat quality et the calpain system of feedlot steers following a single generation of divergent selection for residual feed intake. *Aust. J. Exp. Agr.* 41:1013-1021.
- Nguyen, H. N., C. P. McPhee, et C. M. Wade. 2004. Genetic selection strategies for efficient lean growth in pigs. *Pigs News et Informations* 25:149N-163N.
- Nkrumah, J., D. Crews, J. Basarab, M. Price, E. Okine, Z. Wang, C. Li, et S. Moore. 2007. Genetic et phenotypic relationships of feeding behavior et temperament with performance, feed efficiency, ultrasound, et carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 85.
- Quinton, C. D., Kause A., Koskela J., et Ritola O. 2007b. Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal et future plant-based diet environments. *Genet. Sel. Evol* 39:431-446.
- Quinton, C. D., A. Kause, K. Ruohonen, et J. Koskela. 2007c. Genetic relationships of body composition et feed utilization traits in European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) et implications for selective breeding in fishmeal- et soybean meal-based diet environments. *J. Anim. Sci.* 85:3198-3208.

- Rauw, W., J. Soler, J. Tibau, J. Reixach, et L. Raya. 2006. The relationship between residual feed intake et feed intake behavior in group-housed Duroc barrows. *J. Anim. Sci.* 84:956-962.
- Ridha, M. T. 2006. Comparative study of growth performance of three strains of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, L. at two stocking densities. *Aquac. Res.* 37:172-179.
- Sheridan, M. 1988. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition et mobilization. *Comparative Biochemistry et Physiology, B (Comparative Biochemistry)* 90:679-690.
- Silverstein, J. T. 2006. Relationships among feed intake, feed efficiency, et growth in juvenile rainbow trout. *N. Am. J. Aquacult.* 68:168-175.
- Silverstein, J. T., M. Hostuttler, et K. P. Blemings. 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. et L. D. Van Vleck. 2003. Estimates of genetic parameters et selection strategies to improve the economic efficiency of postweaning growth in lambs. *J. Anim. Sci.* 81:2704-2713.
- Wang, N., R. Hayward, et D. Noltie. 2000. Effects of social interaction on growth of juvenile hybrid sunfish held at two densities. *N. Am. J. Aquacult.* 62:161-167.

**Chapitre 4** : La pertinence des critères  
indirects dans un programme de sélection  
chez le bar

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

L'objectif spécifique de cette étude était d'estimer l'héritabilité de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice chez le bar afin de s'assurer que ces caractères puissent être utilisés dans un futur programme de sélection. Nous avons ensuite testé la stabilité de nos critères indirects en estimant les corrélations génétiques entre les performances des individus exhibées entre deux phases successives de résistance au jeûne puis entre deux phases successives de croissance compensatrice. Enfin, nous avons testé la compatibilité d'un programme de sélection, basé sur nos critères indirects avec d'autres objectifs de sélection, tels la croissance et la qualité de la chair. Pour estimer les différents paramètres génétiques des critères indirects, 1300 individus ont été génotypés par analyse microsatellite pour affilier les individus à leurs parents respectifs.

**Running head:** Heritability of indirect criteria for RFI

**Research for indirect criteria to improve feed efficiency in sea bass (*Dicentrarchus labrax*)**

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

L. Grima<sup>\*,†</sup>, B. Chatain<sup>\*</sup>, F. Ruelle<sup>\*</sup>, A. Vergnet<sup>\*</sup>, A. Launay<sup>†</sup>, M. Mambrini<sup>†</sup>, M. Vandeputte<sup>\*,†</sup>

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

† INRA, UR 544 Génétique des Poissons, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy-en-Josas, France

\* Corresponding author: [laure.grima@jouy.inra.fr](mailto:laure.grima@jouy.inra.fr); tel: 0033-01 34 65 29 77; fax: 0033-01 34 65 23 90



## ABSTRACT

Selective breeding to improve residual feed intake (RFI) in sea bass is a major goal that will 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 significantly related to RFI variation: the loss of weight during feed deprivation, FD. Moreover, an additional criterion integrating both FD et weight gain during subsequent re-feeding (RF) was closely related to RFI, even though the relationship was not significant ( $P = 0.06$ ). 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 males et 8 females to produce 328 families, which were all raised in the same tank. At 50 g, 1300 individuals originating from the 328 families were individually tagged et a fin clip was sampled for DNA extraction et parentage reassignment using 5 to 6 microsatellite loci. The evolution of individual body weight was recorded during a growth period of 3 wk, followed by successive periods of 3 wk feed deprivation et 3 wk *ad libitum* re-feeding, repeated twice. Phenotypic et genetic correlations between the two FD periods or the two RF periods were moderate ( $r = 0.43-0.52$ ) indicating that FD et RF are relatively repeatable. Genotypic et phenotypic correlations, examined with a composite criterion (CC) were high to moderate (between 0.26 et 0.75), suggesting that this trait is representative of average performance. FD, RF et CC heritability were of the same magnitude ( $0.22 \pm 0.04$ ,  $0.19 \pm 0.04$  et  $0.23 \pm 0.04$ , respectively), et sufficient to envisage the use of such criteria in a future breeding program.

## INTRODUCTION

In fish, improving residual feed intake (RFI) is a crucial step towards reducing the cost et ecological impact of aquaculture production. Breeding programs in fish have been quite successful due to the moderate to high heritability of most production traits (Gjedrem, 2000). Recent experiments with rainbow trout, measuring RFI on individually-raised fish (Silverstein et al., 2005), or using radioactively-labelled food to estimate individual intake (Grima et al., 2008), revealed significant variability in RFI. However, to our knowledge, no selective breeding programs to improve RFI have yet been launched because of the difficulties of

accurately estimating individual intakes et the large environmental variation that can be expected. Such variation is even higher in fish than in land vertebrates, because fish are poikilotherms. Although RFI offers a potential new means of improving feed efficiency to form the basis of future selective breeding programmes, indirect criteria must be found that are easily recorded et non invasive. We recently identified a non invasive criterion in rainbow trout (Grima et al., 2008), which reflects variations in RFI et can be easily measured under normal rearing conditions. It combines the weight loss during a feed deprivation period (FD) et the weight gain during a subsequent re-feeding period (RF). We tested this combined criterion because the underlying assumption is that its variations reflect both those of maintenance requirement et metabolic rates (Herd et al., 2004). In sea bass, the relationship between this criterion et RFI variation was close to significant ( $P = 0.06$ ) (Grima et al., 200X), while FD was significantly correlated with RFI variation. These two indirect criteria could be used in further selective breeding programs provided that they are stable et heritable. The objective of the present study was to assess the genetic parameters of the composite criterion, et of the FD et RF variables that compose it.

## MATERIALS AND METHODS

To estimate the genetic parameters of FD, RF, et of the composite criterion ( $CC = FD + RF$ ) we produced a large number of families (328) from a full mating design using wild breeders: 8 females et 41 males. All families were reared in a common environment from fertilization. From the 328 families, 1300 offspring were assigned *a posteriori* to their respective parents using microsatellite markers, et were subsequently used in the statistical analyses. These individuals belonged to 261 out of the 328 families initially produced.

### *Animals*

The study was carried out on 328 full et half-sib families of sea bass corresponding to a full factorial mating design combining 8 dams et 41 sires. The breeders were caught from the wild (West Mediterranean). Sperm was collected before the cross et 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  $\mu\text{g}/\text{kg}$  luteinizing hormone-releasing hormone, Sigma, D-TRP6LHRH). A fin clip was collected from all parents et kept

in 90 % ethanol for DNA analyses et parentage assignment. Fertilization was performed as soon as the eggs were stripped. Eggs from all females were pooled by mixing an identical volume of eggs from each female (180 ml), et the pooled eggs were then divided into 41 aliquots of 20 ml each. Each aliquot was individually fertilized by a single male. Five min after fertilization, eggs were pooled for incubation (48 hr at 14° C), after which 50 ml of viable eggs (~ 40 000) were collected et placed in a single 0.5 m<sup>3</sup> 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<sup>3</sup> fiberglass tank until the start of the experiment. Salinity varied between 24 et 39 g.L<sup>-1</sup> during this pre-growing phase.

### ***Measurements et calculation of indirect criteria***

At d 306 post fertilization, 2000 fish from the 328 families were individually tagged with a Passive Integrated Transponder (AEG-Id, Germany) et placed in a common fiberglass tank (volume: 5 m<sup>3</sup>); water temperature was maintained at 20°C et the salinity at 37 g.L<sup>-1</sup>. After an initial 4 wk period of basic growth (BG: from d 341 to 370), fish were submitted to 2 successive periods of 3 wk feed deprivation (FD1: from d 370 to d 391, et FD2: from d 412 to d 433, respectively), alternated with 2 successive periods of 3 wk re-feeding (RF1: from d 391 to d 412, et RF2: from d 433 to d 454, respectively). During basic growth et 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 et 17 % lipids. Fish were individually weighed at the beginning et end of each experimental period. Before each BW measurement, all fish were starved for 24 h. The fish were re-fed the day after the measurements, except during the two periods of feed deprivation.

Growth rate in each period was expressed as the Thermal Growth Coefficient (Cho, 1992). This growth rate offers a standardized measure of growth that is unaffected by live weight, time interval et water temperature (Bureau et al., 2000).

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

where  $W_f$  et  $W_i$  are the final et initial BW, of the period considered, et  $\sum T$  is the sum of day degrees during this period. Growth rates for the different periods will be referred to as TGC<sub>BG</sub>, TGC<sub>FD1</sub>, TGC<sub>RF1</sub>, TGC<sub>FD2</sub>, et TGC<sub>RF2</sub>.

As described in (Grima et al 200X), the average was taken of the values from the two feed deprivation periods, et we calculated the residuals of the regression between average TGC during feed deprivation et of the TGC of the first period of re-feeding on  $TGC_{BC}$  et  $BW_{341}$ . These residuals were standardized (mean=0, SD=1) et their values ( $FD_{res}$  et  $RF_{res}$ ) were used to constitute the groups of fish in which RFI was studied in Grima et al, (200X). We calculated a composite criterion, integrating both  $FD_{res}$  et  $RF_{res}$ ,  $CC = FD_{res} - RF_{res}$ . The  $FD^-/RF^-$  group presented the highest value for  $FD_{res} - RF_{res}$ , et the  $FD^+/RF^+$  group presented the lowest value for the same criterion. We estimated genetic variation in the uncorrected TGC measured during the two successive feed deprivation / re-feeding periods ( $TGC_{FD1}$ ,  $TGC_{RF1}$ ,  $TGC_{FD2}$ , et  $TGC_{RF2}$ ), et the corrected TGC ( $FD_{res}$   $RF_{res}$ , et  $CC$ ).

### ***Parentage assignment***

After the indirect criteria measurements, 1300 fish out of the 2000 were chosen at random to be assigned to their respective parents through microsatellite DNA analysis. A fin clip was taken from each of these 1300 individuals.

Rapid DNA extractions were made from the fin clips, using Chelex resin as described in (Estoup et al., 1996). Parents et offspring were assayed at 5 or 6 microsatellite loci as described in (Chistiakov et al., 2005) et (Garcia De Leon et al., 1995). Four loci were combined in two multiplex panels (multiplex 1: DLA0016 et DLA0014; multiplex 2: Labrax 8 et 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 (1294/1300) had been successfully et unambiguously assigned.

### ***Statistical analyses***

The variance components of all the TGC,  $BW_{340}$ ,  $FD_{res}$ ,  $RF_{res}$  et  $CC$  were assessed on the 1294 assigned fish using VCE5.0 software (Kovac and Groeneveld, 2003), fitting animal models (without fixed effects) to estimate heritabilities et additive genetic correlations. Variance components of  $BW_{340}$ ,  $TGC_{BG}$ ,  $TGC_{FD1}$ ,  $TGC_{RF1}$ ,  $TGC_{FD2}$ , et  $TGC_{RF2}$  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.  $FD_{res}$ ,  $RF_{res}$  et  $CC$  were adjusted separately on single-trait animal models to estimate the heritabilities, et in a series of partial multi-trait animal models when estimating the additive genetic correlations. Indeed, not all the uncorrected TGCs could be included in a single model together with  $FD_{res}$ ,  $RF_{res}$  et  $CC$  because of convergence problems. Phenotypic correlations were calculated between all the traits of the 1294 assigned fish using the CORR procedures of SAS (SAS Inst., Inc., Cary, NC).

## RESULTS

By the end of the experiment, mortality was only 2%, meaning that fish underwent food shortage with no particular problems. The 1294 assigned fish belonged to 261 out of the 328 possible full-sib families. The number of offspring per sire varied between 3 et 83, et was 31 on average. The number of offspring per female varied between 10 et 410, et was 162 on average. Each of the 261 families contained at least 3 offspring.

### *Correlations between indirect criteria*

The stability of  $FD$  et  $RF$  for use as indirect criteria was tested by the analysis of genetic et phenotypic correlations of  $TGC_{FD1}$  with  $TGC_{FD2}$  et of  $TGC_{RF1}$  with  $TGC_{RF2}$  (Table 1). The two periods of feed deprivation were genetically et phenotypically correlated, as were the two periods of re-feeding. All the correlations were low to moderate ( $r_g = 0.13$ ;  $r_p = 0.43$  et  $r_g = 0.20$ ;  $r_p = 0.52$  for the feed deprivation periods et the re-feeding periods, respectively).

Genetic et phenotypic correlations of  $CC$  with  $FD_{res}$  or with  $RF_{res}$  were of comparable magnitude ( $r_g = 0.83$ ,  $-0.75$  et  $r_p = 0.51$ ,  $-0.57$  for  $FD_{res}$  et  $RF_{res}$ , respectively), showing that  $CC$  integrates these two traits to the same degree (Table 1). Genetic et phenotypic correlations between  $CC$  et the uncorrected TGCs were high to moderate, positive for  $TGC_{FD1}$  et  $TGC_{FD2}$ , et negative for  $TGC_{RF1}$ . Correlations between  $CC$  et  $TGC_{RF2}$  were much lower ( $r_g = -0.45$ ,  $r_p = -0.26$ ). Genetic correlations between the  $TGC_{FD(1or2)}$  et the following  $TGC_{RF(1or2)}$  were not significant ( $r_g = -0.06$  for the two periods), nor was the genetic correlation between  $FD_{res}$  et  $RF_{res}$  ( $r_g = -0.25$ ).

### *Heritability of indirect criteria*

Estimates of additive genetic et 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 TGCs were moderate, ranging from 0.13 for  $TGC_{FD1}$  to 0.38 for  $TGC_{RF2}$ . TGCs measured during feed deprivation periods displayed lower heritability than TGCs measured during re-feeding periods. Heritabilities of TGCs were slightly lower during the first round of feed deprivation / re-feeding (FD1 et RF1) than during the second round of feed deprivation / re-feeding (FD2 et RF2). This did not result from a decrease in the residual variation ( $\sigma^2E$  remained stable between the two feed deprivation periods et increased from 0.0035 to 0.0040 between the first et 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 et the relevance of the data set.

### ***Genetic phenotypic correlations between BW et indirect criteria***

Genetic et phenotypic correlations of indirect criteria with BW were estimated to assess whether they were compatible with previous selection programs on BW. Genetic et phenotypic correlations of the indirect criteria with the BW are presented in Table 1. Almost all the TGCs were significantly phenotypically correlated with the  $BW_{341}$  (except  $TGC_{FD2}$  for which  $r_p = 0.00$ ). In addition,  $TGC_{RF1}$  et  $TGC_{RF2}$  were significantly genetically correlated with  $BW_{341}$  ( $r_g = 0.20$  et  $0.22$  respectively).

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

## **DISCUSSION**

In fish, despite the important economic et ecologic potential of RFI, no selection program to improve RFI has been started yet because this trait is highly sensitive to environmental variations et because individual feed intake is difficult to measure. Indirect criteria on which selection could be targeted are vital for the initiation of a future breeding program. In previous studies carried out on rainbow trout (Grima et al. 2008) et on sea bass (Grima et al. 200X) we highlighted that loss of weight during feed deprivation (FD), alone or as part of a composite criterion (CC) integrating FD et the gain of weight during re-feeding

(RF), is correlated with RFI variations. The aim of the present study was to validate the relevance of FD et CC as indirect criteria by testing their heritability, their stability, et their suitability for use in breeding programs previously based on BW.

Accurate estimations of heritabilities et genetic correlation were made possible by the use of genomic markers for *a posteriori* parentage assignment, this enabled: *i*) the use of a factorial design producing a large number of families et *ii*) 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). Hence, in the present study, we used a common tank to raise 261 families of Mediterranean sea bass produced from a full factorial mating design with wild breeders (8 dams et 41 sires). Each family was represented by at least 3 offspring.

All traits presented low to moderate, but significant, heritability. These heritabilities mean that both corrected et uncorrected TGC 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  $TGC_{FD1\&2}$  et  $TGC_{RF1\&2}$  provided the first evidence of significant heritability in FD et 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 et sea bass, FD presented lower genetic variance than RF.

As there are no heritability estimates for FD et RF in the literature for land vertebrates or fish, 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 et 0.24, which is quite low compared with growth heritabilities found in the literature ( $0.25 \pm 0.06$  in lambs (Snowder and Van Vleck, 2003),  $0.35 \pm 0.13$  in cattle (Williams et al., 2006),  $0.35 \pm 0.06$  in pigs (Gilbert et al., 2007), on average 0.35 et in turbot (Gjerde et al., 1997). Our heritability estimates for RF varied between 0.19 et 0.38 et are therefore much in the same range as those observed in the literature. Surprisingly, the heritability of growth ( $TGC_{BG}$ ) in our study was found to be lower than the estimates for  $TGC_{FD1\&2}$  et  $TGC_{RF1\&2}$ . One explanation could be that growth was recorded over too short a period, preventing accurate measurement of its heritability. The BW heritability estimated here was moderate (0.39), which is in the range of what is found in the literature. Recent estimations of BW heritabilities in land vertebrates were moderate ( $0.22 \pm 0.06$  in lambs (Snowder and Van Vleck, 2003),  $0.41 \pm 0.13$  in cattle (Williams et al., 2006)). In marine fish,

BW heritability was also estimated to be moderate to high: between 0.38 - 0.44 in sea bass (Dupont-Nivet et al., 2008) et  $0.52 \pm 0.26$  in Atlantic cod (Gjerde et al., 2004).

The significant genetic et phenotypic correlations between  $TGC_{FD1}$  et  $TGC_{FD2}$ , et between  $TGC_{RF1}$  et  $TGC_{RF2}$ , indicate that FD et RF performances are stable et are therefore not too strongly affected by environmental variation. The fact that these two traits are stable strengthens their suitability for a breeding program. However the correlations estimated were only moderate, which suggests that performances exhibited during the first et the second period of feed deprivation / re-feeding may involve different metabolic capacities. This hypothesis is supported by the fact that  $TGC_{FD1}$  et  $TGC_{FD2}$ , as well as  $TGC_{RF1}$  et  $TGC_{RF2}$ , had different genetic determinism. 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 et re-feeding were not correlated, demonstrating that selection made solely on FD performances would not influence the RF performance variations et *vice versa*. When choosing a criterion integrating both FD et 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 et RF.

