



HAL
open science

Facteurs génétiques et sociaux influençant la croissance chez les poissons

Bernard Chevassus-Au-Louis

► **To cite this version:**

Bernard Chevassus-Au-Louis. Facteurs génétiques et sociaux influençant la croissance chez les poissons. Océanis : Série de documents océanographiques, 1976, 8 (7), pp.579-598. hal-01600861

HAL Id: hal-01600861

<https://hal.science/hal-01600861>

Submitted on 2 Jun 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

FACTEURS GENETIQUES ET SOCIAUX INFLUENCANT LA CROISSANCE CHEZ LES POISSONS

B. CHEVASSUS

Laboratoire de Physiologie des Poissons
I.N.R.A., 78350 JOUY-EN-JOSAS

Mots-clés : génétique, comportement, croissance, Poissons

Key words : genetics, behaviour, growth, Fishes

RESUME :

L'influence des facteurs génétiques et des interactions sociales sur la variabilité de la croissance individuelle et de groupe est étudiée à l'aide d'exemples pris principalement chez les Salmonidés et les Cyprinidés.

La croissance d'un groupe varie en fonction de la densité du peuplement, même lorsque les apports nutritionnels sont standardisés. Si les effets d'inhibition liés à l'augmentation de densité semblent les mieux étudiés, des effets facilitants semblent également exister aux faibles densités. Des explications en termes de métabolisme ou de comportement sont proposées.

Les interactions sociales jouent un rôle prépondérant dans la genèse et le maintien de la forte variabilité individuelle au sein d'un groupe, et notamment dans la genèse d'individus "dominants" à forte croissance. Ces interactions semblent cependant amplifier de faibles différences initiales, fortuites (date d'éclosion, réserves vitellines de l'alevin), ou éventuellement génétiques.

L'influence de facteurs génétiques modulant le potentiel de croissance d'un groupe apparaît comme indéniable, même si leur mise en évidence est méthodologiquement difficile. Elle est attestée par les expériences de testage, par les études de sélection expérimentale et par la mise en évidence d'effets de consanguinité et d'hétérosis.

Par contre, les facteurs génétiques modulant la performance individuelle apparaissent plus difficiles à cerner dans la mesure où leur rôle semble faible en l'absence d'interactions sociales entre les individus et où, en présence de ces interactions, les populations atteignent des structures d'équilibre qui semblent indépendantes de l'hétérogénéité génétique initiale.

L'analyse conclut sur la nécessité d'une analyse fine de ces interactions entre le génotype et les facteurs sociaux, la croissance n'étant plus considérée globalement mais décomposée en termes de bilan métabolique.

SUMMARY : GENETIC AND SOCIAL FACTORS EFFECTING GROWTH IN FISH

The influence of genetic factors and social interactions on the variability of growth within and between groups is analysed, mainly among Salmonids and Cyprinids.

The growth of a group depends on the density of individuals, even when feeding is standardized. It has been well established that increasing density results in inhibiting effects ; it is probable that low density is favourable to growth. An interpretation in metabolic or behavioural terms is proposed.

Social interactions are of great importance in creating and maintaining a very high within-group variability. One of their main effects is to generate "dominant" individuals, having a very fast growth. These interactions seem to magnify small initial differences between individuals, the differences being fortuitous (hatching time, amount of vitellus) or of genetic origin.

The influence of genetic factors on the growth performance of a group seems to be well established, even though methodological difficulties frequently lead to an overestimation of their effects. Testing experiments, experimental selections, inbreeding and heterosis effects provide proof of the influence of these factors.

On the other hand, genetic factors modulating the individual performance are not evident. When there are no social interactions between individuals, genetic factors seem to be of slight influence ; when there are interactions, the structure of the populations achieves an equilibrium which seems to depend on the initial genetic heterogeneity.

The importance of a precise analysis of the interactions between genotype and social factors is emphasized, growth being described more analytically, in terms of metabolic inputs and outputs.

INTRODUCTION

Chez les Poissons, les études portant sur la croissance de populations naturelles ou d'élevages ont depuis longtemps mis en évidence de très grandes variations de ce phénomène, que ce soit au sein d'une cohorte donnée (ensemble des individus sensiblement de même âge et occupant le même milieu), entre des cohortes successives de la même population ou entre des populations différentes (voir notamment la compilation de CARLANDER, 1969). Plus récemment, le passage de ces études descriptives à des analyses expérimentales a permis, au moins pour certaines espèces, de dégager le rôle d'un certain nombre de facteurs dans la régulation des phénomènes de croissance.

Nous nous proposons d'examiner plus particulièrement deux de ces facteurs, les facteurs génétiques et les facteurs sociaux. Nous supposerons connus au préalable les caractères spécifiques de la croissance chez les Poissons et ses diverses formes analytiques (voir PURDOM, 1981, pour une bibliographie). Nous indiquerons seulement que la plupart des analyses réalisées, du fait qu'elles nécessitent un bon contrôle du milieu et de l'origine des animaux, ont été conduites sur des stades jeunes, et donc pendant la phase de croissance qualifiée généralement de "pseudoexponentielle". Par contre, la phase ultérieure dite "d'amortissement", apparaît beaucoup plus mal connue, à la fois sur le plan biométrique et sur le plan des facteurs la régulant, notamment les facteurs liés à la maturation sexuelle et à la sénescence (WOODHEAD, 1978).