Finally, we estimated the genetic correlations of BW with the different indirect criteria to assess whether our indirect criteria are compatible with breeding programs previously based on BW. We found a moderate positive genetic correlation of  $FD_{res}$  with BW, meaning that selection for  $FD_{res}$  may decrease RFI et increase BW at the same time. CC,  $TGC_{FD1\&2}$  et  $TGC_{RF1\&2}$  were not significantly correlated with BW. However the absence of negative correlations between these traits et BW indicates that they are compatible with a selection program based on BW.

### ***Conclusion***

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



Selective breeding to constitute two divergent lines for the CC ( $FD^-/RF^-$  et  $FD^+/RF^+$ ) et for FD ( $FD^-$  et  $FD^+$ ) 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 rate et carcass yield).

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

Trait	$BW_{341}$	$TGC_{BG}$	$TGC_{FD1}$	$TGC_{RF1}$	$TGC_{FD2}$	$TGC_{RF2}$	$FD_{res}$	$RF_{res}$	CC
$BW_{341}$		0.15***	-0.19***	0.32***	-0.08	0.49***	0.00	0.00	0.02
$TGC_{BG}$	$0.03 \pm 0.09$		-0.36***	0.45***	-0.25***	0.37***	-0.01	-0.07	0.060
$TGC_{FD1}$	$-0.03 \pm 0.11$	$-0.06 \pm 0.09$		-0.28***	0.43***	-0.24***	0.72***	-0.08**	0.35***
$TGC_{RF1}$	$0.20 \pm 0.07$	$0.13 \pm 0.07$	$-0.06 \pm 0.09$		-0.31***	0.52***	-0.17***	0.81***	-0.75***
$TGC_{FD2}$	$0.05 \pm 0.10$	$-0.06 \pm 0.10$	$0.13 \pm 0.05$	$-0.07 \pm 0.08$		-0.30***	0.83***	-0.19***	0.49***
$TGC_{RF2}$	$0.22 \pm 0.05$	$0.07 \pm 0.07$	$-0.05 \pm 0.08$	$0.25 \pm 0.04$	$-0.06 \pm 0.09$		-0.15***	0.24***	-0.26***
$FD_{res}$	$0.26 \pm 0.06$	$0.00 \pm 0.04$	$0.76 \pm 0.04$	$-0.06 \pm 0.10$	$0.93 \pm 0.02$	$-0.07 \pm 0.11$		-0.20***	0.51***
$RF_{res}$	$0.29 \pm 0.07$	$0.24 \pm 0.12$	$-0.17 \pm 0.15$	$0.87 \pm 0.03$	$-0.24 \pm 0.11$	$0.64 \pm 0.08$	$-0.25 \pm 0.15$		-0.57***
CC	$0.00 \pm 0.09$	$0.15 \pm 0.14$	$0.63 \pm 0.09$	$-0.57 \pm 0.07$	$0.80 \pm 0.05$	$-0.45 \pm 0.09$	$-0.83 \pm 0.05$	$0.75 \pm 0.07$	

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

1241 < n < 1294

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

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

1241 < n < 1294

## **DISCUSSION**

## **1. La pertinence de notre stratégie**

### **1.1 La pertinence de l'utilisation de la technique des rayons-X**

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, caractère difficile à mesurer et fortement soumis aux variations environnementales.

Pour répondre à nos objectifs, nous avons tout d'abord mis au point un protocole permettant de mesurer les performances individuelles d'ingéré résiduel des poissons dans les conditions d'élevage sur des clones de truite arc-en-ciel, et ce, afin d'assurer un contrôle suffisant de la variabilité environnementale. En outre, l'utilisation de la technique des rayons-X, parce qu'elle permet d'estimer l'ingéré individuel, peut être réalisée lorsque les individus sont élevés dans le même bassin, et par conséquent de s'affranchir de l'effet bassin.

#### *La pertinence de l'utilisation de trois mesures d'ingéré instantané*

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 (tableau 7). Cette faible héritabilité a probablement été expliquée par la large variabilité expérimentale associée à la technique des rayons-X. Celle-ci ne fournit 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. Le coefficient de variation inter-jours de l'ingéré d'un individu a été estimé à plus de 75 % chez l'omble chevalier (Miglav and Jobling, 1989a). A l'aide des clones, nous avons pu multiplier le nombre de mesures par individu génétique afin de caractériser au mieux la variabilité inter-jours de l'ingéré. 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 individu, au coefficient de variation de l'ingéré entre poissons d'un même clone pour une 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 apparaît 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 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'expérimentation, trois mesures ont suffi à caractériser la variabilité inter-jours de l'ingéré, comme cela avait déjà été démontré chez la truite arc-en-ciel (Kause et al., 2006a).

### *La pertinence de l'utilisation des clones*

Nous avons été capable de détecter une différence significative d'ingéré résiduel entre les 10 clones utilisés. La part de variabilité génétique de 23 % que nous avons calculée par le ratio de la variabilité génétique sur la variabilité phénotypique, ne peut toutefois pas être assimilée, à une valeur d'héritabilité classique. En effet, sur ces 10 clones, la part de variabilité 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 5). Il se peut donc que nous ayons surestimé, dans cette expérience, la part de variabilité génétique des caractères.

Ceci s'explique par le fait qu'il existe, entre clones, plus de variabilité génétique additive qu'entre familles classiques. En effet, la variance génétique intra-clone étant nulle, toute la variance génétique additive s'exprime entre les clones. La variance génétique additive ( $V_A$ ), présente dans une population, est égale à la variance génétique additive, exprimée entre les familles, additionnée de la variance génétique additive exprimée à l'intérieur des familles (Falconer, 1997). L'équation s'écrit sous la forme suivante :

$$V_{A\text{-total}} = (1 + F) \times V_A$$

Où  $F$  est le coefficient de consanguinité entre les individus d'une même famille. Le coefficient de consanguinité des clones homozygotes étant égal à un, la variance génétique additive exprimée entre clones homozygotes est deux fois supérieure à la variance génétique additive, présente dans la population initiale dont sont issus les clones. Chez les clones hétérozygotes pour lesquels le coefficient de consanguinité est nul, la variance génétique additive entre clones hétérozygotes devrait être plus faible qu'entre clones homozygotes. Elle devrait néanmoins rester plus élevée que dans la population de base étant donné que toute la variabilité génétique additive s'exprime entre clones.

Notons toutefois que dans cette expérience, étant donné que nous n'avons utilisé qu'une seule femelle comme géniteur, seul l'effet mâle a été mesuré. En tout état de cause, cette expérience revient à estimer la variabilité génétique entre 10 génotypes différents. 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 (Chevassus et al., 2004; Gjedrem, 1998; Kause et al., 2006b).

### *Pertinence de l'utilisation de l'ingéré résiduel comme critère d'efficacité d'utilisation de l'aliment*

Nous avons estimé l'ingéré résiduel 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. Ce choix est inspiré des stratégies utilisées chez les vertébrés terrestres. Toutefois, dans notre expérience avec les clones, la corrélation entre l'ingéré et le gain de poids enregistré est relativement faible ( $r = 0,47$ ). Ceci ne peut être expliqué par l'imprécision des mesures d'ingéré. En effet, dans les autres études ayant utilisé la technique des rayons X pour mesurer l'ingéré de différentes familles et analyser sa relation avec le gain de poids, le coefficient de corrélation était compris entre 0,51 et 0,88 (Boujard et al., 2006; Kause et al., 2006b; Quinton et al., 2007a). 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 notre. 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'ingéré résiduel ne soient suffisamment précises. Nous avons néanmoins été capables, avec la technique des rayons-X et en élevant les différents génotypes dans un même milieu, de hiérarchiser les génotypes en fonction de leur efficacité d'utilisation de l'aliment, même sur un faible nombre de génotypes. Il est donc possible d'utiliser la technique des rayons-X pour analyser les écarts inter-individus d'efficacité d'utilisation de l'aliment, si les mesures sont suffisamment répétées afin que les écarts inter-jours d'ingéré instantané soient au plus de 45% et si les différents génotypes sont élevés dans un même bassin.

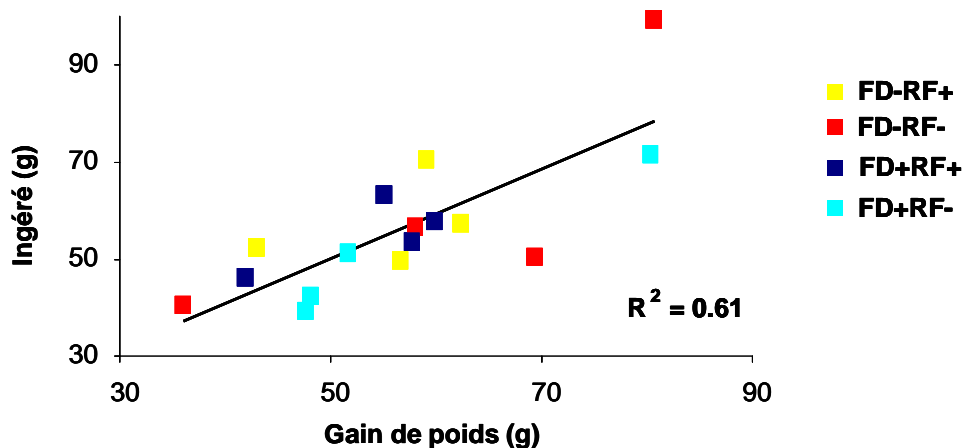
### *Pertinence de l'utilisation de la technique des rayons-X chez le bar*

Nous avons initialement prévu de caractériser l'ingéré résiduel individuel chez le bar avec la technique des rayons-X, appliquant ainsi les conclusions et avancées permises par notre étude avec les clones de truites arc-en-ciel, à un nombre important de génotypes. Cette mesure a été réalisée pour chaque poisson présent dans les groupes constitués en fonction de leurs performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Nous avons réalisé sur les poissons 4 mesures d'ingéré instantané espacées de deux semaines. La corrélation entre l'ingéré individuel et le gain de poids a été significative ( $r = 0,63$ ). Pour autant, nous n'avons

pas pu mettre en évidence de différences significatives « d'ingéré résiduel » entre les groupes (figure 13), alors que ces dernières sont significatives lorsque l'ingéré est mesuré précisément sur les groupes (Chapitre 4 ; tableau 8).

Il s'est avéré difficile de mettre en place le protocole de mesure par rayons-X sur le bar. Ces animaux étaient capables d'anticiper les manipulations les jours d'expérimentations et refusaient l'aliment expérimental. Même après quatre mesures, la variabilité inter-jours de l'ingéré individuel a été de l'ordre de 70%. D'une manière générale, les animaux de cette expérience ont eu un retard de croissance de l'ordre de 30 % par rapport aux animaux où l'efficacité d'utilisation de l'aliment était mesurée sur les groupes (tableau 8). Les manipulations régulières nécessaires pour l'estimation de l'ingéré individuel ont donc été trop drastiques pour cette espèce. Non seulement nous estimons mal l'ingéré individuel mais en plus la croissance des poissons n'a pas été optimale. C'est pourquoi nous n'avons pas exploité mieux ces données. En tous les cas, nous en tirons la conclusion que la technique des rayons-X ne peut-être utilisée pour caractériser la variabilité inter-individus de l'efficacité d'utilisation de l'aliment avec des espèces sensibles aux manipulations. Chez le poisson chat, l'utilisation de la technique de rayons-X a permis, d'une part, de décrire avec précision la relation entre l'ingéré et le gain de poids ( $r = 0,64$  ;  $P < 0,001$ ) et, d'autre part, d'estimer une héritabilité significative pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment ( $0,40 \pm 0,18$ ) (Silverstein et al., 2001). Ces résultats suggèrent que la technique des rayons-X est une méthode adaptée à cette espèce, dont la domestication est antérieure à celle des salmonidés. Il se peut donc que l'applicabilité de la technique des rayons-X dépende de l'état de domestication des espèces sur lesquelles on souhaite l'expérimenter.





**Figure 13.** Relation entre le gain de poids et l'ingéré estimé avec la méthode des rayons-X entre 4 groupes de bars divergents pour leurs performances de résistance au jeûne (FD) et de croissance compensatrice (RF). Chaque carré représente la moyenne d'un des triplicats.

**Tableau 8.** Ingéré (g) et gain de poids moyens (g) estimés par poisson, entre 4 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	Expérience « de groupe »		Expérience « rayons-X »	
	Ingéré.semaine <sup>-1</sup>	GainPoids.semaine <sup>-1</sup>	Ingéré.semaine <sup>-1</sup>	GainPoids.semaine <sup>-1</sup>
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

### Conclusions

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, qui doit être suffisant pour stabiliser la variation de l'ingéré autour de 45 % et, d'autre part, de la sensibilité de l'espèce aux manipulations, qui est très certainement liée à son état de domestication. Si ces deux

conditions sont remplies alors il est possible d'utiliser cette technique pour hiérarchiser les individus en fonction de leurs performances en termes d'ingéré résiduel.

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.

## **1.2. La pertinence de la croissance mesurée en condition d'alimentation restreinte comme critère indirect**

En condition d'alimentation restreinte, l'efficacité d'utilisation de l'aliment est 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 l'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.

Nous avons testé cette hypothèse sur les familles de clones présentées au chapitre 2. Comme indiqué, nous avons en fait mené deux expériences simultanément, l'une où les clones étaient élevés en mélange et alimentés à satiété (résultats présentés au chapitre 2) et l'autre où ils étaient élevés séparément, en bassins répliqués et alimentés à 70% du niveau d'alimentation à satiété. L'analyse de ces derniers résultats est en cours de finalisation mais la comparaison des deux expériences est riche d'enseignements.

En premier lieu, dans cette seconde expérience, nous avons contrôlé l'ingéré et mesuré l'efficacité alimentaire de groupe. Nous confirmons que les écarts inter-clones pour ces caractères sont significatifs (tableau 9). En revanche, les hiérarchies des clones sont différentes entre les deux expériences. 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 rayon-X pour l'une (expérience 1), élevage en clones séparés, alimentés de façon restreinte et contrôle de l'ingéré de groupe pour l'autre (expérience 2). Certaines divergences méritent toutefois d'être discutées. Le clone le moins performant dans l'expérience 1 a présenté des performances d'efficacité alimentaire dans l'expérience 2 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 en termes d'ingéré résiduel. 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 donc 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. Il peut conduire à conserver des individus qui, lorsqu'ils sont alimentés à volonté, sont hyperphagiques et moins efficaces.

**Tableau 9.** Taux de croissance (TGC, thermal growth coefficient), 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 significatives avec une probabilité inférieure à 0.001

Type d'élevage	séparé			mêlé		
Nombre jours	104			43		
alimentation	70 % de la satiété			satiété		
réplicats	3			6		
Clone	TGC	Ingéré (g)	Efficacité alimentaire	TGC	Ingéré (g)	Ingéré résiduel
1	0.074 <sup>bcd</sup>	40.2 <sup>cd</sup>	1.30 <sup>b</sup>	0,21 <sup>d</sup>	71,8 <sup>b</sup>	0.00 <sup>bc</sup>
2	0.083 <sup>bc</sup>	44.3 <sup>c</sup>	1.35 <sup>b</sup>	0,21 <sup>d</sup>	96,9 <sup>a</sup>	0.58 <sup>a</sup>
3	0.071 <sup>cd</sup>	31.5 <sup>e</sup>	1.30 <sup>b</sup>	0,23 <sup>c</sup>	55,6 <sup>b</sup>	-0.18 <sup>bc</sup>
4	0.075 <sup>bcd</sup>	34.8 <sup>de</sup>	1.32 <sup>b</sup>	0,20 <sup>e</sup>	59,5 <sup>b</sup>	0.09 <sup>bc</sup>
5	0.066 <sup>d</sup>	32.9 <sup>e</sup>	1.22 <sup>c</sup>	0,22 <sup>d</sup>	68,5 <sup>b</sup>	-0.16 <sup>bc</sup>
6	0.097 <sup>a</sup>	57.0 <sup>a</sup>	1.43 <sup>a</sup>	0,24 <sup>b</sup>	71,0 <sup>b</sup>	-0.16 <sup>bc</sup>
7	0.084 <sup>b</sup>	49.8 <sup>b</sup>	1.31 <sup>b</sup>	0,25 <sup>a</sup>	89,8 <sup>a</sup>	-0.05 <sup>bc</sup>
8	0.075 <sup>bcd</sup>	36.0 <sup>de</sup>	1.34 <sup>b</sup>	0,22 <sup>d</sup>	69,2 <sup>b</sup>	-0.01 <sup>bc</sup>
9	0.097 <sup>a</sup>	60.0 <sup>a</sup>	1.42 <sup>a</sup>	0,21 <sup>d</sup>	63,1 <sup>bc</sup>	-0.28 <sup>c</sup>
10	0.066 <sup>d</sup>	32.1 <sup>a</sup>	1.23 <sup>c</sup>	0,22 <sup>d</sup>	68,7 <sup>b</sup>	0.12 <sup>b</sup>
F	16,77 <sup>***</sup>	54,15 <sup>***</sup>	20,02 <sup>***</sup>	7,85 <sup>***</sup>	15,0 <sup>***</sup>	10,98 <sup>***</sup>

### 1.3. La pertinence de la résistance au jeûne et de la croissance compensatrice comme critère indirect

Nous avons montré que, chez la truite arc-en-ciel et le bar, la caractérisation des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice n'altère, ni la santé des poissons, ni leur taux de survie. Nous avons vu que les compétences de ces deux espèces, par ailleurs si différentes l'une de l'autre, pouvaient s'exprimer avec le même type de protocole. 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. Lors de ce travail, nous avons démontré qu'un critère composite intégrant, à la fois les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, était significativement corrélé aux variations d'ingéré résiduel, chez la truite arc-en-ciel comme chez le bar. Ce critère nous paraît donc être effectivement un bon candidat pour être utilisé dans un programme d'amélioration génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment.

#### *Les informations apportées par le modèle truite et le modèle bar*

Les informations apportées par les expériences conduites chez la truite et chez le bar sont complémentaires. Chez la truite, l'ingéré résiduel ainsi que les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ont été mesurés individuellement. Avec ce protocole, nous avons pu montrer que les variations d'un caractère intégrant les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice expliquaient 59 % des variations d'ingéré résiduel, aussi bien pour les clones élevés en mélange (chapitre 2, expérience 1) que pour ceux élevés séparément (expérience 2). Cependant, ces chiffres ne sont que des tendances des corrélations effectivement existantes entre ces deux caractères car nous n'avons travaillé que sur 10 génotypes. Chez le bar, le fait de travailler sur une large base génétique nous a permis de confirmer l'existence de différences significatives d'ingéré résiduel entre les groupes sélectionnés pour leurs divergences en termes de résistance au jeûne et de croissance compensatrice (chapitre 3). Cette expérience fournit la preuve que trier sur ce critère permet effectivement de sélectionner des groupes ayant des performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment différentes.

Bien que les critères indirects de résistance au jeûne et de croissance compensatrice aient été validés chez les deux espèces, les performances exhibées par les individus utilisant le plus efficacement l'aliment ne sont pas les mêmes chez la truite arc-en-ciel et chez le bar. Chez la truite, nous avons montré que les phases de croissance compensatrice étaient les phases les plus corrélées aux performances d'ingéré résiduel des poissons, les phases de jeûne n'expliquant que très peu de variations. En revanche, chez le bar, il semble que les phases les plus discriminantes entre les groupes sont les phases de jeûne.

Ces différences ne sont pas surprenantes compte tenu de la large variabilité des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice observées entre les espèces (Ali et al., 2003). En particulier, parler de croissance compensatrice peut être un abus de langage car la croissance stimulée après une période de jeûne ne permet que rarement de compenser complètement le retard de croissance lié au jeûne. Cette compensation n'est, en général, que

partielle (Ali et al., 2003). Les protocoles expérimentaux mis en place pour étudier la croissance compensatrice varient fortement d'une étude à l'autre notamment par la durée des phases de jeûne et de réalimentation et par le contrôle des variations environnementales. Ceci a engendré une large variabilité de réponse. Il n'est donc pas possible, à partir de ces études, de conclure si certaines espèces ont des capacités à compenser plus facilement que d'autres. En revanche, lors de nos expériences, nous nous sommes efforcés de conserver les mêmes protocoles expérimentaux pour nos deux espèces, en particulier en ce qui concerne la durée des périodes de jeûne et de croissance compensatrice. Les différences de relations entre l'ingéré résiduel et les critères indirects exhibées par nos deux espèces pourraient donc être le reflet d'une utilisation variable de l'aliment et d'une orientation différente du métabolisme suivant les espèces.

#### *La pertinence de considérer conjointement les performances de jeûne et de réalimentation*

Dans la littérature, l'intensité de la croissance compensatrice est fortement corrélée à la perte de poids en phase de jeûne. Nous l'avons déjà souligné, plus la restriction alimentaire est sévère, plus la croissance pendant la phase de compensation est élevée (Blake et al., 2006; Farbridge et al., 1992; Qian et al., 2000; Quinton and Blake, 1990; Saether and Jobling, 1999; Wang et al., 2000b; Whitley et al., 1998). En effet, dans nos expériences menées sur le bar, les corrélations phénotypiques entre les différentes phases de résistance au jeûne et de croissance compensatrice sont significatives (comprises entre 0,28 et 0,31). Mais chez la truite comme chez le bar, les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice successives présentent une faible corrélation génétique. Les phénomènes physiologiques et métaboliques en jeu ne sont pas identiques pour les deux phases et ne peuvent être co-sélectionnés. Il est donc important d'intégrer simultanément les performances de jeûne et de croissance compensatrice dans le critère indirect.

#### *La pertinence de considérer deux phases de jeûne et de réalimentation*

Dans notre étude, chez la truite arc-en-ciel et chez le bar, les performances exhibées par les poissons pendant la première et la deuxième phase de jeûne sont génétiquement corrélées. Il en est de même pour les performances exhibées pendant les deux phases de croissance compensatrice. Ces résultats montrent que nous avons capté des caractères relativement stables.

Néanmoins, chez les deux espèces, nous avons pu observer des différences de performances entre les deux phases de jeûne et de réalimentation. Chez la truite, les individus ont perdu plus

de poids en deuxième phase ( $-5,48 \pm 1,26 \%$ ) qu'en première phase de jeûne ( $-4,36 \pm 0,82 \%$ ). Ce phénomène n'a pas été observé chez le bar où les individus ont perdu 11 % de leur poids initial au cours de chacune des deux phases de jeûnes. Chez les deux espèces, l'accélération de croissance a été moindre en deuxième phase qu'en première phase de réalimentation. Chez la truite, les individus ont augmenté leur poids de  $31,1 \pm 4,3 \%$  en première période de réalimentation alors qu'en deuxième période leur poids n'a augmenté que de  $26,6 \pm 4,2 \%$ . De même chez le bar, les individus ont augmenté leur poids de  $43,4 \pm 6,7$  en première période de réalimentation alors qu'en deuxième période leur poids n'a augmenté que de  $32,7 \pm 5,2\%$ . Nous suggérons que ces différences de réponse entre le premier et le deuxième cycle de jeûne et de réalimentation sont expliquées par des différences de statut physiologique des individus au début de chacun des cycles. Les périodes de jeûne pourraient induire des changements de composition corporelle des individus affectant leur statut physiologique. La croissance compensatrice devrait en principe permettre aux individus de recouvrer leur composition corporelle initiale d'avant jeûne. Il arrive que la croissance compensatrice restaure complètement la composition corporelle d'avant jeûne (Ali and Jauncey, 2004; Miglavs and Jobling, 1989b) mais ce n'est pas toujours le cas (Blake et al., 2006; Wang et al., 2000b). Lorsque la croissance compensatrice ne peut totalement restaurer la composition corporelle des individus alors les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice du cycle suivant pourraient en être altérées. Cette altération peut affecter la réponse des individus au cycle suivant de jeûne / réalimentation. Dans notre cas, il est possible, compte tenu des variations des performances entre les premiers et seconds cycles d'alternance jeûne-réalimentation, que les phases de croissance compensatrice de trois semaines n'aient pas été suffisamment longues. Nous avons analysé sur les clones de truite arc-en-ciel les évolutions des compositions corporelles en protéines et en lipides au cours des phases successives de jeûne et de réalimentation, ces résultats sont présentés dans la troisième partie de cette discussion.

Malgré les différences de relations entre la résistance au jeûne et la croissance compensatrice avec l'ingéré résiduel observés chez la truite arc-en-ciel et chez le bar, nous avons montré que ces deux caractères étaient de bons candidats pour devenir des critères indirects utilisables dans un futur programme de sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Nos résultats ont montré l'importance d'utiliser un critère indirect intégrant à la fois les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, ces performances devant être caractérisées à partir de deux phases de jeûne et de réalimentation.

## **2. La mise en place d'un programme de sélection pour l'ingéré résiduel chez le poisson**

### **2.1. La prédiction de la réponse à la sélection sur les critères indirects**

L'ensemble de nos résultats suggère que l'on peut améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment par voie de sélection et, en particulier, en sélectionnant sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice.

Nous avons calculé chez le bar les progrès génétique que l'on pouvait espérer sur nos critères indirects. Les valeurs d'héritabilité comprises entre 0,13 et 0,38 nous permettent d'espérer chez cette espèce un gain compris entre 0.1 et 0.8 écarts-types phénotypiques par génération pour une intensité de sélection comprise entre 1 et 2 (soit une proportion d'individus sélectionnés entre 35 et 5%).

Néanmoins, pour établir une stratégie de sélection, il nous manque les données nécessaires pour prédire la réponse à la sélection. En effet, la réponse corrélée d'un caractère sur la sélection de critères indirects dépend à la fois des corrélations génétiques entre les deux caractères et de leurs héritabilités. Elle se calcule selon l'équation suivante :

$$RC_{C2} = i \times h_{C1} \times h_{C2} \times r_G \times \sigma_{C2}$$

où  $RC_{C2}$  est la réponse corrélée du caractère 2 (dans notre cas l'ingéré résiduel) pour une sélection sur le caractère 1 (dans notre cas le critère indirect choisi),  $i$  est l'intensité de sélection,  $h_{C1}$  est l'héritabilité du caractère 1,  $h_{C2}$  est l'héritabilité du caractère 2,  $r_G$  est la corrélation génétique entre le caractère 1 et le caractère 2, et  $\sigma_{C2}$  est la variance phénotypique du caractère 2. Chez la truite, aucun paramètre génétique n'a pu être estimé car nous n'avons travaillé que sur 10 génotypes. Chez le bar, où l'ingéré résiduel n'a pas pu être estimé sur des données familiales, nous n'avons pu estimer, ni son héritabilité, ni les corrélations génétiques avec les critères indirects. Seules les héritabilités des critères indirects ( $h_{C1}$ ) ont pu être estimées.

L'estimation des paramètres génétiques de l'ingéré résiduel peut être longue et coûteuse. Pour les espèces sensibles à la mesure des rayons-X, pour lesquelles des mesures d'ingéré individuel ne sont pas possibles, l'estimation des paramètres génétiques de l'ingéré résiduel doit se faire par des mesures d'ingéré de groupe impliquant l'élevage des familles en bassins



séparés. Une estimation rigoureuse de l'ingéré résiduel des familles nécessite un minimum de trois réplicats, sur un minimum de 50 familles, donc un dispositif expérimental conséquent. Par ailleurs, compte tenu des effets bassins sur l'ingéré résiduel, qui, comme nous l'avons vu lors de notre expérience avec les clones, 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. Il ne pourra être totalement annulé même en élevant les familles en triplicat. Il apparaît donc plus judicieux de démarrer directement un programme de sélection sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice afin de sélectionner des groupes divergents sur lesquels tester la réponse corrélée de l'ingéré résiduel. Pour ce faire, les conditions expérimentales dans lesquelles les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des individus seront caractérisées doivent être déterminées.

## **2.2. La caractérisation des critères indirects : définir les conditions expérimentales**

Nos expériences conduites chez la truite arc-en-ciel et chez le bar nous ont permis d'estimer la part des variations de nos critères indirects expliquée par l'environnement, qui est comprise entre 49 et 68 % et entre 62 et 87 % respectivement pour la truite arc-en-ciel et pour le bar. Les conditions expérimentales dans lesquelles ces performances sont caractérisées doivent donc être rigoureusement contrôlées.

### *L'importance du passé nutritionnel*

Nous avons pu étudier l'effet du passé nutritionnel sur les relations entre l'ingéré résiduel et les critères indirects en comparant les résultats des deux expériences conduites avec les clones de truite arc-en-ciel (expériences 1 et 2). Comme expliqué précédemment les poissons ont été nourris à satiété dans la première expérience et à 70 % de la satiété dans la seconde. Nous avons pu constater que le taux de rationnement des individus avait influencé les relations entre nos critères indirects et les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 10). 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. Cette distinction aurait pu affecter les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des individus si, en condition de mélange, les clones exprimant le plus faible potentiel de croissance avaient été dominés par les clones

au potentiel de croissance élevé. De telles interactions auraient été observées si l'écart phénotypique entre les clones avait été creusé entre les conditions d'élevage mélangé et les conditions d'élevage séparé. Or, nous avons calculé que le coefficient de variation entre les taux de croissance des clones élevés en mélange était de 6 % alors, qu'entre clones élevés séparément, ce coefficient de variation était de 14 %. L'élevage en mélange n'a donc pas augmenté l'écart phénotypique entre les clones. De plus, lors de nos différentes biométries, nous avons observé la même disparité de taille au sein des poissons d'un même bassin entre les expériences 1 et 2. Ces résultats suggèrent, que, même au sein d'un groupe d'individus possédant le même génotype et ayant donc *a fortiori* le même potentiel génétique de croissance, une hiérarchie de poids peut s'établir. A notre connaissance, aucune étude n'a comparé l'intensité de l'effet du passé nutritionnel et du mode d'élevage des familles sur les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment.

Dans l'expérience 2, « élevage séparé », le critère indirect le plus pertinent est la première phase de jeûne alors que, dans l'expérience 1, « élevage mélangé », le critère le plus pertinent est un critère composite intégrant à la fois les performances exhibées au cours des premières phases de jeûne et de réalimentation.

**Tableau 10.** Coefficients de corrélation entre deux phases de jeûne de trois semaines alternées par deux phases de réalimentation de trois semaines et l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez 10 clones de truite arc-en-ciel, pour des poissons élevés en mélange et nourris à satiété ou élevés séparément et nourris à 70 % de la satiété

Type d'élevage	séparé		mélangé	
Nombre jours	104		43	
alimentation	70 % de la satiété		satiété	
réplicats	3		6	
Type de mesure	Ingéré résiduel		Efficacité alimentaire	
Phase expérimentales	R	P	R	P
Jeûne 1 (FD1)	0,36	0,30	<b>0,75</b>	<b>0,01</b>
Réalimentation 1 (RF1)	0,44	0,20	-0,38	0,27
Jeûne 2 (FD2)	0,10	0,78	0,09	0,79
Réalimentation 2 (RF2)	0,42	0,22	-0,29	0,41
FD1 + RF1	<b>0,60</b>	<b>0,06</b>	0,13	0,71
FDJ2 + RF2	0,49	0,15	-0,17	0,63
FD1 + RF1 + FD2 + RF2	0,55	0,09	-0,01	0,98

Une corrélation positive entre l'ingéré résiduel et les critères indirects signifie que les individus utilisant efficacement l'aliment ont des valeurs de critères indirects faibles. A l'inverse, une corrélation positive entre l'efficacité alimentaire et les critères indirects signifie que les individus utilisant efficacement l'aliment ont des valeurs de critères indirects élevées.

Pour pouvoir comparer les corrélations entre les deux expériences, les corrélations entre les clones ont été calculées sans prendre en compte l'effet bassin, contrairement aux résultats présentés dans le chapitre 2.

*P* = probabilité que les corrélations diffèrent de zéro

Nous avons vérifié, si malgré ces différences, les informations apportées par les phases de jeûne et de réalimentation mesurées dans l'expérience 2, « élevage séparé », pouvaient être utilisées pour prédire les performances d'ingéré résiduel mesurées au cours de l'expérience 1, « élevage mélangé », (tableau 11). De plus, afin de tester si les performances exhibées par les individus au cours de l'expérience, « élevage séparé », pouvaient apporter des informations supplémentaires à la caractérisation des performances de jeûne et de réalimentation, nous nous avons analysé la corrélation entre la moyenne de l'ensemble de ces performances et l'ingéré résiduel des clones (tableau 11).

**Tableau 11.** *Corrélation entre l'ingéré résiduel des 10 clones hétérozygotes mesurés dans l'expérience « élevage mélangé », et les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice mesurées sur les mêmes clones dans l'expérience « élevage séparé » (haut du tableau), et corrélations entre l'ingéré résiduel et les moyennes de ces mêmes performances mesurées au cours des expériences « élevage mélangé » et « élevage séparé » (bas du tableau)*

Phase expérimentales		Ingéré Résiduel	
		R	P
Expérience élevage séparé	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 + RF1	0,25	0,49
	FDJ2 + RF2	0,15	0,68
	FD1 + RF1 + FD2 + RF2	0,26	0,47
Moyenne expériences élevages mélangé et séparé	Jeûne 1 (FD1)	0,16	0,64
	Réalimentation 1 (RF1)	0,34	0,33
	Jeûne 2 (FD2)	-0,04	0,92
	Réalimentation 2 (RF2)	0,40	0,26
	FD1 + RF1	0,44	0,21
	FDJ2 + RF2	0,41	0,24
	FD1 + RF1 + FD2 + RF2	0,46	0,18

P = probabilité que les corrélations diffèrent de zéro

N = 10

Les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice exhibées par les poissons pendant l'expérience « élevage séparé » ne peuvent permettre de prédire l'ingéré résiduel des poissons mesuré au cours de l'expérience « élevage mélangé » (tableau 11). Nous en concluons donc que le taux de rationnement des individus avant les phases de jeûne et de réalimentation affecte la pertinence avec laquelle les performances des critères indirects sont caractérisées. Une hypothèse qui pourrait expliquer cette influence est que le taux de rationnement ait modifié le statut physiologique des individus, ce qui aurait affecté leurs performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. En effet, nous avons montré dans l'expérience présentée au chapitre 1 que le poids des individus a une influence significative sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice. Nous

supposons que le potentiel de croissance exprimé juste avant les phases de jeûne peut refléter les conditions physiologiques des individus en début de phase de jeûne. Nous avons soustrait les performances initiales de croissance aux valeurs de nos critères indirects afin de tester si la prise en compte des variations de croissance permettait de mieux prédire l'efficacité d'utilisation de l'aliment (tableau 12).

**Tableau 12.** *Corrélation entre l'ingéré résiduel des 10 clones hétérozygotes mesurés dans l'expérience « élevage séparé », et les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice corrigées par le coefficient de croissance thermique de la phase de croissance initiale ( $TGC_{BG}$ ) mesurés sur les mêmes clones dans l'expérience « élevage mélangé » (haut du tableau) et dans l'expérience « élevage séparé » (bas du tableau)*

Phase expérimentales		Ingéré Résiduel	
		R	P
Expérience élevage mélangé	J1 - $TGC_{BG}$	0,05	0,89
	R1 - $TGC_{BG}$	0,68	0,03
	J2 - $TGC_{BG}$	-0,01	0,98
	R2 - $TGC_{BG}$	0,57	0,08
	J1 + R1 - $TGC_{BG}$	0,62	0,05
	J2 + R2 - $TGC_{BG}$	0,56	0,09
	<b>J1 + R1 + J2 + R2 - <math>TGC_{BG}</math></b>	<b>0,70</b>	<b>0,02</b>
Expérience élevage séparé	<b>J1 - <math>TGC_{BG}</math></b>	<b>0,87</b>	<b>&lt;0,01</b>
	R1 - $TGC_{BG}$	-0,06	0,86
	J2 - $TGC_{BG}$	0,44	0,20
	R2 - $TGC_{BG}$	0,19	0,61
	J1 + R1 - $TGC_{BG}$	0,15	0,69
	J2 + R2 - $TGC_{BG}$	0,01	0,98
	J1 + R1 + J2 + R2 - $TGC_{BG}$	0,20	0,58

P = probabilité que les corrélations diffèrent de zéro

N = 10

En ne considérant que les résultats obtenus à partir de l'expérience « élevage séparé » (haut du tableau 12), nous constatons que la prise en compte de la croissance permet de mieux prédire les performances d'ingéré résiduel. Corriger par la croissance initiale a également permis de prédire les performances d'efficacité d'utilisation de l'aliment mesurées dans l'expérience « élevage mélangé » à partir des performances de résistance au jeûne observées au cours de l'expérience « élevage séparé ». Néanmoins, nous ne mesurons pas les mêmes

corrélations entre l'ingéré résiduel et les critères indirects au cours de l'expérience « élevage séparé » et au cours de l'expérience « élevage mélangé » (tableau 12).

L'influence significative du passé nutritionnel sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice avait effectivement déjà été constatée chez la truite arc-en-ciel (Boujard et al., 2000) et chez la truite fario (Mambrini et al., 2004b). Nos résultats montrent que le passé nutritionnel peut influencer la pertinence des critères indirects. En particulier, les performances d'individus ayant au préalable subi des restrictions alimentaires ne peuvent être utilisées pour prédire l'efficacité de l'utilisation de l'aliment d'individus destinés à être nourris à satiété.