Pour chaque facteur étudié, nous examinerons deux aspects :

- l'action sur la performance globale de la population ;
- l'incidence sur la structure de la population, autrement dit sur les performances individuelles.

I. LES FACTEURS SOCIAUX

I.1. Facteurs sociaux et croissance globale

De nombreux auteurs ont mis en évidence, dans diverses conditions, les effets négatifs du surpeuplement. Dans un milieu aux ressources limitées, il est cependant difficile d'aller plus loin que l'explication triviale d'une limitation liée aux capacités trophiques du milieu. Quelques études ont essayé de dépasser ce premier aspect, en plaçant les animaux dans une situation non limitante sur le plan alimentaire. Ainsi REFSTIE (1977), chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) met en évidence une diminution de la croissance précoce lorsque la densité augmente, malgré une distribution automatique d'aliments en excès. BRAUHN et al. (1976) aboutissent aux mêmes conclusions lorsque la ration journalière est ajustée au nombre d'animaux. Ils montrent notamment une augmentation du taux de conversion (nombre de grammes d'aliments nécessaires pour obtenir une croissance du poisson de 1 g), qui passe de 2,68 à 4,46 lorsque la densité passe de 14,8 kg/m³ à 102 kg/m³. SCOTT (1974) obtient des résultats analogues chez *Xiphophorus helleri*.

Par contre, l'étude de BROWN (1946) sur la Truite fario (*Salmo trutta*) conclut, en étudiant une large gamme de densité, à une "densité optimale" permettant la meilleure croissance, notant cependant que cette densité est inférieure à la plus faible densité testée par BRAUHN et al. (1976). Pour rendre compte de ces effets d'inhibition, deux approches non exclusives peuvent être envisagées :

- une étude du métabolisme des animaux en fonction de la densité du peuplement. Ainsi dans l'étude de BRAUHN et al. (1976), le taux de renouvellement de l'eau est constant quelle que soit la densité d'élevage. Il en résulte une diminution de la quantité d'oxygène dissous et une augmentation de la quantité d'ammoniac qui, sans atteindre des niveaux léthaux, peuvent suffire à justifier l'inhibition de croissance dans les lots les plus denses. Par ailleurs, YAMAGISHI (1962) montre que la consommation d'oxygène des truites est plus forte lorsque les animaux sont groupés que lorsqu'ils sont isolés. De même, LI et al. (1977) concluent dans des conditions semi-naturelles, à l'existence d'un "coût" énergétique de la compétition qui augmente lorsque la densité augmente. Enfin, STYCZYNSKA-JUREWICZ (1979) argumente en faveur de l'existence de "crowding factors" de nature protéique, sécrétés par les poissons et ayant un effet inhibiteur sur les conspécifiques.

- une approche éthologique, basée sur l'étude de la fréquence des interactions agressives entre les animaux en fonction de la densité. Les résultats semblent alors plus nuancés : si FENDERSEN et al. (1971) chez le Saumon atlantique (*Salmo salar*), FARR et al. (1974) chez le Guppy (*Poecilia reticulata*) observent effectivement une augmentation des interactions agressives avec la densité pour des peuplements faibles; l'étude de FERNØ et al. (1976) conclut par contre à une diminution de ces interactions lorsque les densités de peuplement deviennent importantes. Un niveau d'agressivité maximum pour des densités intermédiaires est également retrouvé par MAGNUSON (1962) chez le Medaka (*Orizias latipes*). Le coût énergétique lié aux interactions agressives ne semble donc pas varier linéairement avec la croissance, ce qui pourrait être un élément d'interprétation pour les observations de BROWN (1946) citées précédemment.

I.2. Facteurs sociaux et structure des populations

I.2.1. Rappels sur l'évolution de la variabilité

De nombreuses études ont été consacrées à l'évolution de la variabilité de la croissance dans une population initialement homogène, notamment dans une cohorte issue d'une seule ponte (voir notamment CHODOROWSKI, 1975 chez divers carnassiers d'eau douce, MOAV et al., 1973, chez la Carpe commune (*Cyprinus carpio*) CHEVASSUS, 1976a, chez la Truite arc-en-ciel, THORPE, 1977, chez le Saumon atlantique). Deux conclusions apparaissent de portée assez générale :

- une augmentation considérable et rapide de la variabilité, qui reflète initialement la variabilité intraponte de la taille des oeufs (C = coefficient de variation de l'ordre de 3 à 5 %) et atteint après quelques semaines d'alimentation des valeurs de C pouvant dépasser 50 %.

- un passage de distributions des poids initialement unimodales symétriques à des distributions à forte asymétrie positive, voire à des distributions nettement bimodales, une sous-population de grands individus (les "Jumpers") se détachant nettement du reste de la population. Le rôle des interactions sociales dans la genèse de cette variabilité est attesté par diverses expériences que nous allons maintenant présenter.

I.2.2. Les effets d'isolement

Divers auteurs (NAKAMURA et al., 1957, chez la Carpe commune ; PURDOM, 1972, chez les Poissons plats ; CHEVASSUS, 1976b, chez la Truite arc-en-ciel) ont étudié l'évolution de la variabilité au sein de "populations" d'individus isolés les uns des autres, comparativement à des populations d'individus groupés. Toutes ces études concluent à une réduction considérable de la variabilité de la croissance et à un retour à des distributions de type unimodale symétrique. Inversement, la mise en compétition tardive d'individus préalablement maintenus en isolement conduit rapidement à des distributions identiques à celles d'individus groupés depuis l'éclosion (CHEVASSUS, 1976b).