#### *L'importance des variations de poids lors des phases de jeûne et de croissance compensatrice*

Les variations de poids doivent être suffisantes pour caractériser correctement les performances. Or, elles peuvent varier avec des facteurs de l'environnement et en premier lieu la température. Du fait de son influence sur le métabolisme des poissons, la température impacte les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des individus. Ainsi, pour une pisciculture dont la température varie avec le rythme des saisons, la question se pose quant à la période propice pour caractériser les performances des individus. Nous n'avons pas étudié l'effet des variations de la température sur les relations existantes entre les critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Néanmoins, on sait que l'effet majeur de la température sur la résistance au jeûne est son impact sur la vitesse de perte de poids et donc, sur le pourcentage de perte de poids final en fin de phase de jeûne. Nos résultats suggèrent que le pourcentage de perte de poids en phase de jeûne est un paramètre important qui peut faire varier l'amplitude des relations entre la résistance au jeûne et l'ingéré résiduel. En effet, dans l'expérience menée sur la truite arc-en-ciel (chapitre 2), le jeûne de trois semaines, mené en hiver, n'a conduit qu'à une perte de poids de 5 %. Or cette dernière n'est pas corrélée à l'ingéré résiduel. Il est possible, que chez cette espèce, il n'existe pas de corrélations entre ces deux caractères. Il est également possible que ce manque de relation soit expliqué par le fait que la perte de poids a été faible. Chez le bar, la perte de poids au cours du jeûne, pratiqué dans un dispositif expérimental thermorégulé, a été de 11 % (chapitres 3 et 4), et est discriminante des compétences en termes d'ingéré résiduel. Lors de mesures des performances de résistance au jeûne, il serait sans doute souhaitable de moduler la durée du jeûne afin que les individus perdent en moyenne 10 % de leur poids initial. De même, la durée de la phase de réalimentation doit être ajustée en fonction de la température. Nous

préconisons une durée de réalimentation au moins aussi longue que la période de jeûne, stratégie qui s'est avérée fructueuse chez la truite arc-en-ciel aussi bien que chez le bar.

### *L'importance du statut physiologique*

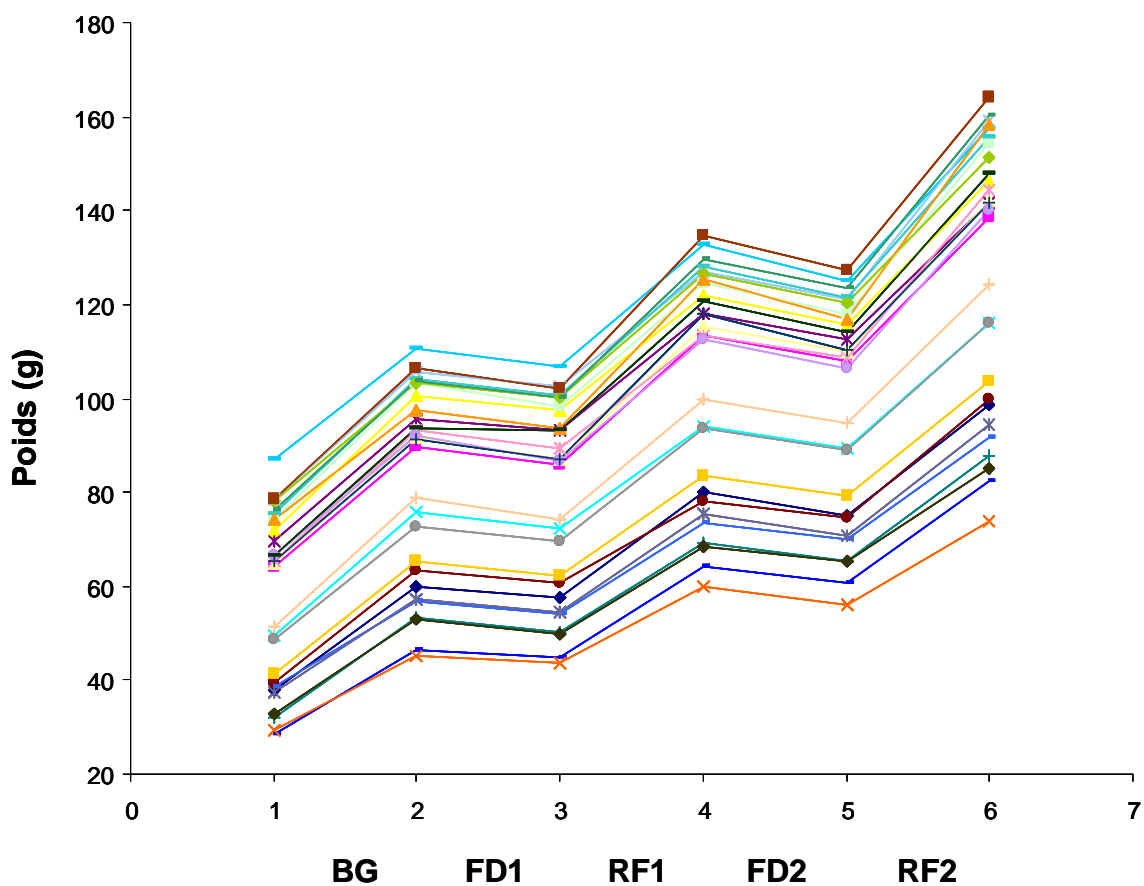
Une étude ayant testé l'influence des saisons sur les variations de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des gardons montre, qu'à température constante et à luminosité constante, les poissons perdent moins de poids en phase de jeûne s'il est effectué en hiver. Effectivement, la composition corporelle des poissons varie selon les saisons, les réserves lipidiques du foie étant plus élevées en automne, en prévision de l'hiver et de la diminution de la ressource en aliment (van Dijk et al., 1992). Les résultats de cette étude suggèrent une certaine adaptation des individus au jeûne. Une seconde étude a comparé les variations de poids d'individus males matures et immatures d'omble chevalier au cours de phases 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 4 cycles de jeûne et de réalimentation. Il semble donc que le statut physiologique des poissons ait une influence sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des individus.

Pour tester la stabilité de nos critères indirects sur le long terme, nous avons réalisé, chez le bar, des mesures de résistance au jeûne et de croissance compensatrice un an après avoir caractérisé pour la première fois ces performances (chapitre 3). Les corrélations sont comprises entre 0,33 et 0,38 ( $P < 0,001$ ) pour les phases de jeûne et sont égales à 0,13 ( $P < 0,01$ ) pour les phases de réalimentation. Toutefois, les performances des poissons au cours de cette séquence ont été bien plus faibles que celles observées l'année précédente (chapitre 3). 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 faibles corrélations avec les phases 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 % pour la première phase et la deuxième phase de réalimentation, respectivement. Ceci peut être expliqué par l'âge avancé des poissons, leur croissance étant continue mais ralentissant avec le temps. La croissance compensatrice de moindre intensité exhibée au cours de la phase de réalimentation supplémentaire peut aussi être la conséquence de la faible perte de poids au cours de la phase de jeûne précédente.

Nous avons corrigé toutes les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par la croissance initiale d'avant jeûne. Les corrélations phénotypiques restent faibles même après ces corrections -0,16 ( $P < 0,001$ ) pour les phases de jeûne et 0,14 et 0,21 ( $P < 0,001$ ) pour les phases de réalimentation. Il se peut que la phase de jeûne supplémentaire n'ait pas été suffisante pour caractériser les performances réelles des poissons. Quoiqu'il en soit, la faible corrélation 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 ressort néanmoins de cette comparaison que les performances restent phénotypiquement corrélées, ce qui montre une certaine constance, il s'agirait de mieux décrire leur corrélation génétique afin de trancher la question.

Le taille d'un poisson est déterminé par deux processus i) son potentiel génétique de croissance et ii) sa position dans l'histogramme de répartition des poids du groupe avec lequel il est élevé. Ainsi, le fait qu'un poisson soit plus gros que la moyenne de la population s'explique par son fort potentiel de croissance et / ou par un avantage obtenu à un moment donné de son histoire de vie qui lui aurait permis d'avoir une taille supérieure à la moyenne de la population. Nous avons constaté que les individus d'un même clone, élevés dans un même bassin, se hiérarchisaient selon leur poids de manière similaire après des phases de croissance, de jeûne et de croissance compensatrice. Nous avons illustré ce phénomène sur la figure 14 qui représente l'évolution des poids de poissons, issus d'un même clone au cours d'une phase de croissance suivie de deux phases successives de trois semaines de jeûne alternées par trois semaines de réalimentation. Il semblerait que la hiérarchie intra-groupe soit déterminée dès la mise en lot. L'effet de ces structures sociales sur le gain de poids est bien connu puisqu'un protocole de sélection individuelle pour la croissance a été optimisé en réalisant des tris successifs sur la taille des poissons pour pouvoir casser ces structures et ainsi mieux caractériser le potentiel de croissance (Chevassus et al., 2004). Dans nos études conduites chez la truite arc-en-ciel et chez le bar, nous avons caractérisé les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par des taux de croissance s'affranchissant du poids initial (TGC). En répétant suffisamment les mesures par individus et par famille, nous avons pu mettre en évidence de la variabilité génétique significative de ces caractères (chapitres 2 et 4) sans avoir recours à ces tris successifs. Ces résultats suggèrent que l'utilisation des taux de croissance permet de s'affranchir de l'effet des structures sociales sur les performances de nos critères indirects, à condition que ces mesures soient suffisamment répétées par famille.





**Figure 14.** Evolution des poids de poissons issus d'un même clone, au cours d'une phase de croissance classique (BG) suivis de deux phases successives de trois semaines de jeûne (FD1 et FD2) alternées par trois semaines de réalimentation (RF1 et RF2).

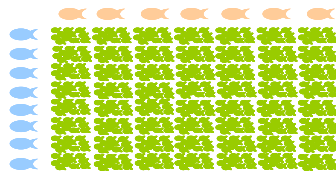
En résumé pour une bonne caractérisation des critères indirects nous préconisons i) de veiller aux conditions d'alimentation des individus d'avant jeûne, en particulier le mode d'alimentation doit être optimisé afin de s'assurer que tous les individus sont nourris à satiété, ii) d'optimiser la durée du jeûne en fonction de la température de l'élevage, de l'âge des individus et de l'espèce étudiée pour que les poissons perdent approximativement 10 % de leur poids d'avant jeûne iii) de caractériser les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice par des taux de croissance s'affranchissant du poids initial.

#### *La mise en place du programme de sélection*

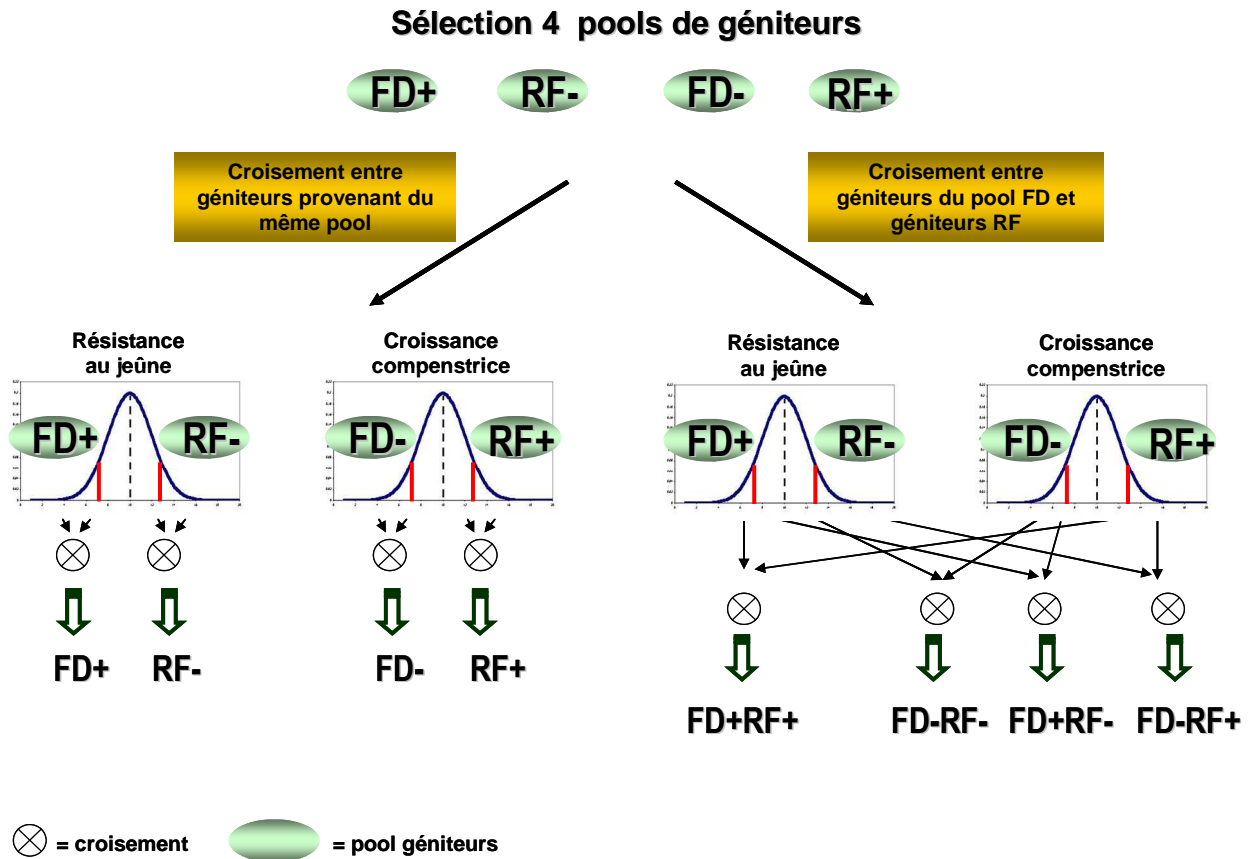
Une fois les individus caractérisés pour leurs performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, 4 pools de géniteurs peuvent être constitués : le pool des géniteurs

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 ( $RF^+$ ). Pour créer la génération suivante, les géniteurs issus d'un même pool peuvent être croisés pour constituer 4 lignées divergentes : lignée des individus peu résistants aux phases de jeûne ( $FD^+$ ), lignée des individus résistants aux phases de jeûne ( $FD^-$ ), lignée des individus présentant une faible croissance compensatrice ( $RF^-$ ), lignée des individus présentant une croissance compensatrice élevée ( $RF^+$ ) (figure 15). L'efficacité d'utilisation de l'aliment de ces 4 lignées est ensuite à comparer à 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. Le mieux est d'estimer l'efficacité d'utilisation de l'aliment par bassin, en triplicat y compris pour la lignée contrôle. L'intérêt de ce dispositif est de tester séparément l'effet de la sélection sur la résistance au jeûne et de la sélection sur la croissance compensatrice sur les variations d'efficacité d'utilisation de l'aliment. Pour tester l'effet d'une sélection conjointe sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice, 4 lignées supplémentaires peuvent être constituées en croisant les géniteurs des pools  $FD$  aux géniteurs des pools  $RF$ . Les 4 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 ( $FD^-RF^+$ ) (figure 15). De même, l'efficacité d'utilisation de l'aliment de ces 4 lignées supplémentaires est à comparer à l'efficacité d'utilisation de l'aliment d'une lignée contrôle.

L'étude de ces 8 lignées divergentes, en plus de la lignée contrôle, nécessite un dispositif expérimental conséquent. Cependant, elle ne se base pas sur un *a priori* quant au le sens des relations entre les critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. Ce dispositif expérimental est donc applicable à toutes les espèces de poissons.



Descendants issus d'un croisement factoriel complet soumis à des phases successives de jeûne, FD et de croissance compensatrice, RF



**Figure 15.** Création de 8 lignées divergentes sur la base des performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice des individus. A la suite de phases successives de jeûne et de réalimentation, 4 pools de géniteurs sont sélectionnés : 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 ( $RF^+$ ). D'une part, les individus d'un même pool sont croisés entre eux pour former 4 lignées divergentes : lignée des individus peu résistants aux phases de jeûne ( $FD^+$ ), lignée des individus résistants aux phases de jeûne ( $FD^-$ ), lignée des individus présentant une faible croissance compensatrice ( $RF^-$ ), lignée des individus présentant une croissance compensatrice élevée ( $RF^+$ ). D'autre part, les géniteurs des pools  $FD$  sont croisés avec les géniteurs des pools  $RF$  pour constituer 4 lignées divergentes supplémentaires : 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 ( $FD^-RF^+$ ).*

Il est important de considérer la réponse corrélée à la sélection sur nos critères indirects. Nous avons vu chez le bar, que i) le poids était génétiquement et positivement corrélé au critère indirect de résistance au jeûne ii) que le critère composite n'était pas génétiquement corrélé au poids. Chez cette espèce, il est donc possible de sélectionner sur nos critères indirects sans affecter le potentiel de croissance. Outre la notion de rendement, pour qu'une sélection de l'efficacité d'utilisation de l'aliment soit économiquement intéressante la qualité de la chair des poissons ne doit pas être altérée. Plus spécifiquement, il est nécessaire de mesurer la réponse corrélée en termes d'adiposité de la carcasse. 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 musculaire chez ces individus. En revanche, une sélection combinée sur les performances de résistance au jeûne et de croissance compensatrice ne devrait pas affecter la teneur en lipide intra musculaire des individus. Chez les vertébrés terrestres, la réponse corrélée de l'adiposité de la carcasse pour une sélection sur l'efficacité d'utilisation de l'aliment n'est pas univoque. Chez la volaille et chez la souris, une sélection pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment a conduit à une augmentation de l'adiposité des individus alors que, chez le bœuf, elle a conduit à une diminution de l'adiposité des individus (Pitchford, 2004). Chez le porc, la teneur en gras est régulièrement incluse dans les modèles d'estimation de l'ingéré résiduel. Pour cette espèce, les corrélations entre l'adiposité de la carcasse et l'ingéré résiduel dépend du modèle choisi (Pitchford, 2004). Il convient avant la mise en place de chaque 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, car ces données sont nécessaires à la prédiction de la réponse corrélée de la teneur en gras de la carcasse. Grâce aux mesures ultra-soniques et échographiques de l'épaisseur du tissu graisseux musculaire et peri-viscéral, la teneur en gras des poissons peut être mesurée sur les individus vivants. Par ailleurs nous savons qu'elle est fortement héritable chez le bar et chez la truite (Vandeputte, communication personnelle). Ces mesures sont à réaliser avant les phases de jeûne et de réalimentation qui pourraient affecter la composition corporelle lipidique des individus (paragraphe 3 de la discussion).

### **3. Les conséquences d'une sélection pour l'ingéré résiduel sur les variations de compositions corporelles et d'utilisation des nutriments**

Afin d'anticiper les conséquences d'une sélection pour l'ingéré résiduel en terme de qualité de chair et d'utilisation des nutriments, nous avons réalisé une série d'expériences. Les premières conduites chez la truite et chez le bar visaient à étudier les relations entre l'ingéré résiduel et le rendement en carcasse (poids individu éviscéré / poids individu entier \* 100). Les deuxièmes conduites chez la truite arc-en-ciel visaient à étudier la relation entre l'ingéré résiduel et les compositions corporelles. Ces résultats sont issus d'un jeu de données toujours en cours d'analyse, qui feront l'objet d'une publication à soumettre dans la revue aquaculture nutrition.

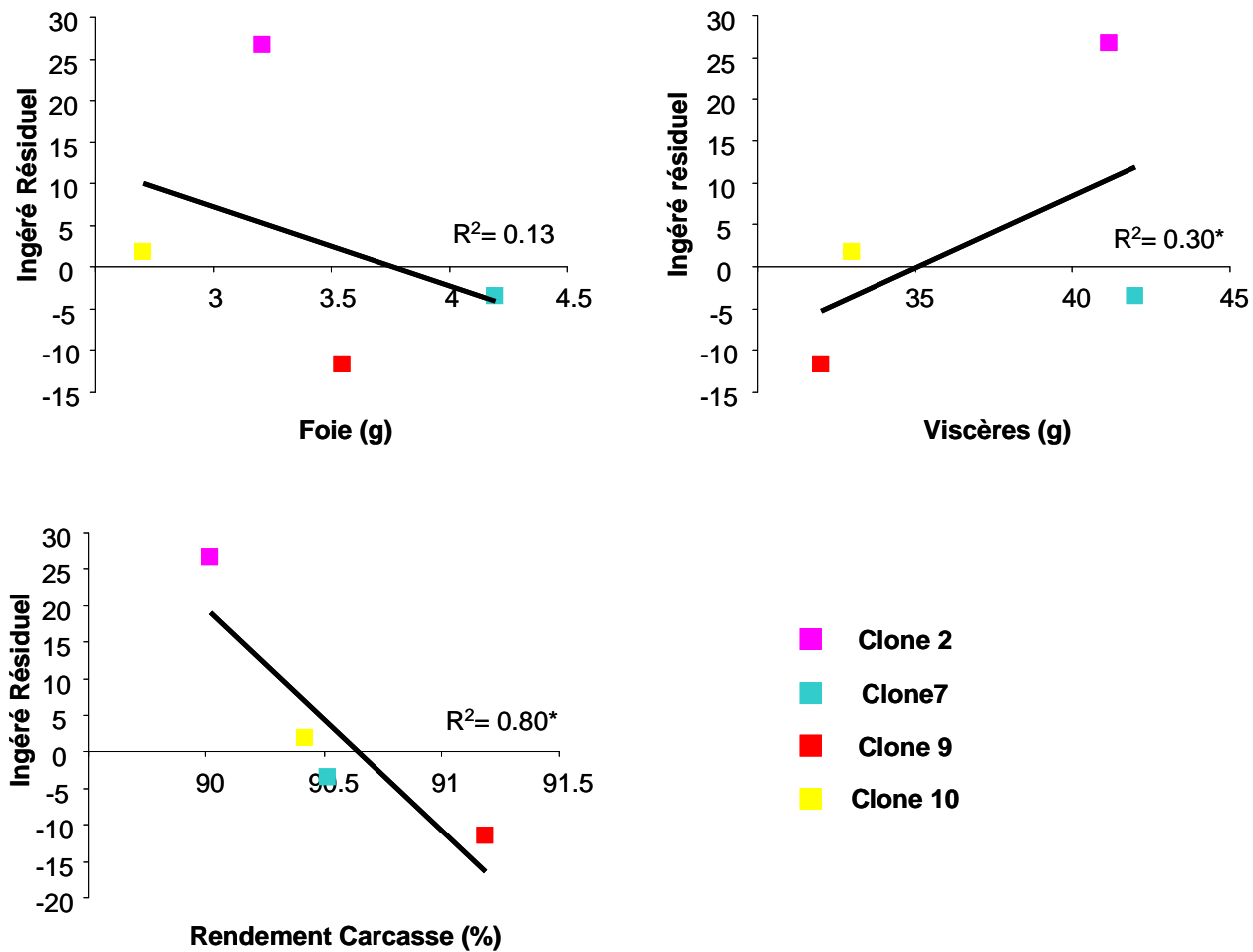
#### **3.1 La relation entre l'ingéré résiduel et le rendement en carcasse**

Nous avons étudié si les variations de gain de poids entre les individus plus ou moins efficaces étaient également liées à une variabilité de la répartition du muscle et des viscères. Pour ce faire, nous avons analysé le rendement en carcasse à l'issue des expériences conduites chez la truite et chez le bar, ceci étant nourris sans restriction. Les dissections ont été réalisées après que les poissons aient subi une phase de jeûne de trois semaines.

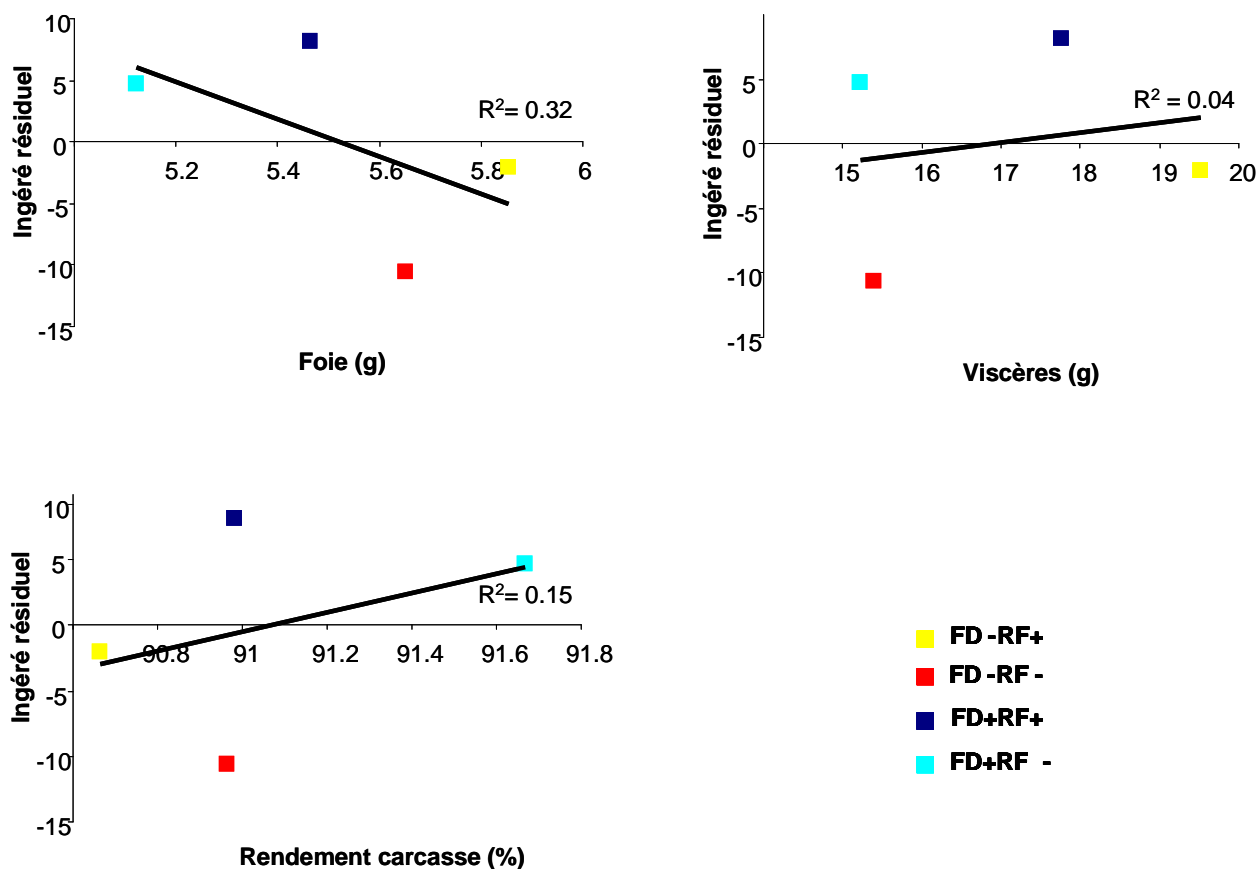
Chez la truite comme chez le bar, le rendement en carcasse n'a pas été altéré par les performances d'ingéré résiduel (figures 16 et 17). Chez le bar, nous n'avons observé aucune corrélation entre ces deux caractères, alors que chez la truite, les individus les plus efficaces sont ceux qui présentent le meilleur rendement carcasse. Il se peut que les relations entre le rendement en carcasse et l'ingéré résiduel dépendent, d'une part, du protocole expérimental et, d'autre part, de l'espèce étudiée, ce qui pourrait expliquer les différences de résultats entre nos deux expériences.

Chez la truite, le poids du tube digestif est négativement corrélé à l'ingéré résiduel, c'est du reste ce qui a en grande partie expliqué la relation négative entre l'ingéré résiduel et le rendement en carcasse. On sait par ailleurs, que le poids du tube digestif est fortement corrélé à la teneur en gras péri-viscéral (Elvingson and Johansson, 1993; Gjerde and Schaeffer, 1989; Tobin et al., 2006), et d'autre part que le tube digestif est chez la truite le premier site de stockage des lipides (Corraze and 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 espèce les teneurs en lipides des viscères et de la carcasse ne sont pas corrélées (Gjerde and Schaeffer, 1989; Quillet et al., 2007a; Tobin et al., 2006). Chez le bar les lipides sont principalement stockés dans le foie, or nous avons observé une tendance qui indiquerait une relation négative entre le poids du foie et l'ingéré résiduel. Cette relation suggère que, chez cette espèce, les individus les plus efficaces sont ceux qui stockent le plus de lipides. Nous avons également constaté lors de notre expérience menée chez le bar que les individus les plus efficaces étaient aussi ceux qui stockaient le plus de lipides dans le muscle (chapitre 3). 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 subi de phase de jeûne. Néanmoins, nos résultats suggèrent que cette relation est espèce dépendante et fournit des pistes pour étudier la relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides de manière plus approfondie.



**Figure 16.** Corrélations de l'ingéré résiduel avec le poids du foie (g), le poids des viscères (g) et le rendement en carcasse (%) entre 4 clones de truite arc-en-ciel sélectionnés sur leurs performances d'ingéré résiduel.



**Figure 17.** Corrélations de l'ingéré résiduel avec le poids du foie (g), le poids des viscères (g) et le rendement en carcasse (%) entre 4 groupes de bar sélectionnés sur leurs performances de résistance au jeûne (FD) et de croissance compensatrice (RF).

### 3.2 La relation entre l'ingéré résiduel et les compositions corporelles en lipides et en protéines

Pour comprendre les caractéristiques de l'utilisation des nutriments par les individus utilisant efficacement l'aliment, nous avons étudié les relations entre les performances d'efficacité alimentaire, compositions corporelles en protéines et en lipides et les rétentions en protéines et en lipides.

Ces mesures ont été réalisées sur les clones élevés séparément et alimentés à 70 % de leur ingestion volontaire.



### *Le choix des clones pour l'étude des compositions corporelles*

Parmi les 10 clones étudiés, 4 ont été sélectionnés pour des analyses de compositions corporelles en fonction de leur efficacité alimentaire et de leur ingéré (tableau 9). Le clone 9 a été sélectionné pour son efficacité alimentaire élevée, le clone 10 pour sa faible efficacité alimentaire. Les clones 2 et 7 ont été sélectionnés car ils présentaient tous deux une efficacité alimentaire représentative de l'efficacité alimentaire 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. Les compositions corporelles en protéines et en lipides des 4 clones ont été enregistrées au début et à la fin de la période de la croissance de 103 jours où les individus ont été nourris à 70 % de la satiété. La composition chimique de l'aliment distribué entre ces deux dates a également été mesurée, ce qui a permis de calculer les rétentions en protéines et en lipides pour ces 4 clones.

Les analyses ont été effectuées sur un lot de 5 poissons prélevés dans chaque bassin au début et à la fin d'une période de croissance de 104 jours. Les compositions corporelles ainsi que les rétentions ont été mesurées aux moyens d'analyses classiques (le pourcentage de matière fraîche a été mesuré en plaçant les échantillons 24 heures dans une étuve à 103°C, la teneur en protéine 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) à l'INRA de Saint-Pée-Sur-Nivelle.

**Tableau 13.** Taux moyen de protéines et de lipides exprimés en % de matière fraîche (MF), et rétention moyenne en protéines et en lipides (%) de 4 clones sélectionnés sur la base de leur performance d'efficacité alimentaire

Clone	Compositions corporelles		Rétention		Efficacité alimentaire
	Protéine (% MF)	Lipide (% MF)	Rétention protéines (%)	Rétention lipides (%)	
2	16.1 <sup>a</sup>	11.5 <sup>a</sup>	45.9 <sup>a</sup>	77.6 <sup>a</sup>	1,35 <sup>b</sup>
7	15.8 <sup>a</sup>	10.3 <sup>ab</sup>	43.7 <sup>b</sup>	67.4 <sup>ab</sup>	1,31 <sup>b</sup>
9	16.0 <sup>a</sup>	11.4 <sup>a</sup>	47.8 <sup>a</sup>	79.0 <sup>a</sup>	1,42 <sup>a</sup>
10	15.8 <sup>a</sup>	9.26 <sup>b</sup>	41.5 <sup>c</sup>	59.1 <sup>b</sup>	1,23 <sup>c</sup>
$F_{clone}$	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

$F$  est la valeur du test ANOVA incluant l'effet clone comme effet fixe. Dans l'analyse des taux de protéines et de lipides en % de matière fraîche le logarithme du poids initial a été ajouté en co-variable dans l'ANOVA.

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

#### *Les corrélations entre l'utilisation des nutriments et l'efficacité alimentaire*

Nous avons estimé une corrélation significativement positive entre la teneur corporelle en lipides et l'efficacité alimentaire (tableau 13), suggérant que les variations lipidiques expliqueraient des variations d'efficacité alimentaire. En revanche, nous n'avons pas détecté de relations significatives entre la composition corporelle en protéines et l'efficacité alimentaire. Dans notre étude nous avons estimé que les individus les plus gras étaient les plus efficaces. A nouveau, nous mettons donc en évidence une relation entre l'efficacité d'utilisation de l'aliment et le stockage des lipides. En revanche, ici, une meilleure utilisation de l'aliment est associée à une plus forte teneur en lipides de la carcasse, ce qui va toutefois dans le sens de résultats observés chez le bar. Il faut noter que dans cette expérience les individus étaient nourris à 70 % de la satiété alors que, dans l'expérience où nous avons mesuré le rendement en carcasse, les poissons étaient nourris à satiété. Or, on sait qu'il existe une interaction entre le niveau de rationnement et le génotype.

Nos résultats contrastent avec les hypothèses faites dans la littérature. Chez vertébrés terrestres et chez les poissons, l'accrétion d'un gramme de lipide étant plus coûteuse en énergie que l'accrétion d'un gramme de protéines, les individus gras sont donc supposés dépenser plus d'énergie pour leur croissance et sont de ce fait moins efficaces (Archer et al., 1999; Bureau et al., 2002; Pym, 1990). En effet, il a été constaté que les lignées maigres de

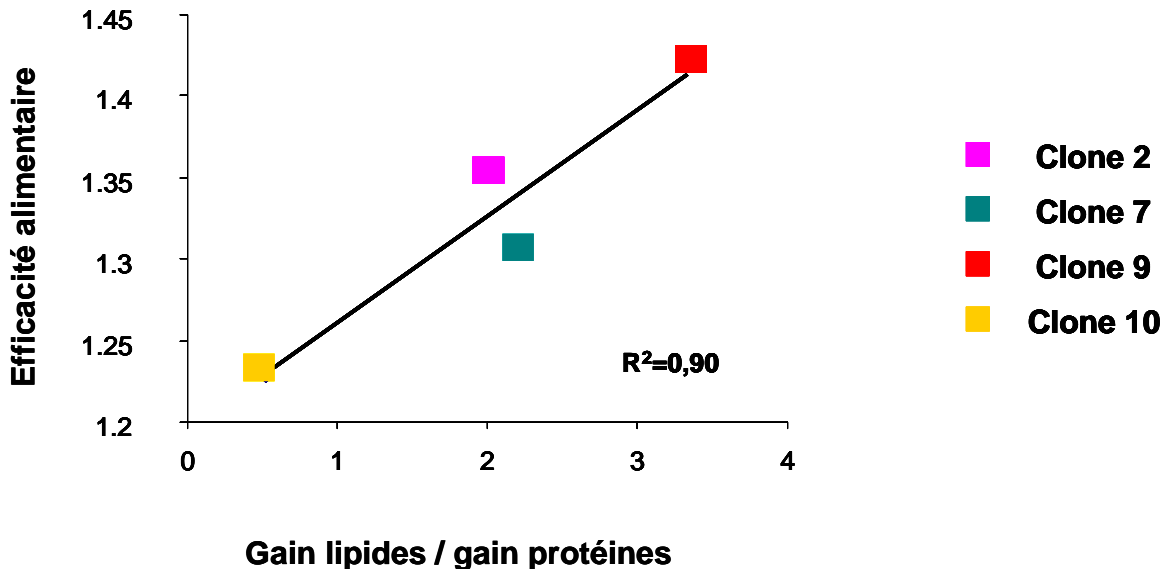
truite arc-en-ciel exhibaient une efficacité alimentaire meilleure que les lignées grasses, ces lignées grasses et maigres ayant été sélectionnées sur la teneur en gras intra musculaire mesuré à l'aide de mesures à ultras sons (Quillet et al., 2007b). La corrélation génétique entre l'efficacité alimentaire et les compositions corporelles en protéines et en lipides ont aussi été étudiées chez le corégone (Quinton et al., 2007b). Les auteurs montrent qu'une sélection pour la croissance et contre la teneur en lipide augmenterait significativement l'efficacité alimentaire de la population, mettant une nouvelle fois en exergue une relation négative entre l'efficacité alimentaire et la teneur en lipides corporelles. Les relations entre le stockage des lipides et l'efficacité d'utilisation de l'aliment sont donc à étudier plus en détail, d'autant plus que nos résultats suggèrent qu'une sélection pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'aliment pourrait conduire à une altération de la qualité de la chair. Dans le cadre d'une étude plus spécifique dans ce domaine, une attention toute particulière devra être apportée afin d'être capable de dissocier la répartition des lipides entre les viscères et le muscle.

Il est possible que la restriction alimentaire résultant de notre expérience ait été la cause de la divergence entre nos résultats et ceux des articles parrus. En restreignant les individus, nous avons engendré une forte corrélation entre l'efficacité alimentaire et le gain de poids des individus. Or, la teneur en lipide des individus est fortement liée à leur croissance (Gjedrem, 1997; Kause et al., 2007; Quinton et al., 2007b). La relation positive entre le gain de poids et l'efficacité alimentaire en condition restreinte ainsi que la forte corrélation entre l'efficacité alimentaire et la teneur en lipides pourraient expliquer la relation positive entre l'efficacité alimentaire et la composition corporelle en lipides mesurés dans notre étude.

De manière plus précise, nous avons étudié sur les clones restreints à 70 % de la satiété, l'évolution du ratio entre le gain en lipides et le gain en protéines par rapport aux variations d'efficacité alimentaire. On observe une corrélation positive entre ces deux caractères (figure 18). Le clone le plus efficace présentant le plus fort ratio. Ces résultats mettent en avant que le clone le plus efficace déposerait préférentiellement les lipides par rapport aux protéines. A l'inverse, le clone le moins efficace déposerait préférentiellement les protéines. Les différences d'orientation du métabolisme expliqueraient donc des différences d'efficacité alimentaire.

Ces résultats confirment la relation entre l'efficacité alimentaire et la teneur en lipides décrite précédemment. Nous avons vu que cette relation était vraisemblablement dépendante de l'espèce et du taux de rationnement. Nous ajoutons que, lors de l'étude des relations entre

l'efficacité alimentaire et le stockage des lipides, il faut tenir compte de l'orientation privilégiée du métabolisme vers un stockage en lipides ou en protéines.