En outre, il ne semble pas exister de variations liées à la densité de peuplement, les caractéristiques des populations "groupées" étant atteintes même pour des "populations" constituées de deux individus par enceinte d'élevage.

On peut rapprocher de ces expériences d'isolement les expériences de "tri", dans lequel on constitue à partir d'une population très hétérogène plusieurs sous-populations constituées d'individus de tailles plus homogènes. De telles expériences, réalisées chez les Salmonidés (KATO et al., 1969 ; FRESSARD, 1977), montrent que ces sous-populations tendent à retrouver rapidement des niveaux de variabilité voisins de ceux de la population initiale. Nous sommes donc amenés à conclure que, dans un milieu donné, une population atteint, du fait des interactions sociales entre ses membres, une distribution "d'équilibre stable" relativement indépendante de sa structure initiale. Un tel équilibre gouvernera à son tour le rythme de croissance de chaque individu, comme nous allons maintenant l'indiquer.

I.2.3. Croissance et dominance

Nous avons mentionné précédemment l'existence, au sein de populations "en équilibre", d'une fraction d'individus de grande taille. Ces individus ont souvent été qualifiés de "dominants" dans la mesure où leur supériorité se manifeste également au niveau de la fréquence des interactions agressives

entre les individus. Ainsi, chez le Saumon atlantique, FERNØ et al. (1976) démontrent que les dominants, qui représentent moins de 1 % de la population, peuvent réaliser jusqu'à 47 % du nombre total d'agressions observées sur une période donnée. Par contre, la supériorité de ces individus ne semble pas aussi nette au niveau du comportement alimentaire, les quantités ingérées semblant du même ordre de grandeur pour tous les animaux (LI et al., 1977). La spécificité de ces animaux serait donc à rechercher au niveau de leur métabolisme plus efficace, qui serait à relier notamment à des niveaux de stress plus faibles (THORPE, 1977 ; SCOTT et CURIE, 1980).

Deux questions principales se posent à propos de ces dominants :

- Le problème de leur origine, que nous aurons l'occasion de rediscuter sous l'angle génétique. Chez les Salmonidés (CHEVASSUS et al., 1979) et les Cyprinidés (HULATA et al., 1976), plusieurs expériences convergent autour de la proposition suivante : un faible avantage initial (éclosion plus précoce, alevins issus d'oeufs plus gros) peut suffire à conférer à celui qui en bénéficie une position favorable dans la compétition alimentaire précoce, et de ce fait une position de dominance.

- Le problème de la stabilité de ce comportement, qu'il convient d'approcher de deux manières différentes : s'il semble en effet bien montré (BROWN, 1946) que, dans une population en équilibre, la hiérarchie semble stable, il ne semble cependant pas possible de caractériser les dominants par des propriétés "intrinsèques" qui s'exprimeraient en dehors de la population qui les a produits. Ainsi FRESSARD (1977) montre que, après tri d'une population de Truites arc-en-ciel, le testage séparé des différentes classes de taille ne permet pas de révéler de variations nettes des consommations alimentaires et des taux de transformation entre les différentes sous-populations. De même BROWN (1946) montre, par d'élégantes expériences de mélanges de populations, que le taux de croissance d'une jeune Truite fario dépend étroitement de la position hiérarchique qui lui est conférée dans la population où elle est introduite : mise dans une population d'individus plus grands, une truite anciennement dominante adoptera le rythme de croissance d'une truite non dominante de même taille. Inversement, une truite de taille moyenne devient "dominante" et adoptera le rythme de croissance correspondant si elle est introduite dans une population où tous les individus sont de taille inférieure.

Les expériences de NAKAMURA et al. (1969) montrent également que, au sein d'une population de Carpe commune, aucun "Jumper" n'apparaît si des "faux jumpers", animaux plus grands issus d'une population plus âgée, sont introduits précocement.

Il apparaît donc que les interactions sociales jouent un rôle considérable dans la genèse et le maintien de la variabilité au sein des populations de poissons, et notamment dans la genèse et le maintien d'individus "dominants" présentant des rythmes de croissance précoce plus élevés.

Une telle conclusion ne nous dispense cependant pas de chercher à mettre en évidence d'éventuels facteurs génétiques, conférant à certaines populations ou à certains individus des "potentialités" de croissance plus fortes. Ce sera l'objet du prochain chapitre. Puis, pour conclure, nous examinerons comment les interactions sociales peuvent moduler l'expression de ces différences d'origine génétique.

II. LES FACTEURS GENETIQUES

II.1. Rappel sur les méthodes d'analyse

Caractère à variation continue, la croissance relève principalement des méthodes d'analyse de la génétique quantitative (voir notamment FALCONER, 1974). Nous avons eu l'occasion de développer dans d'autres études (CHEVASSUS, 1976 a et b ; CHEVASSUS et al., 1979) l'application de ces méthodes dans le cas des Poissons et nous rappellerons seulement un principe général qui devra nous guider dans la mise en évidence d'éventuels effets génétiques influençant la croissance : la variabilité d'origine génétique est généralement estimée à partir d'une variabilité résiduelle persistant entre des individus ou des groupes étudiés dans un environnement supposé homogène. Il en résulte une remarque perfide mais hélas pertinente : l'importance accordée aux facteurs génétiques mesurera (entre autres) l'inaptitude d'un dispositif expérimental à appréhender et à standardiser les variations fortuites des facteurs de l'environnement. En particulier, l'intégration de tous les facteurs d'environnement passé (effets maternels, interactions sociales précoces, milieu d'élevage) apparaît extrêmement difficile à réaliser et ce problème rend peu sûre toute conclusion sur l'évolution au cours de la croissance des différents paramètres génétiques.