**Figure 18.** Relation entre l'efficacité alimentaire et le ratio entre le gain en lipides corporelles (% de la masse fraîche) et le gain en protéines corporelles (% masse fraîche), mesurée pour 4 clones ( $n = 3$ ) au cours d'une phase de croissance de 103 jours où les individus ont été restreint à 70 % de la satiété.

Nous avons calculé les corrélations entre les rétentions en nutriments et l'efficacité alimentaire des clones sélectionnés. Elles sont positives et de mêmes importances pour les protéines et les lipides, ce qui nous indique une meilleure utilisation globale de l'aliment par les individus efficaces. Pour les protéines, ces corrélations ne sont pas surprenantes puisque ces rétentions 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'efficacité alimentaire. Or, dans notre étude, il semble bien qu'il y ait une relation étroite entre le stockage des lipides et l'efficacité alimentaire.

L'analyse des rétentions brutes ne nous permet pas de savoir si cette meilleure utilisation globale de l'aliment est aussi expliquée par une meilleure capacité de digestion de l'aliment ou par une meilleure capacité métabolique, ces processus physiologiques pouvant tout deux

expliquer des variations d'efficacité alimentaire. En effet, dans la littérature, les différences d'efficacité alimentaire ont été associées soit à des différences de capacités digestives (Azevedo et al., 2004a), 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; McCarthy et al., 1994). Dans nos conditions d'élevage, nous avons montré que les individus les plus efficaces présentaient une teneur en lipides élevée probablement expliquait par une tendance à déposer les lipides préférentiellement aux protéines. Ces différences d'orientation métabolique expliqueraient, au moins en partie, la meilleure utilisation globale de l'aliment des individus.

#### *La variabilité génétique des compositions corporelles et des rétentions en nutriments*

Nous avons mis en évidence de la variabilité significative inter clones pour la teneur en lipides, mais pas pour la teneur en protéines (tableau 13). Ces résultats sont en accord avec la littérature qui montre, chez les salmonidés, une héritabilité élevée à modérée de la teneur en lipides de la carcasse ( $h^2 = 0,21 \pm 0,06$  (Quinton et al., 2007b) ; 0,40 (Tobin et al., 2006);  $0,47 \pm 0,19$  (Gjerde and 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);  $0,08 \pm 0,03$  (Gjerde and Schaeffer, 1989)).

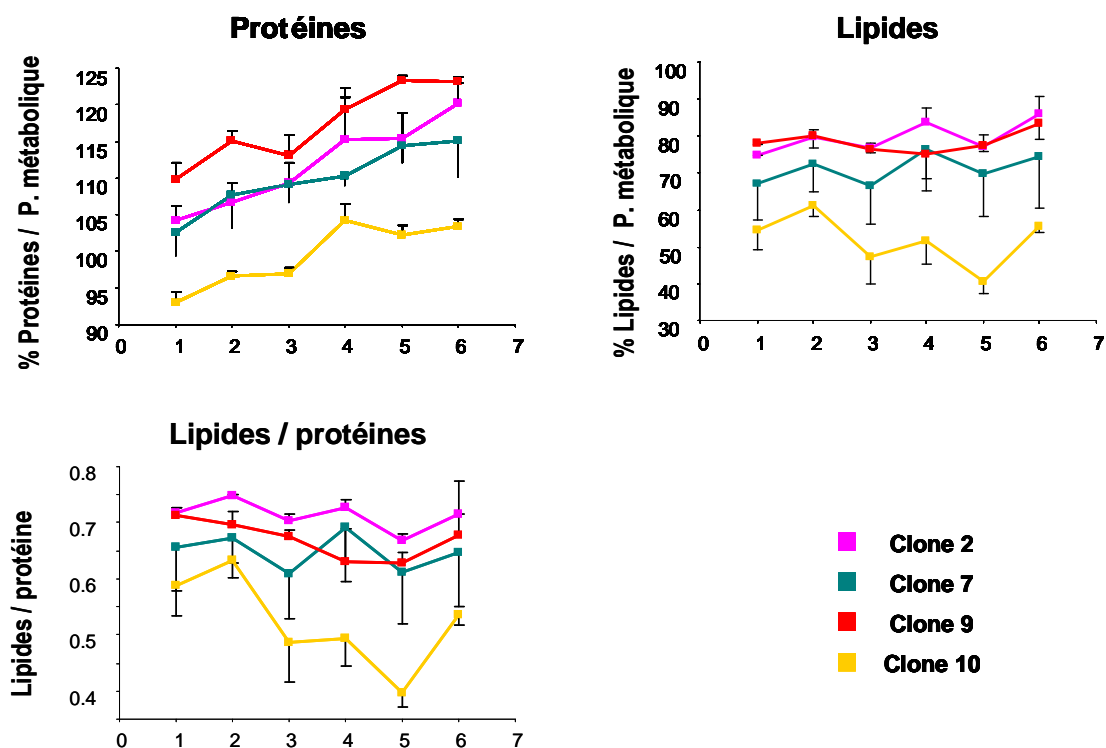
En revanche, les rétentions en lipides comme en protéines sont significativement différentes entre clones, ces différences étant plus importantes pour les lipides (25 % de variations entre clones) que pour les protéines (15 % de variations entre clones). On sait par ailleurs qu'il existe des variations inter espèces de la rétention en protéines (Azevedo et al., 2004b; Berg and Bremset, 1998; Rasmussen and Ostefeld, 2000). Pour la première fois, nos résultats montreraient expérimentalement qu'il existe des variations intra espèce de ce caractère.

Sous couvert d'une meilleure caractérisation des paramètres génétiques, on devrait pouvoir, chez la truite, sélectionner des individus sur leurs capacités de rétention en nutriments. Ces lignées divergentes pourraient, entre autres, être utilisées afin de mieux comprendre le déterminisme génétique de la régulation de l'utilisation des lipides et des protéines chez ces espèces.

### **3.3 La relation entre l'ingéré résiduel et l'utilisation des nutriments en phase de jeûne et de réalimentation**

A l'issue de la phase de croissance où les individus ont été nourris à 70 % de la satiété, les 4 clones ont subi une phase de croissance supplémentaire de trois semaines, les individus étant cette fois-ci nourris à satiété. Les compositions corporelles des 4 clones ont été caractérisées au début et à la fin de cette phase de croissance supplémentaire ainsi qu'au début et à la fin des deux phases de trois semaines de jeûne alternées par deux phases de trois semaines de réalimentation. Cette manipulation a été conduite selon le même protocole utilisé pour l'étude des rétentions en nutriments. Les analyses ont été réalisées à partir de 5 poissons prélevés à la fin de chaque phase de cette nouvelle période expérimentale.

Compte tenu des variations importantes de poids des clones au début de cette nouvelle période expérimentale, pour étudier l'utilisation des nutriments de ces 4 clones au cours des phases de jeûne et de réalimentation, le pourcentage de lipides et de protéines (% de la matière fraîche) a été corrigé par le poids métabolique des clones.



**Figure 19.** Évolution du pourcentage de protéines et de lipides de la matière fraîche corrigés par le poids métabolique et l'évolution du ratio lipides / protéines au cours d'une phase de croissance basique (comprises entre le temps 1 et le temps 2) puis deux phases successives de jeûne de trois semaines (comprises respectivement entre le temps 2 et le temps 3 et entre le temps 4 et le temps 5), alternées par deux phases successives de réalimentations de trois semaines (comprises respectivement entre le temps 3 et le temps 4 et entre le temps 5 et le temps 6) pour 4 clones divergents par leurs performances d'efficacité alimentaire.

#### Utilisation des nutriments au cours de phases successives de jeûne et de réalimentation

On constate, qu'à la suite de ces phases successives de jeûne et de réalimentation, la teneur en protéines rapportée au poids métabolique a fortement augmenté pour les 4 clones, tandis que la teneur en lipides n'a que très faiblement augmenté (figure 19). Pourtant, chez les poissons, au cours de la vie de l'individu, la teneur en protéines rapportée au poids est supposée restée stable (Shearer, 1994), alors que la teneur en lipides augmente avec l'âge (Grayton and Beamish, 1977; Jobling et al., 1998). Lors de nos expériences nous n'avons pas observé ces tendances car l'effet du jeûne et de la réalimentation doit influencer ces évolutions. Nous constatons une augmentation du taux relatif en protéines par rapport au pourcentage de matière fraîche. En effet, si l'on regarde en détail les phases de jeûnes, nous constatons

qu'excepté pour le clone 9, les taux en lipides diminuent alors que les taux en protéines augmentent. Le fait que la teneur en protéines par rapport au poids ait augmenté nous laisse penser que les poissons ont utilisé préférentiellement leur réserve lipidique pour surmonter les phases de jeûne. Ces observations contrastent avec des résultats précédents qui prédisaient une utilisation préférentielle des protéines comme source d'énergie en période de jeûne chez la truite arc-en-ciel (Lauff and Wood, 1996). Il est possible que le choix du substrat énergétique pendant les phases de jeûne dépende de l'âge des individus, ce qui expliquerait ces différences de résultats.

L'analyse de la séquence de l'utilisation des lipides et des protéines nous montre que le clone le plus efficace (clone 9) est celui dont le ratio lipides sur protéines reste le plus stable. A *contrario* chez clone le moins efficace (clone 10) on observe une utilisation drastique des lipides par rapport aux protéines. Le clone le plus efficace est donc aussi celui qui est capable de conserver sa composition corporelle quelque soit la phase expérimentale. Il se pourrait que se soit cette stabilité qui lui confère ses propriétés d'utilisation efficace de l'aliment.

#### *Variations des compositions corporelles après une phase de jeûne et de réalimentation*

Les compositions corporelles en protéines des 4 clones augmentent entre le début de la première phase de jeûne (temps 2) et le début de la deuxième phase de jeûne (temps 4) (figure 19). Les compositions corporelles en lipides entre ces deux mêmes phases augmentent pour les clones 2 et 7 et diminuent pour les clones 9 et 10. Enfin le ratio lipides / protéines diminue pour tous les clones sauf pour le clone 7. Ensemble ces résultats montrent que les clones n'ont pas retrouvé leur composition corporelle initiale après la première phase de réalimentation. Ces résultats sont la preuve que les individus n'abandonnent pas la première et la deuxième phase de jeûne et de réalimentation avec le même statut physiologique et tendent à confirmer notre hypothèse stipulant que les performances exhibées par les individus en première et en deuxième phase ne doivent pas être considérées comme les mêmes caractères. Nous renforçons donc nos préconisations de caractériser nos critères indirects en utilisant les performances de deux phases successives de jeûne et de réalimentation.

Nos résultats mettent en évidence une relation étroite entre le stockage des lipides et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. L'intensité de cette relation dépendrait à la fois de l'espèce et du lieu de stockage des lipides. Par ailleurs, les différences d'efficacité alimentaire entre nos clones se sont traduites par des variations de l'utilisation globale de l'aliment, qui peuvent s'expliquer, d'une part, par des différences d'orientation du métabolisme et, d'autre



part, par des différences de stabilité des compositions corporelles en protéines et en lipides au cours de phase de jeûne et de réalimentation.

## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**

L'association entre la technique des rayons-X et les clones de truites arc à ciel a été une stratégie efficace pour mettre en évidence de la variabilité génétique de l'efficacité d'utilisation de l'aliment chez le poisson dans les conditions d'élevage. Dans nos conditions d'expérimentation, la part de variabilité génétique de ce caractère était de 23 %, soit trois fois moins que la part de variabilité génétique du poids qui est un caractère modérément héritable chez le poisson. Néanmoins, nous avons estimé que ces 23 % étaient significativement différents de zéro, prouvant la faisabilité d'une amélioration de ce caractère par la voie génétique. En appliquant une stratégie similaire aux bars, une espèce récemment domestiquée, nous avons mis en évidence que l'utilisation des rayons-X pour mesurer les variations de l'efficacité d'utilisation de l'aliment n'était pas applicable à toutes les espèces de poissons, confirmant la nécessité d'avoir à disposition des critères indirects de ce caractère pour mettre en place un programme de sélection.

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 fort chez ces deux espèces. Notamment, chez le bar, les héritabilités de ces caractères ont été estimées entre  $0,13 \pm 0,03$  et  $0,38 \pm 0,02$ . De plus ces caractères s'avèrent relativement stables dans le temps comme démontré par les corrélations génétiques fortes entre deux périodes successives de jeûnes ainsi qu'entre deux périodes successives de croissance compensatrice mises en évidence chez les deux espèces.

L'utilisation, d'une part, des clones de truites arc-en-ciel avec lesquels il a été possible de dissocier la variabilité génétique et environnementale de nos caractères et, d'autre part, des bars présentant une large base génétique nous a permis d'obtenir un jeu de données pertinents sur les relations existantes entre nos critères indirects et l'efficacité d'utilisation de l'aliment. A partir de nos résultats, nous avons donc pu mettre en place un protocole de sélection optimisé pour l'efficacité d'utilisation de l'aliment à partir de nos critères indirects, préconisant i) l'utilisation conjointe des performances de jeûne et de croissance compensatrice ii) la réalisation de deux phases successives de jeûne et de réalimentation pour la caractérisation de ses performances iii) le contrôle rigoureux des conditions d'élevage devant être le plus homogènes possibles pour tous les individus iv) l'optimisation de la durée du jeûne en fonction de l'élevage pour une perte de poids suffisante des individus de l'ordre de

10 % v) la caractérisation des performances de jeûne et de croissance compensatrice par des taux de croissance s'affranchissant du poids initial.

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 suggèrent 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 une lignée contrôle pourra attester de la pertinence de notre programme optimisé de sélection. Par ailleurs, l'utilisation des techniques de génomique pour mettre en évidence des réseaux de gènes impliqués dans les variations d'efficacité d'utilisation permettra de mieux comprendre les variations de ce caractère et, ainsi, d'anticiper les réponses corrélées à la sélection. Ce travail a débuté en collaboration entre le laboratoire de génétique des poissons et la station de génétique quantitative appliquée de l'INRA.

Enfin, la relation entre le métabolisme lipidique et l'efficacité d'utilisation de l'aliment est à analyser plus en profondeur, en établissant par exemple des lignées divergentes pour la rétention en lipides. La comparaison entre ces lignées de, leur repartitions en lipides corporelles, leur rendement en carcasse, l'orientation privilégiée de leur métabolisme vers un stockage en lipides ou en protéines et de leur efficacité d'utilisation de l'aliment, permettra dans premier temps de mieux comprendre les relations entre l'utilisation des lipides et l'efficacité d'utilisation de l'aliment, et dans un deuxième temps d'anticiper la réponse corrélée à la sélection pour une meilleur efficacité de l'aliment entre terme d'adiposité de la carcasse.

## **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Alanara, A. and E. Brannas. 1996. Dominance in demand-feeding behaviour in Arctic charr and rainbow trout: The effect of stocking density. *J. Fish Biol.* 48:242-254.
- Ali, M., A. Nicieza, and R. J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish Fish.* 4:147-190.
- Ali, M. and R. J. Wootton. 2001. Capacity for growth compensation in juvenile three-spined sticklebacks experiencing cycles of food deprivation. *J. Fish Biol.* 58:1531-1544.
- Ali, M. Z. and K. Jauncey. 2004. Evaluation of mixed feeding schedules with respect to compensatory growth and body composition in African catfish *Clarias gariepinus*. *Aquacult. Nutr.* 10:39-45.
- Alvarez, D. and A. G. Nicieza. 2005. Compensatory response 'defends' energy levels but not growth trajectories in brown trout, *Salmo trutta* L. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272:601-607.
- Archer, J. A., W. S. Pitchford, T. E. Hughes, and P. F. Parnell. 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., E. C. Richardson, R. M. Herd, and P. F. Arthur. 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. *Aust. J. Agr. Res.* 50:147-161.
- Arthur, P., J. Archer, D. Johnston, R. Herd, E. Richardson, and P. Parnell. 2001a. 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.
- Arthur, P., G. Renand, and D. Krauss. 2001b. Genetic and phenotypic relationships among different measures of growth and feed efficiency in young Charolais bulls. *Livest. Prod. Sci.* 68:131-139.
- Azevedo, P. A., S. Leeson, C. Y. Cho, and D. P. Bureau. 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., S. Leeson, C. Y. Cho, and D. P. Bureau. 2004b. Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. *Aquaculture* 234:393-414.
- Azevedo, P. A., J. van Milgen, S. Leeson, and D. P. Bureau. 2005. Comparing efficiency of metabolizable energy utilization by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) using factorial and multivariate approaches. *J. Anim. Sci.* 83:842-851.
- Balon, E. K. 2004. About the oldest domesticates among fishes. *J. Fish Biol.* 65:1-27.
- Becker, W. A. 1967. *Manual of procedures in quantitative genetics*. Pullmann, Washington ed. Washington University Press.