Comme précédemment, nous distinguerons deux approches :

- les effets génétiques sur la croissance globale d'un groupe ;
- les effets génétiques sur la performance individuelle au sein d'un groupe.

II.2. Facteurs génétiques et croissance globale

II.2.1. Mise en évidence de variations intergroupes

Compte tenu des remarques précédentes, le constat d'importantes variations entre les performances de croissance *in situ* de populations naturelles d'une même espèce ne peut guère nous servir d'argument en faveur de l'existence de facteurs génétiques. Par contre, l'étude comparative, dans un même milieu, de ces différentes populations peut, si ces variations se maintiennent, fournir une première estimation de l'importance des facteurs génétiques. De telles études sont actuellement disponibles chez les Salmonidés (GJEDREM, 1976 ; HOLM et al., 1978) et les Cyprinidés (MOAV et al., 1966 ; MOAV et al., 1975) et concluent effectivement à de larges variations des performances de croissance entre les groupes testés. Ainsi chez le Saumon atlantique, GJEDREM (1976) indique que le poids moyen à la fin de l'élevage en mer (environ 3 ans) varie de 2,3 à 5,1 kg selon les souches étudiées.

Il serait cependant inexact de considérer ces souches comme des entités homogènes : l'étude des différences entre familles (ensemble des descendants d'un couple) de la même souche révèle souvent une variabilité du même ordre de grandeur que la variabilité intersouches. Ainsi chez la Carpe commune, MOAV et al. (1973) obtiennent sur 11 familles des variations de gain en 1 an allant de 440 à 623 g. Chez la Truite arc-en-ciel, le testage de 15 familles révèlent des variations du poids à 5 mois allant de 59 à 86 g (CHEVASSUS et al., 1979). Des variations importantes entre les familles sont également mentionnées dans les études norvégiennes portant sur la Truite arc-en-ciel (GJEDREM, 1975 ; REFSTIE, 1980) et le Saumon atlantique (REFSTIE et al., 1978 ; GUNNES et al., 1978). Ainsi GJEDREM (1975)

indique, après 2,5 ans d'élevage, un poids moyen de familles de Truites arc-en-ciel variant de 1,26 à 3,63 kg.

De telles variations intergroupes, avant d'être qualifiées de "génétiques", doivent cependant être soumises à deux critiques majeures :

- N'y avait-il pas, au début du testage, des facteurs de variations intrinsèques, mais non génétiques, entre les groupes : en particulier quelle est l'importance des effets maternels, liés aux réserves de l'oeuf ? Sur ce point précis, un certain nombre d'études (BAGENAL, 1969 ; GALL, 1974 et 1975 ; CHEVASSUS, 1976) concluent à une diminution progressive de ces effets au cours du temps. Ces études sont cependant extrêmement globales, puisqu'elles étudient généralement l'évolution de la corrélation (poids de l'oeuf - poids du poisson) au cours du temps.

-N'y avait-il pas, au cours du testage, des variations fortuites des facteurs de l'environnement susceptibles d'augmenter la variation intergroupes ? Nous rappellerons en effet que, du fait de l'impossibilité d'un marquage précoce des poissons, les expériences de comparaison de groupes sont réalisées en introduisant chaque groupe dans une unité d'élevage propre (bassin, étang..) et que de ce fait, la variation intergroupe est d'abord une estimation de la variation entre unités d'élevage. Nous nous proposons donc de discuter maintenant en détail cet aspect du problème.

II.2.2. Les méthodes de standardisation de l'environnement

Pour répondre à la critique précédente, deux types de méthodes ont été mises au point.

- L'utilisation de répliqués, chaque groupe étant divisé en plusieurs échantillons répartis de manière aléatoire au sein du dispositif expérimental. Par analyse de variance, il est alors possible de dégager deux sources de variation entre les échantillons :

. une variation dite "d'environnement commun" qui mesure les variations entre les répliqués d'un même groupe.

. une variation "intergroupe" qui mesure l'espérance de la variation dans un environnement "idéal" parfaitement homogène.

L'application de ces méthodes chez les salmonidés a permis de conclure que, dans une station de testage supposée offrir un environnement homogène, environ 20 à 30 % de la variation intergroupe devait être attribuée à une hétérogénéité incontrôlée des facteurs de l'environnement (REFSTIE et al, 1978 ; CHEVASSUS et al, 1979).

- L'utilisation d'un "témoin intrabassin" : dans les cas où il apparaît possible d'introduire, au sein de chaque groupe mis en testage, un échantillon d'un même groupe-témoin aisément discernable des animaux testés, ce témoin "intrabassin" intégrera les caractéristiques propres de l'environnement (apport alimentaire, débit d'eau, éclaircissement, densité de peuplement...). Concrètement, un tel résultat est obtenu en utilisant des populations-témoins présentant un caractère original de pigmentation, tel le caractère "Golden" chez la Truite arc-en-ciel (CHEVASSUS et al, 1979 ; KLUPP, 1979) ou d'écaillage, telles les variétés sans écailles de Carpe commune (KIRPICHNIKOV, 1981). Deux niveaux de variation peuvent alors être étudiés :

.la variation entre les échantillons "témoins" des différents compartiments, qui fournira la mesure de l'hétérogénéité de l'environnement.

.les performances des différents groupes, mesurées relativement à leur échantillon témoin, qui seront censées fournir des estimations correctes du potentiel de croissance de ces groupes.

Visant un objectif voisin de la méthode des réplicats (estimer l'hétérogénéité de l'environnement), cette méthode du "témoin intrabassin" permet d'alléger le dispositif expérimental, puisqu'il suffit en théorie d'un compartiment par groupe testé. Elle suppose cependant que la population témoin intègre les effets environnementaux de la même manière que le groupe testé, ce qui semble le cas dans une étude utilisant la Truite arc-en-ciel (CHEVASSUS *et al.*, 1979) mais devra être vérifié pour d'autres espèces et d'autres conditions de testage.

II.2.3. La réponse à la sélection de groupes

Pour démontrer que les variations entre groupes sont bien d'origine génétique, l'étude de la réponse à la sélection apparaît une méthode de choix. La lourdeur et la lenteur de telles opérations chez les poissons explique sans doute qu'une seule expérience de ce type ait été publiée à l'heure actuelle : chez la truite arc-en-ciel, KINCAID *et al.* (1977) concluent à une augmentation de croissance d'environ 80 % (comparativement à une lignée-témoin) après 4 générations de sélection familiale.

D'autre part, la réponse à la sélection ne donne accès qu'à une partie de la variabilité génétique, dite additive (FALCONER, 1974). L'absence de réponse à la sélection n'est donc pas incompatible avec l'existence d'une variabilité génétique entre les groupes, variabilité qui sera alors qualifiée de non-additive. La mise en évidence de ces variations non-additives peut notamment se faire par l'étude des effets de consanguinité.

II.2.4. Effets de consanguinité et de croisement

Chez les Poissons, la réalisation de croisements consanguins (frère x soeur le plus souvent), éventuellement répétés au cours de plusieurs générations, conduit à une diminution notable du potentiel de croissance : KINCAID (1976) conclut chez la Truite arc-en-ciel à une diminution d'environ 35 % après deux générations de croisements frère x soeur. Des résultats voisins sont obtenus par GJEDREM (1975) chez le Saumon atlantique et par MOAV *et al.* (1973) chez la Carpe commune.

Même si l'interprétation génétique de ces effets de consanguinité reste en grande partie à élaborer, il n'en demeure pas moins vrai que ces effets, correctement estimés, constituent une preuve tangible de l'influence du génôme sur la croissance des poissons.

Une autre approche également convaincante s'appuie sur l'étude des croisements entre des groupes supposés notablement différents sur le plan génétique. Deux cas peuvent se présenter :

- le produit du croisement présente des caractéristiques sensiblement intermédiaires entre celles des deux groupes parentaux. C'est notamment le cas chez la Truite arc-en-ciel (KLUPP, 1979) et le Saumon atlantique (BAILEY *et al.*, 1980 ; GJERDE, 1981).

- le produit du croisement manifeste des performances nettement supérieures à celle des groupes parentaux : c'est l'effet "d'heterosis", décrit notamment chez la Carpe commune (BAKOS, 1976 ; KIRPICHNIKOV, 1981,

MOAV et al, 1975).

Si ces deux cas sont en faveur d'effets génétiques sur la croissance, seul le second manifeste nettement l'existence d'une variabilité génétique non additive, difficilement exploitable par sélection.

II.2.5. Influence des gènes majeurs

Complémentaire à l'analyse quantitative de la croissance, la mise en évidence de caractères à déterminisme mendélien monofactoriel (gènes "majeurs") ayant une influence sur la croissance constitue un bon argument en faveur d'effets génétiques. Pour des raisons évidentes, de tels gènes ont d'abord été caractérisés par leurs effets sur la pigmentation ou la morphologie des animaux, puis étudiés pour leurs effets secondaires sur les caractères quantitatifs (croissance, fertilité, viabilité).

La plupart des études concluent à de tels effets. Ainsi, chez la Carpe, les gènes induisant une réduction de la couverture écailleuse auraient des effets négatifs importants sur la croissance, alors que les mutants "bleus" auraient une croissance initiale plus rapide que le type sauvage (voir notamment la revue de KIRPICHNIKOV, 1981). Remarquons cependant que ces études ne permettent généralement pas de conclure à un effet du gène lui-même (phénomène de pleiotropie) mais seulement à un effet de tout ou partie du génotype porteur de ce gène, selon le degré d'isogénérisation réalisé entre les groupes comparés.

II.3. Facteurs génétiques et structure des populations

Si l'existence de facteurs génétiques conditionnant le potentiel de croissance d'un groupe nous semble amplement démontré par ce qui précède, il n'en va pas de même en ce qui concerne la performance d'un individu au sein d'un groupe, et nous tâcherons maintenant d'en préciser les raisons.