- Berg, O. and G. Bremset. 1998. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *J. Fish Biol.* 52:1272-1288.
- Bernon, D. and J. Chambers. 1988. Genetic parameters of unadjusted and adjusted age-constant feed consumption and efficiency of meat type chickens. *Poultry. Sci.* 67:1497-1504.
- Blake, R. W., S. D. Inglis, and K. H. S. Chan. 2006. Growth, carcass composition and plasma growth hormone levels in cyclically fed rainbow trout. *J. Fish Biol.* 69:807-817.
- Blaxter, K. 1989. *Energy metabolism in animals and man.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bolivar, R. B. and G. F. Newkirk. 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.
- Bordas, A., M. TixierBoichard, and P. Merat. 1992. Direct and Correlated Responses to Divergent Selection for Residual Food-Intake in Rhode-Island Red Laying Hens. *Brit. Poultry Sci.* 33:741-754.
- Boujard, T., C. Burel, F. Medale, G. Haylor, and A. Moisan. 2000. Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquat. Living Resour.* 13:129-137.
- Boujard, T., A. Cuvier, I. Geurden, L. Labbe, and M. Mambrini. 2006. Selection for growth and feeding hierarchy in brown trout. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 99:344-356.
- Boujard, T., J. Ramezi, M. Vandeputte, L. Labbe, and M. Mambrini. 2007. Group feeding behavior of brown trout is a correlated response to selection for growth shaped by the environment. *Behav. Genet.* 37:525-534.
- Braastad, B. and J. Katle. 1989. Behavioural differences between laying hen populations selected for high and low efficiency of food utilisation. *Brit. Poultry Sci.* 30:533-544.
- Brett, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21:1183-1226.
- Brett, J. R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respiratory physiology* 14:151-170.
- Broekhuizen, N., W. S. C. Gurney, A. Jones, and A. D. Bryant. 1994. Modeling Compensatory Growth. *Funct. Ecol.* 8:770-782.
- Bulle, F., P. Paulino, V. A. Sanches, and R. Sainz. 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., P. A. Azevedo, M. Tapia-Salazar, and G. Cuzon. 2000. Pattern and cost of growth and nutrient deposition in fish and shrimp: potential implications and applications. Page 111 in L. E. Cruz-Suarez, D. Ricque-Marie, M. Tapia-Salazar, M. A. Olvera-Novoa, and R. Civera-Cerecedo, eds. Mérida, Yucatan, Mexico.
- Bureau, D. P., K. Hua, and C. Y. Cho. 2006. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) growing from 150 to 600g. *Aquac. Res.* 37:1090-1098.
- Bureau, D. P., S. J. Kaushik, and C. Y. Cho. 2002. Bioenergetics. Page 1 in *Fish Nutrition*. J. E. Halver and R. W. Hardy, eds. Academic press, San Diego, California.
- Cai, W., D. Casey, and J. Dekkers. 2008. Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* 86:287-298.
- Cammack, K. M., K. A. Leymaster, T. G. Jenkins, and M. K. Nielsen. 2005. Estimates of genetic parameters for feed intake, feeding behavior, and daily gain in composite ram lambs. *J. Anim. Sci.* 83:777-785.
- Carter, C. G., D. F. Houlihan, J. Brechin, and I. D. McCarthy. 1993. The Relationships Between Protein-Intake and Protein Accretion, Synthesis, and Retention Efficiency for Individual Grass Carp, *Ctenopharyngodon Idella* (Valenciennes). *Can. J. Zool.* 71:392-400.
- Chevassus, B., E. Quillet, F. Krieg, M. G. Hollebecq, M. Mambrini, A. F. L. Labbe, J. P. Hiseux, and M. Vandeputte. 2004. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the "PROSPER" method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Genet. Sel. Evol.* 36:643-661.
- Chistiakov, D., B. Hellemans, C. Haley, A. Law, C. Tsigenopoulos, G. Kotoulas, D. Bertotto, A. Libertini, and F. Volckaert. 2005. A microsatellite linkage map of the European sea bass *Dicentrarchus labrax* L. *Genetics* 170:1821-1826.
- Cho, C. Y. 1992. Feeding Systems for Rainbow-Trout and Other Salmonids with Reference to Current Estimates of Energy and Protein-Requirements. *Aquaculture* 100:107-123.
- Cho, C. Y. and D. P. Bureau. 1995. Determination of the energy requirements of fish with particular reference to salmonids. *J. Appl. Ichthyol.* 11:141-163.
- Cho, C. Y. and D. P. Bureau. 1997. Reduction of waste output from salmonid aquaculture through feeds and feeding. *Progressive Fish-Culturist* 59:155-160.
- Cho, C. Y. and D. P. Bureau. 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.
- Christiansen, J. S., E. Jorgensen, and M. Jobling. 1991. Oxygen consumption in relation to sustained exercise and social stress in Arctic charr. *J. Exp. Zool.* 260:149-156.
- Corraze, G. and S. Kaushik. 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.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418:700-707.
- Diter, A., E. Quillet, and D. Chourrout. 1993. Suppression of 1st Egg Mitosis Induced by Heat Shocks in the Rainbow-Trout. *J. Fish Biol.* 42:777-786.
- Douirin, C., P. Haffray, J. Vallet, and B. Fauconneau. 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.
- Dunham, R. A. 1987. American catfish breeding programs. Page 407 in *Hybridation, and Genetic Engineering in Aquaculture*.
- Dupont-Nivet, M., M. Vandeputte, and B. Chevassus. 2002. Optimization of factorial mating designs for inference on heritability in fish species. *Aquaculture* 204:361-370.
- Dupont-Nivet, M., M. Vandeputte, A. Vergnet, O. Merdy, P. Haffray, H. Chavanne, and B. Chatain. 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., B. Waagan, and M. S. Thomassen. 1998. Starvation prior to slaughter in Atlantic salmon (*Salmo salar*) - I. Effects on weight loss, body shape, slaughter- and fillet-yield, proximate and fatty acid composition. *Aquaculture* 166:85-104.
- Elvingson, P. and K. Johansson. 1993. Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age. *Aquaculture* 118:191-204.
- Estoup, A., K. Gharbi, M. SanCristobal, C. Chevalet, P. Haffray, and R. Guyomard. 1998. Parentage assignment using microsatellites in turbot (*Scophthalmus maximus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hatchery populations. *Can. J. FishAquat. Sci.* 55:715-725.
- Estoup, A., C. Largiader, E. Perrot, and D. Chourrout. 1996. Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 5:295-298.
- Fagerlund, U. H. M., J. R. McBrice, and E. T. Stone. 1981. Stress-related effects of hatchery rearing on coho salmon. *Transaction of American Fisheries Society* 110:644-649.
- Falconer, D. S. 1997. *Introduction à la génétique quantitative*. Dunod.
- Fan, L. Q., D. R. C. Bailey, and N. H. Shannon. 1995. Genetic Parameter-Estimation of Postweaning Gain, Feed-Intake, and Feed-Efficiency for Hereford and Angus Bulls Fed 2 Different Diets. *J. Anim. Sci.* 73:365-372.
- FAO. 2008. *Aquaculture production 2006*. FAO Yearbook of Fisheries Statistics Online.

- Farbridge, K., P. Flett, and J. Leatherland. 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.
- Fauvel, C., M. Suquet, C. Dreanno, V. Zonno, and B. Menu. 1998. Cryopreservation of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) spermatozoa in experimental and production simulating conditions. *Aquat. Living Resour.* 11:387-394.
- Fishback, A. G., R. G. Danzmann, M. M. Ferguson, and J. P. Gibson. 2002. Estimates of genetic parameters and genotype by environment interactions for growth traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as inferred using molecular pedigrees. *Aquaculture* 206:137-150.
- Fontaine, P. and P. Y. le Bail. 2004. Domestication and growth in fish. *INRA Productions Animales* 17:217-225.
- Fouré, A. and L. Labbé. 1999. Pratique d'alimentation des poissons. Page 413 in *Nutrition et alimentation des poissons et crustacés*. J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot, and R. Métailler, eds. INRA/Ifremer.
- Fowler, V., M. F. Fuller, W. H. Close, and C. T. Whittemore. 1980. Energy requirements for the growing pigs. Page 151 in *Energy Metabolism*. L. E. Mount, ed. Butterworth, London.
- Gagliano, M. and M. I. McCormick. 2007. Compensating in the wild: is flexible growth the key to early juvenile survival? *Oikos* 116:111-120.
- Garcia De Leon, F. J., J. F. Dallas, B. Chatain, M. Canonne, J. J. Versini, and F. Bonhomme. 1995. Development and use of microsatellite markers in sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (Perciformes: Serranidae). *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 4:62-68.
- Gaya, L. G., J. B. S. Ferraz, F. M. Rezende, G. B. Mourao, E. C. Mattos, J. P. Eler, and T. Michelon. 2006. Heritability and genetic correlation estimates for performance and carcass and body composition traits in a male broiler line. *Poultry. Sci.* 85:837-843.
- Gilbert, H., J. Bidanel, J. Gruand, J. Caritez, Y. Billon, P. Guillouet, H. Lagant, J. Noblet, and P. Sellier. 2007. Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. *J. Anim. Sci.* 85:3182-3188.
- Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2002. *ASReml user guide release 1.0*.
- Gjedrem, T. 1997. Flesh quality improvement in fish through breeding. *Aquacult. Int.* 5:197-206.
- Gjedrem, T. 1998. Developments in fish breeding and genetics. *Acta Agr. Scand. A Anim. Sci.* 19-26.
- Gjedrem, T. 2000. Genetic improvement of cold-water fish species. *Aquac. Res.* 31:25-33.

- Gjerde, B. 1986. Growth and reproduction in fish and shellfish. *Aquaculture* 57:37-55.
- Gjerde, B., J. E. Roer, I. Lein, J. Stoss, and T. Refstie. 1997. Heritability for body weight in farmed turbot. *Aquacult. Int.* 5:175-178.
- Gjerde, B. and L. Schaeffer. 1989. Body traits in rainbow trout. II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. *Aquaculture* 80:25-44.
- Gjerde, B., B. Terjesen, Y. Barr, I. Lein, and I. Thorland. 2004. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture* 236:167-177.
- Grayton, R. D. and F. W. H. Beamish. 1977. Effects of feeding frequency on food intake, growth and body composition of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture* 11:159-172.
- Grima, L., E. Quillet, T. Boujard, C. Robert-Granié, B. Chatain, and M. Mambrini. 2008. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genet. Sel. Evol.* 40:607-624.
- Guillaume, J., S. Kaushik, P. Bergot, and R. Métailler. 1999. Nutrition et alimentation des poissons et crustacés.
- Gunsett, F. C. 1986. Problems associated with selection for traits defined as a ratio of two component traits. Page 437 in Lincoln, NE, USA.
- Havenstein, G., P. Ferket, S. Scheideler, and B. Larson. 1994. Growth, livability, and feed conversion of 1957 vs. 1991 broilers when fed "typical" 1957 and 1991 broiler diets. *Poultry. Sci.* 73:1785-1794.
- Hayward, R. S., D. B. Noltie, and N. Wang. 1997. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *T. Am. Fish. Soc.* 126:316-322.
- Helland, S. J., B. GrisdaleHelland, and S. Nerland. 1996. A simple method for the measurement of daily feed intake of groups of fish in tanks. *Aquaculture* 139:157-163.
- Henryon, M., A. Jokumsen, P. Berg, I. Lund, P. B. Pedersen, N. J. Olesen, and W. J. Slierendrecht. 2002. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture* 209:59-76.
- Herbinger, C. M., P. T. O'Reilly, R. W. Doyle, J. M. Wright, and F. O'Flynn. 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173:105-116.
- Herd, R. and S. Bishop. 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., V. Oddy, and E. Richardson. 2004. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. *Aust. J. Exp. Agr.* 44:423-430.

- Hermesch, S. 2004. Genetic improvement of lean meat growth and feed efficiency in pigs. *Aust. J. Agr. Res.* 44:383-391.
- Hershberger, W. 1992. Genetic variability in rainbow trout populations. *Aquaculture* 100:51-71.
- Hoars, W. S., J. R. Randall, and J. R. Brett. 1979. *Fish Physiology*. Academic press, New York, NY.
- Hoque, M., P. Arthur, K. Hiramoto, and T. Oikawa. 2006. Genetic relationship between different measures of feed efficiency and its component traits in Japanese Black (Wagyu) bulls. *Livest. Sci.* 99:111-118.
- Hoque, M., K. Hiramoto, and T. Oikawa. 2005. Genetic relationship of feed efficiency traits of bulls with growth and carcass traits of their progeny for Japanese Black (Wagyu) cattle. *Anim. Sci. J.* 76:107-114.
- Hoque, M., H. Kadowaki, T. Shibata, T. Oikawa, and K. Suzuki. 2007a. Genetic parameters for measures of the efficiency of gain of boars and the genetic relationships with its component traits in Duroc pigs. *J. Anim. Sci.* 85:1873-1879.
- Hoque, M. A., K. Suzuki, H. Kadowaki, T. Shibata, and T. Oikawa. 2007b. Genetic parameters for feed efficiency traits and their relationships with growth and carcass traits in Duroc pigs. *J. Anim. Breed. Genet.* 124:108-116.
- Huang, C. and I. Liao. 1990. Response to mass selection for growth rate in *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 85:199-205.
- Hughes, T., J. Archer, and W. Pitchford. 1997. Response to selection for high and low net feed intake in mice. Breeding responding to client needs. Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics. Proceedings of the Twelfth Conference, Dubbo, NSW, Australia 6th-10th April 1997: Part 1.
- Huntingford, F. 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *J. Fish Biol.* 65:122-142.
- Iguchi, K., N. Matsubara, and H. Hakoyama. 2001. Behavioural individuality assessed from two strains of cloned fish. *Anim. Behav.* 61:351-356.
- Jensen, J., I. Mao, B. Andersen, and P. Madsen. 1992. Phenotypic and genetic relationships between residual energy intake and growth, feed intake, and carcass traits of young bulls. *J. Anim. Sci.* 70:386-395.
- Jobling M. 2001. Techniques for measuring feed intake. Page 49 in *Food Intake in Fish*. D. Coves, B. Damsgard, H. R. Kristiansen, J. Koskela, T. E. Petursdottir, S. Kadri, and O. Gudmundsson, eds. Blackwell Sciences, Oxford.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. London.
- Jobling, M. and P. Davies. 1980. Effects of feeding on metabolic rate, and the Specific Dynamic Action in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.* 16:325-334.

- Jobling, M., E. H. Jorgensen, and S. I. Siikavuopio. 1993. The Influence of Previous Feeding Regime on the Compensatory Growth-Response of Maturing and Immature Arctic Charr, *Salvelinus-Alpinus*. *J. Fish Biol.* 43:409-419.
- Jobling, M. and J. Koskela. 1996. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth. *J. Fish Biol.* 49:658-667.
- Jobling, M., J. Koskela, and J. Pirhonen. 1998. Feeding time, feed intake and growth of baltic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, reared in monoculture and duoculture at constant low temperature. *Aquaculture* 163:73-84.
- Johnson, Z. B., J. J. Chewning, and R. A. Nugent. 1999. Genetic parameters for production traits and measures of residual feed intake in large white swine. *J. Anim. Sci.* 77:1679-1685.
- Jorgensen, E., J. Christiansen, and M. Jobling. 1993. Effects of stocking density on food intake, growth performance and oxygen consumption in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 110:191-204.
- Kause, A., O. Ritola, T. Paananen, E. Mantysaari, and U. Eskelinen. 2002. Coupling body weight and its composition: a quantitative genetic analysis in rainbow trout. *Aquaculture* 211:65-79.
- Kause, A., D. Tobin, A. Dobby, D. Houlihan, S. Martin, E. A. Mantysaari, O. Ritola, and K. Ruohonen. 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., D. Tobin, D. F. Houlihan, S. A. M. Martin, E. A. Mantysaari, O. Ritola, and K. Ruohonen. 2006b. Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. *J. Anim. Sci.* 84:807-817.
- Kause, A., D. Tobin, E. A. Mantysaari, S. A. M. Martin, D. F. Houlihan, A. Kiessling, K. Rungruangsak-Torrissen, O. Ritola, and K. Ruohonen. 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.
- Kestemont, P. and E. Baras. 2001. Environmental factors and feed intake : mechanisms and interactions. Page 131 in *Food intake in fish*. D. Houlihan, T. Boujard, and M. Jobling, eds. Blackwell Science, Oxford.
- Kielanowski, J. 1976. The chemical composition of the live-weight gain and the performance of growing pigs. *Livest. Prod. Sci.* 3:257-269.
- Kinghorn, B. 1983. Genetic-Variation in Food Conversion Efficiency and Growth in Rainbow-Trout. *Aquaculture* 32:141-155.
- Kolstad, K., B. Grisdale-Helland, and B. Gjerde. 2004. Family differences in feed efficiency in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 241:169-177.

- Komen, H. and G. H. Thorgaard. 2007. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review. *Aquaculture* 269:150-173.
- Koots, K., J. Gibson, C. Smith, and J. Wilton. 1994a. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Anim. Breeding Abstr.* 62:309-338.
- Koots, K., J. Gibson, and J. Wilton. 1994b. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. *Anim. Breeding Abstr.* 62:825-853.
- Kovac, M. and E. Groeneveld. 2003. *VCE5 User's guide and manual, version 5.1*. Ljubljana, Slovenia.
- Krogdahl, A., A. Sundby, and J. Olli. 2004. Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) digest and metabolize nutrients differently. Effects of water salinity and dietary starch level. *Aquaculture* 229:335-360.
- Kruuk, L. E. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the "animal model". *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* 359:873-890.
- Labroue, F., R. Gueblez, and P. Sellier. 1997. Genetic parameters of feeding behavior and performance traits in group-housed Large White and French Landrace growing pigs. *Genet. Sel. Evol.* 29:451-468.
- Larzul, C. and H. de Rochambeau. 2005. Selection for residual feed consumption in the rabbit. *Livest. Prod. Sci.* 95:67-72.
- Lauff, R. and C. Wood. 1996. Respiratory gas exchange, nitrogenous waste excretion, and fuel usage during aerobic swimming in juvenile rainbow trout. *J. comp. Physiol. B* 166:542-551.
- Li, H. W. and R. W. Brocksen. 1977. Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish Biol.* 11:329-341.
- Lucas, M. D., R. E. Drew, P. A. Wheeler, P. A. Verrell, and G. H. Thorgaard. 2004. Behavioral differences among rainbow trout clonal lines. *Behav. Genet.* 34:355-365.
- Luiting, P. and E. Urff. 1991. Residual feed consumption in laying hens. 2. Genetic variation and correlations. *Poultry. Sci.* 70:1663-1672.
- Lupatsch, I., G. W. Kissil, and D. Sklan. 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.
- Maclean, A. and N. B. Metcalfe. 2001. Social status, access to food, and compensatory growth in juvenile Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 58:1331-1346.
- MacNeil, M., D. Bailey, J. Urlick, R. Gilbert, and W. Reynolds. 1991. Heritabilities and genetic correlations for postweaning growth and feed intake of beef bulls and steers. *J. Anim. Sci.* 69:3183-3189.

- Mambrini, M. and J. Guillaume. 1999. Nutrition protéique. Page 113 in Nutrition et alimentation des poissons et crustacés. J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot, and R. Métailler, eds. INRA/Ifremer.
- Mambrini, M., F. Medale, M. P. Sanchez, B. Recalde, B. Chevassus, L. Labbe, E. Quillet, and T. Boujard. 2004a. Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. *J. Anim. Sci.* 82:2865-2875.
- Mambrini, M., M. P. Sanchez, B. Chevassus, L. Labbe, E. Quillet, and T. Boujard. 2004b. Selection for growth increases feed intake and affects feeding behavior of brown trout. *Livest. Prod. Sci.* 88:85-98.
- Marchand, F. and D. Boisclair. 1998. Influence of fish density on the energy allocation pattern of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. FishAquat. Sci.* 55:796-805.
- Mary, A. and M. Sakthivel. 2007. Effect of stocking density on food utilization of goldfish *Carassius auratus*. *J. Ecobiol.* 20:317-324.
- Mazur, C., D. Tillapaugh, J. Brett, and G. Iwama. 1993. The effect of feeding level and rearing density on growth, feed conversion and survival in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) reared in salt water. *Aquaculture* 117:129-140.
- McCarthy, I. D., C. G. Carter, and D. F. Houlihan. 1992. The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of Rainbow-trout, *Oncorhynchus-mykiss* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 41:257-263.
- McCarthy, I. D., D. F. Houlihan, and C. G. Carter. 1994. Individual Variation in Protein-Turnover and Growth Efficiency in Rainbow-Trout, *Oncorhynchus-Mykiss* (Walbaum). *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 257:141-147.
- McCarthy, I. D., D. F. Houlihan, C. G. Carter, and K. Moutou. 1993. Variation in Individual Food-Consumption Rates of Fish and Its Implications for the Study of Fish Nutrition and Physiology. *P. Nutr. Soc.* 52:427-436.
- McDonagh, M., R. Herd, E. Richardson, V. Oddy, J. Archer, and P. Arthur. 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.
- Mcgurk, M. D. 1986. Model of Monthly Marine Growth and Natural Mortality for Babine Lake Sockeye-Salmon (*Oncorhynchus-Nerka*) - Comment. *Can. J. FishAquat. Sci.* 43:2535-2536.
- Médale, F. and J. Guillaume. 1999. Nutrition énergétique. Page 87 in Nutrition et alimentation des poissons et crustacés. J. Guillaume, S. Kaushik, P. Bergot, and R. Métailler, eds. INRA/Ifremer.
- Metcalf, N. B. and P. Monaghan. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *TrendsEcol. Evol.* 16:254-260.
- Miglavs, I. and M. Jobling. 1989a. Effects of Feeding Regime on Food-Consumption, Growth-Rates and Tissue Nucleic-Acids in Juvenile Arctic Charr, *Salvelinus-Alpinus*, with Particular Respect to Compensatory Growth. *J. Fish Biol.* 34:947-957.