II.3.1. Retour sur les effets d'isolement

Nous avons vu précédemment (I.2.3.) que des populations de poissons élevées en isolement se caractérisaient par des niveaux de variabilité extrêmement faibles. Ainsi, chez la Truite arc-en-ciel, la variance du poids est environ 3 fois plus faible que chez des individus groupés (CHEVASSUS, 1976b). Cette réduction est d'environ 15 fois pour la variance de la longueur chez la Carpe commune (NAKAMURA et al, 1957) et atteint plus de 20 fois chez des alevins de Poissons plats (PURDOM, 1972).

Dans une hypothèse simpliste mais classique où les effets du génotype et de l'environnement sont les deux composantes additives et indépendantes du phénotype ($P = G + E$), la variation génétique ne peut être qu'inférieure à la variation phénotypique.

La faible variation phénotypique observée en isolement représente donc encore une surestimation de la variation génétique entre les individus qui, comparée à la variation phénotypique totale en situation de compétition, apparaît donc minime. D'où la proposition de PURDOM (1972, 1976) : en situation de compétition entre les individus, la variabilité génétique entre ces individus ne représente qu'une part infime de la variabilité phénotypique observée et ne saurait rendre compte de la diversité de croissance au sein d'un groupe.

Plusieurs critiques peuvent être formulées contre ce point de vue. Nous en indiquerons deux :

- rien ne prouve que les facteurs génétiques en cause dans la performance

d'un individu en situation d'isolement soient les mêmes que ceux susceptibles d'agir en situation de compétition. En particulier, si des facteurs génétiques spécifiques sont impliqués dans les comportements territoriaux agressifs et les interactions sociales en général, ils ne seront a priori pas révélés en situation d'isolement : la variabilité phénotypique en situation d'isolement fournit donc bien une borne supérieure de la variabilité génétique entre les individus dans cette situation. Par contre, elle ne permet pas de connaître le niveau de variabilité génétique entre les individus en situation de compétition.

- Même si la variabilité génétique entre les individus est faible en situation de compétition, elle peut très bien être à l'origine de faibles différences initiales entre les individus, qui, amplifiées (voir I.2.) par les interactions sociales, peuvent suffire à justifier la forte hétérogénéité observée. En termes biométriques, il suffit d'abandonner l'hypothèse d'indépendance entre les effets génétiques et les effets de l'environnement et de poser :

$$P_i = G_i + E_c + E_i(G_i).$$

P_i = phénotype du poisson i .

E_c = effets d'environnement communs à tous les poissons du lot.

$E_i(G_i)$ = effet d'environnement spécifique de l'individu i , corrélé positivement avec sa valeur génétique G_i .

Les études sur les effets d'isolement, si elles démontrent l'importance des interactions sociales, ne permettent donc pas de conclure définitivement à l'inexistence de facteurs génétiques sous-jacents.

II.3.2. Les effets d'apparentement

Une autre méthode classique pour mettre en évidence l'importance des facteurs génétiques dans la variabilité d'un caractère quantitatif est l'étude des effets d'apparentement. L'hypothèse est la suivante : des individus génétiquement proches se ressembleront davantage que des individus non apparentés, et cette ressemblance sera d'autant plus forte que le caractère sera génétiquement déterminé.

Pratiquement, cette méthode consiste à comparer la variance phénotypique de la croissance à l'intérieur de populations expérimentales constituées d'individus plus ou moins apparentés. On peut comparer par exemple des fratries (ensemble des descendants d'un couple), des demi-fratries maternelles (ensemble des descendants du croisement d'une femelle par un grand nombre de mâles, la ponte étant divisée en plusieurs lots fécondés chacun par un mâle différent) ou paternelles (mélange des pontes de plusieurs femelles fécondées par un seul mâle) et des populations génétiquement plus hétérogènes, constituées à partir d'un grand nombre de géniteurs mâles et femelles.

Chacun de ces types de population est élevé dans un compartiment d'élevage comparable; c'est donc la variance phénotypique au sein de ce compartiment qui est prise en compte et comparée à celle observée au sein d'autres populations.

Nous avons appliqué cette méthode chez la Truite arc-en-ciel (CHEVASSUS et al., 1979) sans obtenir de résultats concluants, les variabilités phénotypiques au sein de populations se stabilisant à des niveaux relativement voisins quelle que soit la structure génétique initiale de ces populations. Ce résultat négatif, qui conduirait à considérer comme minime l'influence des facteurs génétiques, peut cependant être critiqué avec des arguments voisins de ceux utilisés dans le paragraphe précédent : supposer que la variance phénotypique sera d'autant plus forte que la variabilité génétique est forte au sein d'une population revient en effet à admettre le modèle d'additivité des effets du génotype et de l'environnement.

Si l'on suppose par contre (et les expériences de tri relatées en I.2.2. incitent à le penser) que la variabilité phénotypique au sein d'une population représente un niveau d'équilibre stable et caractéristique du milieu considéré, on peut s'attendre à ce que toutes les populations, quelle que soit leur structure initiale (génétique en particulier), se stabilisent à des niveaux voisins, sans pour autant exclure le fait que les hiérarchies mises en place dans chaque population reflètent, au moins partiellement, les différences génétiques entre les individus.

II.3.3. La réponse à la sélection individuelle

Les données précédentes ne nous fournissent donc pas de réponse définitive à la question : la performance de croissance d'un individu au sein d'un groupe traduit-elle un potentiel génétique spécifique de cet individu ?

Si nous limitons notre ambition à l'étude des effets génétiques de type additifs, la réalisation de sélections expérimentales sur la base de la performance individuelle apparaît une méthode longue mais intéressante. Nous ne disposons actuellement que de trois études sur ce sujet, qui apparaissent quelque peu contradictoires :

- DONALDSON (1968), travaillant sur la Truite arc-en-ciel, obtient en 24 ans* une augmentation considérable du potentiel de croissance de la lignée sélectionnée qui passe de 36,3 à 60,4 cm à l'âge de 2 ans. Il est cependant regrettable que cette étude ait été réalisée en l'absence d'une population-témoin non sélectionnée, les méthodes d'élevage ayant fait l'objet, au cours d'une aussi longue période, d'améliorations non négligeables. Rappelons par exemple que, dans une expérience de sélection familiale déjà citée chez cette espèce (KINCAID, 1977), la lignée témoin double sensiblement sa performance de croissance en 10 ans.

- MOAV et al. (1976) présentent quant à eux les résultats de 5 générations de sélection divergente chez la Carpe commune. Comparativement à une lignée-témoin, deux lignées sélectionnées ont été créées : l'une en ne conservant comme géniteurs à chaque génération que les plus gros individus et l'autre les plus petits. Si la lignée descendante perd effectivement en deux générations 25 % de son potentiel de croissance, la lignée "montante" reste, au cours des 5 générations, au voisinage (et même légèrement en dessous) de la lignée-témoin. Cette expérience fournit donc une réponse ambiguë à notre question initiale : si le fait que les deux lignées divergent effectivement permet bien de révéler l'existence d'une variabilité génétique sous-jacente, la stagnation de la lignée "montante" incite à beaucoup de prudence vis-à-vis d'un éventuel potentiel génétique

* Environ 10 générations.

supérieur des "Jumpers" (voir I.2.1), au moins pour une utilisation en sélection individuelle.

Cette prudence est confortée par les résultats de RYMAN (1973) qui, chez le Guppy, n'obtient aucune différence entre les deux lignées après 9 générations de sélection divergente pour le poids du corps.

Pour expliquer cette absence de réponse à la sélection, diverses considérations théoriques ont été avancées. Nous en citerons deux, développées notamment par MOAV et al. (1976) :

Chez de nombreuses espèces animales, les caractères dits de "fitness", très liés à la valeur sélective (précocité sexuelle, fécondité, taux de survie) ont souvent, du fait de la sélection naturelle, atteint un relatif optimum (FALCONER, 1974, chap. 10 et 20). Cet optimum est fréquemment lié à l'avantage sélectif de certaines combinaisons hétérozygotes et, de ce fait, se traduit par des réponses faibles, voire négatives, à la sélection artificielle. Or, chez les Poissons, contrairement aux vertébrés supérieurs, on observe fréquemment des corrélations étroites entre la croissance et ces caractères de "fitness" (corrélation entre vitesse de croissance et précocité sexuelle, entre poids du corps et nombre d'oeufs produits...). La croissance devient donc, indirectement, une composante importante de la valeur sélective et se situe de ce fait parmi les caractères peu sensibles à la sélection artificielle.

Les espèces domestiques, comme la Carpe, ont certainement subi au cours de leur histoire une sélection empirique basée notamment sur le choix des plus gros individus comme reproducteurs. Cette sélection, peut-être initialement opérante, a maintenant atteint une situation de "plateau", souvent décrite dans les sélections expérimentales à long terme (FALCONER, 1974, chap. 12). Une indication en faveur de cette hypothèse est le caractère asymétrique de la réponse, la sélection descendante se révélant extrêmement efficace.

Les deux explications précédentes ne sont d'ailleurs pas incompatibles, la sélection artificielle ayant pu compléter l'action de la sélection naturelle pour atteindre cette situation de "plateau". D'autre part, l'approche que nous avons proposée, basée sur les interactions génotype x facteur social (II.3.1.), fournit également une interprétation possible pour l'absence de réponse à la sélection. De telles interactions semblent cependant peu importantes dans le cas de la Carpe (voir III) mais pourraient justifier les résultats obtenus chez le Guppy.

II.3.4. Que faire de la notion d'héritabilité ?

Le lecteur familier des pratiques de la génétique quantitative aura sans doute été surpris de ne pas voir évoquer dans ce qui précède la notion classique d'héritabilité, alors qu'elle est sous-jacente à l'ensemble des questions que nous nous posons. Rappelons en effet que, à partir de l'équation :

$$P = G + E$$

on peut écrire, en termes de variance et en supposant l'indépendance des effets G et E :

$$V(P) = V(G) + V(E)$$

Si l'on isole, parmi les effets génétiques, ceux de type additif, exploitables par sélection (voir FALCONER, 1974),

$$G = G_A + G_NA$$

on définira l'héritabilité au sens strict par :

$$h^2 = \frac{V(G_A)}{V(P)}$$

L'héritabilité mesure donc la fraction de variabilité phénotypique attribuable à une variation génétique additive entre les individus.