- Miglavs, I. and M. Jobling. 1989b. The Effects of Feeding Regime on Proximate Body-Composition and Patterns of Energy Deposition in Juvenile Arctic Charr, *Salvelinus-Alpinus*. *J. Fish Biol.* 35:1-11.
- Moav, R. and G. W. Wohlfarth. 1974. Magnification through competition of genetic differences in yield capacity in carp. *Heridity* 33:181-202.
- Moura, A., M. Kaps, D. Vogt, and W. Lamberson. 1997. Two-way selection for daily gain and feed conversion in a composite rabbit population. *J. Anim. Sci.* 75:2344-2349.
- Mrode, R. and B. Kennedy. 1993. Genetic variation in measures of food efficiency in pigs and their genetic relationships with growth rate and backfat. *Anim. Prod.* 56:225-232.
- Muramatsu, T., Y. Aoyagi, J. Okumura, and I. Tasaki. 1987. Contribution of whole-body protein synthesis to basal metabolism in layer and broiler chickens. *Brit. J. Nutr.* 57:211-228.
- Muramatsu, T. and J. Okumura, I. 1985. Whole-body protein turnover in chicks at early stages of growth. *J. Nutr.* 115:483-490.
- Nguyen, H. N., C. P. McPhee, and C. M. Wade. 2004. Genetic selection strategies for efficient lean growth in pigs. *PigsNewsInform.* 25:149N-163N.
- Nikki, J., J. Pirhonen, M. Jobling, and J. Karjalainen. 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 char to fungal infection. *J. Aquat. Anim.* 4:126-128.
- Nkrumah, J., J. Basarab, Z. Wang, C. Li, M. Price, E. Okine, J. Crews, and S. Moore. 2007a. Genetic and phenotypic relationships of feed intake and measures of efficiency with growth and carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 85:2711-2720.
- Nkrumah, J., D. Crews, J. Basarab, M. Price, E. Okine, Z. Wang, C. Li, and S. Moore. 2007b. Genetic and phenotypic relationships of feeding behavior and temperament with performance, feed efficiency, ultrasound, and carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 85:2382-2390.
- Oddy, V. H., R. M. Herd, M. B. McDonagh, R. Woodgate, C. A. Quinn, and K. Zirkler. 1998. Effect of divergent selection for yearling growth rate on protein metabolism in hind-limb muscle and whole body of Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* 56:225-231.
- Oddy, V. H., P. A. Speck, H. M. Warren, and P. C. Wynn. 1995. Protein-Metabolism in Lambs from Lines Divergently Selected for Weaning Weight. *J. Agr. Sci.* 124:129-137.
- Ogata, H., H. Oku, and T. Murai. 2002a. Growth performance and macronutrient retention of offspring from wild and selected red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture* 206:279-287.



- Ogata, H., H. Oku, and T. Murai. 2002b. Growth, feed efficiency and feed intake of offspring from selected and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture* 211:183-193.
- Perez-Jimenez, A., M. Guedes, A. Morales, and A. Oliva-Teles. 2007. Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*. Effect of dietary composition. *Aquaculture* 265:325-335.
- 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. Page 847 in *Poultry breeding and genetics*. R. D. Crawford, ed. Elsevier, Amsterdam.
- Qian, X., Y. Cui, B. Xiong, and Y. Yang. 2000. Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation. *J. Fish Biol.* 56:228-232.
- Quillet, E., M. Dorson, S. Le Guillou, A. Benmansour, and P. Boudinot. 2007a. Wide range of susceptibility to rhabdoviruses in homozygous clones of rainbow trout. *Fish Shellfish Immunol.* 22:510-519.
- Quillet, E. and J. L. Gaignon. 1990. Thermal Induction of Gynogenesis and Triploidy in Atlantic Salmon (*Salmo-Salar*) and Their Potential Interest for Aquaculture. *Aquaculture* 89:351-364.
- Quillet, E., S. I. Guillou, J. Aubin, L. Labbe, B. Fauconneau, and F. Medale. 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., and 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., A. Kause, K. Ruohonen, and J. Koskela. 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.
- Quinton, J. C. and R. W. Blake. 1990. The Effect of Feed Cycling and Ration Level on the Compensatory Growth-Response in Rainbow-Trout, *Oncorhynchus-Mykiss*. *J. Fish Biol.* 37:33-41.
- Rasmussen, R. S. and T. H. Ostefeld. 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.
- Rauw, W., E. Kanis, E. Noordhuizen-Stassen, and F. Grommers. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.* 56:15-33.

- Rauw, W., J. Soler, J. Tibau, J. Reixach, and L. Raya. 2006. The relationship between residual feed intake and feed intake behavior in group-housed Duroc barrows. *J. Anim. Sci.* 84:956-962.
- Refstie, S. and T. Gjedrem. 2005. Reproductive traits in aquatic animals. Page 113 in *Selection and Breeding Programs in Aquaculture*. T. Gjedrem, ed. Dordrecht, the Netherlands.
- Refstie, S., O. Korsoen, T. Storebakken, G. Baeverfjord, I. Lein, and A. Roem. 2000. Differing nutritional responses to dietary soybean meal in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 190:49-63.
- Refstie, T. 1977. Effect of density on growth and survival of rainbow trout. *Aquaculture* 11:329-334.
- Refstie, T. 1990. Application of breeding schemes. *Aquaculture* 85:163-169.
- Refstie, T. and A. Kittelsen. 1976. Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *Aquaculture* 8:319-326.
- Ridha, M. T. 2006. Comparative study of growth performance of three strains of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, L. at two stocking densities. *Aquac. Res.* 37:172-179.
- Robinson, D. L. and V. H. Oddy. 2004. Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 90:255-270.
- Roff, D. A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer ed.
- Russell, N. R. and R. J. Wootton. 1992. Appetite and Growth Compensation in the European Minnow, *Phoxinus-Phoxinus* (Cyprinidae), Following Short Periods of Food Restriction. *Environ. Biol. Fish* 34:277-285.
- Rye, M. and T. Refstie. 1995. Phenotypic and genetic parameters of body size traits in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquac. Res.* 26:875-885.
- Saether, B. and M. Jobling. 1999. The effects of ration level on feed intake and growth, and compensatory growth after restricted feeding, in turbot *Scophthalmus maximus* L. *Aquac. Res.* 30:647-653.
- Saillant, E., M. Dupont-Nivet, P. Haffray, and B. Chatain. 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., B. Chevassus, L. Labbe, E. Quillet, and M. Mambrini. 2001. Selection for growth of brown trout (*Salmo trutta*) affects feed intake but not feed efficiency. *Aquat. Living Resour.* 14:41-48.
- Schreck, C. B. 1982. Stress and rearing of salmonids. *Aquaculture* 28:241-249.
- Schultz, E. T. and D. O. Conover. 1999. The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia* 119:474-483.

- Schultz, E. T., D. O. Conover, and A. Ehtisham. 1998. The dead of winter: size-dependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (Atherinidae: *Menidia menidia*) from different latitudes. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 55:1149-1157.
- Shearer, K. D. 1994. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids. *Aquaculture* 119:63-88.
- Sheridan, M. 1988. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization. *Comp. Biochem. Phys. B* 90:679-690.
- Shuter, B. J. and J. R. Post. 2008. Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transaction of American Fisheries Society* 119:314-336.
- 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., B. G. Bosworth, G. C. Waldbieser, and W. R. Wolters. 2001. Feed intake in channel catfish: is there a genetic component? *Aquac. Res.* 32:199-205.
- Silverstein, J. T., M. Hostuttler, and K. P. Blemings. 2005. Strain differences in feed efficiency measured as residual feed intake in individually reared rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquac. Res.* 36:704-711.
- Simpkins, D., W. Hubert, C. Rio, and D. Rule. 2003. Physiological responses of juvenile rainbow trout to fasting and swimming activity: effects on body composition and condition indices. *T. Am. Fish. Soc.* 132:576-589.
- Smith, R. R. 1989. Nutritional energetics. Page 1 in *Fish Nutrition*. J. E. Halver, ed. Academic press, New York, NY.
- Snowder, G. D. and L. D. Van Vleck. 2003. Estimates of genetic parameters and selection strategies to improve the economic efficiency of postweaning growth in lambs. *J. Anim. Sci.* 81:2704-2713.
- Sodeberg, R. W. and W. F. Krise. 1986. Effects of rearing density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *The Progressive Fish-Culturist* 48:30-32.
- Sogard, S. and B. Olla. 2002. Contrasts in the capacity and underlying mechanisms for compensatory growth in two pelagic marine fishes. *Marine Ecology, Progress Series* 243:165-177.
- Stearns, S. C. 1989. The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity - Phenotypic Sources of Variation Among Organisms Can be Described by Developmental Switches and Reaction Norms. *Bioscience* 39:436-445.
- Talbot, C. and P. J. Higgins. 1983. A radiographic method for feeding studies using metallic iron powder as a marker. *J. Fish Biol.* 23:211-220.
- Teichert-Coddington, D. R. and R. O. Smitherman. 1988. Lack of response by *Tilapia nilotica* to mass selection for rapid early growth. *Transaction of American Fisheries Society* 117:297-300.

- Thodesen, J., B. Gjerde, B. Grisdale-Helland, and T. Storebakken. 2001a. Genetic variation in feed intake, growth and feed utilization in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 194:273-281.
- Thodesen, J., B. Grisdale-Helland, S. J. Helland, and B. Gjerde. 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 180:237-246.
- Thodesen, J., T. Storebakken, K. D. Shearer, M. Rye, B. Bjerkgeng, and B. Gjerde. 2001b. Genetic variation in mineral absorption of large Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared in seawater. *Aquaculture* 194:263-271.
- Tixier-Boichard, M., D. Boichard, E. Groeneveld, and A. Bordas. 1995. Restricted maximum likelihood estimates of genetic parameters of adult male and female Rhode Island Red chickens divergently selected for residual feed consumption. *Poultry. Sci.* 74:1245-1252.
- Tobin, D., A. Kause, E. A. Mantysaari, S. A. M. Martin, D. F. Houlihan, A. Dobly, A. Kiessling, K. Rungruangsak-Torrissen, O. Ritola, and K. Ruohonen. 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.
- Tomas, F. M. and R. A. Pym. 1995. Muscle Protein-Turnover and Growth. *Archiv fur Geflugelkunde* 23-26.
- Tomas, F. M., R. A. Pym, J. P. McMurtry, and G. L. Francis. 1998. Insulin-like growth factor (IGF)-I but not IGF-II promotes lean growth and feed efficiency in broiler chickens. *Gen. comp. Endocr.* 110:262-275.
- van Dijk, P. L. M., I. Hardewig, and F. Hölker. 1992. Energy reserve during food deprivation and compensatory growth in juvenile roach : the importance of season and temperature. *J. Fish Biol.* 66:167-181.
- van Milgen, J. and J. Noblet. 1999. Energy partitioning in growing pigs: The use of a multivariate model as an alternative for the factorial analysis. *J. Anim. Sci.* 77:2154-2162.
- Vandeputte, M., M. Dupont-Nivet, B. Chatain, and B. Chevassus. 2001. Setting up a strain-testing design for the seabass, *Dicentrarchus labrax*: a simulation study. *Aquaculture* 202:329-342.
- Vandeputte, M., M. Dupont-Nivet, P. Haffray, H. Chavanne, S. Cenadelli, K. Parati, M. O. Vidal, A. Vergnet, and B. Chatain. 2009. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in separate and mixed tanks. *Aquaculture* 286:20-27.
- Vandeputte, M., M. Kocour, S. Mauger, M. Dupont-Nivet, D. De Guerry, D. Gela, D. Vallod, O. Linhart, and B. Chevassus. 2005. Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* 247:31-32.

- Vandeputte, M., S. Mauger, and M. Dupont-Nivet. 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.
- Vermorel, V. 1988. Nutrition énergétique. Page 57 in *Alimentation des bovins ovins et caprins*. R. Jarrige, ed. INRA, Paris.
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. Dejong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting, and P. H. Vantienderen. 1995. Adaptive Phenotypic Plasticity - Consensus and Controversy. *Trends Ecol. Evol.* 10:212-217.
- Vijayan, M. and J. Leatherland. 1988. Effect of stocking density on the growth and stress-response in brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Aquaculture* 75:311-318.
- Wang, N., R. Hayward, and D. Noltie. 2000a. Effects of social interaction on growth of juvenile hybrid sunfish held at two densities. *N. Am. J. Aquacult.* 62:161-167.
- Wang, Y., Y. B. Cui, Y. X. Yang, and F. S. Cai. 2000b. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture* 189:101-108.
- Whitledge, G., R. Hayward, D. Noltie, and N. Wang. 1998. Testing bioenergetics models under feeding regimes that elicit compensatory growth. *T. Am. Fish. Soc.* 127:740-746.
- Williams, C., G. Bennett, T. Jenkins, L. Cundiff, V, and C. Ferrell. 2006. Using simulation models to predict feed intake: phenotypic and genetic relationships between observed and predicted values in cattle. *J. Anim. Sci.* 84.
- Winkelman, A. and R. Peterson. 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.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of Teleost fish*. 2nd edition ed. Kluwer, Dordrecht.
- Wu, L., S. Xie, Y. Cui, and R. J. Wootton. 2003. Effect of cycles of feed deprivation on growth and food consumption of immature three-spined sticklebacks and European minnows. *J. Fish Biol.* 62:184-194.

## COMMUNICATIONS ORALES ET POSTERS

- Grima L., Quillet E., Le Guillou S., Mambrini M., 2006. Rainbow trout clones to monitor environmental et genetic variability of growth. XII International Symposium of Fish Nutrition et Feeding, Biarritz, (25-29/05/06). Poster et résumé.
- Grima L., Quillet E., Le Guillou S., Mambrini M., 2006. Compensatory growth performance testing of clonal rainbow trout lines. IX congrès international Genetics in Aquaculture, Montpellier, (26-30/06/06). Poster et résumé.
- Grima L., 2007. Vers une amélioration de l'efficacité alimentaire chez le poisson. Journées des Thésards du département de Génétique Animale, Jouy-en-Josas, (25-26/04/07). Communication orale.
- Grima L., 2007. Vers une amélioration de l'efficacité alimentaire chez le poisson. Réunion du comité de groupement INRA-IFREMER, Paris, (27/04/07). communication orale.
- Grima L., 2007. Genetic variability of feed efficiency in fish. VI R.I.V.A.G.E. day, Jouy-en-Josas (08/06/07). Communication orale.
- Grima L., Boujard T., Quillet E., Collanges N., Espinat L., Robert-Granié C., Mambrini M., 2007. Vers une amélioration de l'efficacité alimentaire des poissons. Journées Recherche Filière Piscicole, Paris (3-4/07/07). Communication orale et résumé.
- Grima L., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Mambrini M., Chatain B. 2008. Sélectionner pour l'efficacité alimentaire chez le bar : est-ce possible ? Syndicat français de l'aquaculture marine, Montpellier (13/03/08). Communication orale et résumé.
- Grima L., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Mambrini M., Chatain B. 2008. Improving feed efficiency in sea bass : is that possible ? Congrès international de nutrition des poissons (Florianopolis, Brésil 1-6/06/08). Communication orale et résumé.
- Grima L., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Mambrini M., Chatain B. 2008. Improving feed efficiency in sea bass : is that possible ? Rencontres de la société de biologie expérimentale (Sète, 05/07/08). Communication orale.
- Grima L., Quillet E., Boujard T., Robert-Ganié C., Chatain B., Mambrini M. 2008. Improving feed efficiency, what we can learn from rainbow trout clones. Congrès international de génétique, (Berlin, Allemagne, 12-16/07/08). Poster et résumé.
- Grima L., Mambrini M., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Chatain B. 2008. Vers une sélection pour l'efficacité alimentaire chez le poisson. Journées des doctorants Ifremer, Nantes (15-16/09/08). Communication orale.
- Grima L., Mambrini M., Vandeputte M., Ruelle F., Vergnet A., Chatain B. 2008. Toward a selection to improve fish feed efficiency. Biomarine, (Marseille, 22-24/10/08). Communication orale.

# FORMATIONS SUIVIES AU COURS DE LA THESE

- Programmation SAS 1 : fondamentaux
- Reflexives
- Write right english (niveau 1)
- CSAGAD (session . 1 - Les bases génétiques et statistiques de l'amélioration génétique, la diversité génétique session .2 - L'évaluation génétique et les index de valeur génétique)
- Habilitation à l'expérimentation animale (niveau 1).

L'efficacité d'utilisation de l'aliment (EA) est un des verrous clefs à lever pour le développement d'une pisciculture durable. Pourtant, aucun programme de sélection n'a débuté. Ceci s'explique par le mode d'élevage en groupe des poissons qui rend difficile les mesures de l'EA individuelle. 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'EA des poissons à partir de critères indirects.

Nous avons choisi de tester la résistance au jeûne (RJ) et la croissance compensatrice (CC) comme critères indirects, ces caractères étant supposés refléter les besoins d'entretien et la vitesse du métabolisme des individus. L'originalité de cette étude réside dans la complémentarité de nos deux modèles : les clones de truites arc-en-ciel qui, parce qu'ils sont des répétitions d'un même individu facilite la caractérisation individuelle de l'EA, et les familles de bar possédant une large variabilité génétique qui permet une estimation précise des paramètres génétiques.

Dans notre population de clones, nous avons mis en évidence de la variabilité génétique de l'EA ainsi qu'une corrélation génétique entre l'EA et un caractère intégrant RJ et CC. Chez le bar, la pertinence de RJ et CC comme critères indirects a été validée: i) un critère combinant RJ et CC étant significativement corrélé à l'EA chez cette espèce également ii) RJ et CC étant héréditaires iii) RJ et CC étant stables dans le temps.

Un protocole optimisé de sélection pour l'EA a été proposé à l'issue de ces travaux.

Improving feed use efficiency (FE) is one of the major steps needed for the development of sustainable fish farming. However, to date, no selection program has started. This can be explained by the difficulty to measure individual FE in fishes reared in groups. The use of indirect, easy to measure criteria linked with FE 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 FE based on such indirect criteria.

The resistance to feed deprivation (FD) et the compensatory growth (CG) were selected as potential indirect criteria. Indeed, these traits supposedly reflect the maintenance requirements et metabolism rate of individuals. The originality of the present study is the complementarity of the two model species used: rainbow trout clones are genetic replicates of the same individual, which makes the determination of individual FE easier, et sea bass families display a large genetic variability which allows accurate estimation of genetic parameters.

In our clone population, we demonstrated significant genetic variability for FE as well as a genetic correlation between FE et a composite trait integrating both FD et CG. In sea bass, the relevance of FD et CG as indirect criteria was validated: i) a trait integrating RD et CG being significantly correlated with FE in this species as well ii) FD et CG being heritable iii) FD et CG being stable through time.

An optimised protocol for improving fish FE is proposed based on results from this work.