L'introduction tardive de cette notion dans notre exposé s'explique par l'extrême difficulté d'une détermination correcte de ce paramètre chez les poissons. Le lecteur pourra certes trouver (voir par ex. KIRPICHNIKOV, 1981) de très nombreuses estimations de ce paramètre, notamment chez les Salmonidés et les Cyprinidés. Cependant, la quasi-totalité de ces estimations souffrent de deux critiques majeures, l'une biométrique et l'autre plus biologique. Pour les comprendre, rappelons tout d'abord que, du fait de l'impossibilité d'un marquage précoce des animaux, les dispositifs expérimentaux utilisés sont constitués d'un grand nombre de familles élevées en bassins séparés et que les estimations d'héritabilité sont construites à partir de deux composantes :

- une variance interfamilles, qui mesure la variation des performances entre les familles issues de couples différents ;
- une variance intrafamille, qui mesure la variation des performances entre les individus de la même famille.

Nos deux critiques sont les suivantes :

- sur le plan biométrique, la variance interfamilles est fréquemment surestimée, dans la mesure où les variations d'environnement entre les bassins ne sont pas parfaitement contrôlées. Nous avons exposé précédemment (voir II.2.2.) les méthodes envisageables pour résoudre ce problème.

Pour indiquer son importance, signalons par exemple que REFSTIE et al., (1978) donne pour l'héritabilité du poids à 190 mois chez le Saumon atlantique une valeur brute (avant correction) de 0,27 à 0,33, cette valeur étant ramenée à 0,08 après correction des divers effets d'environnement.

- sur le plan biologique, nous sommes en présence de deux composantes dont l'une, la variance intrafamille, est mesurée à l'intérieur de populations et intègre donc les effets d'interactions sociales entre les individus alors que l'autre, la variance interfamille, mesure les variations entre des populations isolées les unes des autres. Si l'on se rappelle l'importance des interactions sociales sur les niveaux de variabilité au sein des populations, il apparaît que la première composante risque d'être considérablement surestimée par rapport à la seconde. BAILEY (1977) chez la Truite arc-en-ciel, MOAV et WOHLFARTH (1974), chez la Carpe commune, montrent notamment sur des animaux plus âgés, en regroupant après marquage des familles différentes, que la composante interfamilles peut être affectée de la même manière et qu'elle augmente considérablement du fait de la compétition entre les groupes. En outre, s'il l'on suppose (voir notamment en II.3.1 la critique des effets d'isolement) que les

bases génétiques de la croissance peuvent être notablement différentes dans les deux situations d'isolement et de compétition, le fait d'intégrer ces deux composantes dans un même estimateur apparaît biologiquement dénué de sens. C'est pourquoi nous nous sommes bornés à étudier séparément :

- les variations entre groupes et leur base génétique éventuelle ;
- les variations intragroupes et leur modulation par les facteurs génétiques et les interactions sociales.

III. LES INTERACTIONS GENOTYPE X FACTEUR SOCIAL

III.1. Modèle général

Dans ce qui précède nous avons analysé séparément l'influence du génotype et celle des interactions sociales sur la performance de croissance d'un individu ou d'un groupe. A plusieurs reprises (voir notamment II.3.1.), nous avons posé la question des relations entre ces deux facteurs et notamment de l'existence de potentialités génétiques valorisées par les interactions sociales, voire ne s'exprimant que dans cette situation.

Sur le plan méthodologique, ce problème ne peut être abordé que pour la performance d'un groupe et se ramène à la question : les différences de croissance observées entre des groupes isolés sont-elles de même signe et de même amplitude lorsque ces groupes sont en compétition dans le même milieu ?

MOAV et WOHLFARTH (1974) ont proposé le modèle d'analyse suivant :

$$P_C = P_I (1 + b) + A$$

P_C = performance d'un groupe en situation de compétition (en écart à la moyenne générale)

P_I : performance d'un groupe isolé (en écart à la moyenne générale)

b : coefficient d'amplification

A : agressivité spécifique (terme indépendant de P_I et ne s'exprimant qu'en compétition).

En termes biométriques, $(1+b)$ est tout simplement la pente de la droite de régression de P_C sur P_I , et l'importance de l'agressivité spécifique est mesurée par $V(A)$, $V(A)$ étant la variance des écarts résiduels à la droite de régression et $V(C)$ la variance de P_C .

Ce modèle permet de distinguer deux types d'interactions :

- les effets d'échelle ($V(A) = 0$; $b \neq 0$) : le classement des groupes reste le même mais l'écart absolu entre les performances est augmenté ($b > 0$) ou diminué ($b < 0$).

- les effets de classement ($V(A) > 0$): certains groupes peuvent alors exprimer de bonnes performances en situation d'isolement et se révéler médiocres en situation de compétition. Plusieurs expériences ont été réalisées dans cette optique.

III.2. Les effets d'échelle

Dans l'expérience de MOAV et WOHLFARTH (1974) sur la Carpe commune, plusieurs familles de Carpe ont été regroupées dans le même étang, après marquage, des échantillons de chaque famille restant comme témoin en élevages séparés. Les conclusions des auteurs sont les suivantes :

- un effet d'amplification très net est détecté : b est de l'ordre de 1, autrement dit la variance intergroupes de la performance en compétition est 4 fois plus forte qu'en isolement.

- Le terme d'agressivité spécifique apparaît de faible importance, puisqu'il n'atteint jamais le seuil de signification.

CHEVASSUS et al (1979) aboutissent à des conclusions analogues dans une étude réalisée chez la Truite arc-en-ciel : dans cette expérience, les familles sont dès l'éclosion mises en présence d'un échantillon d'individus "golden" de phénotype jaune. On dispose donc pour chaque famille de 3 estimations du potentiel de croissance :

- P_I = performance de croissance en isolement ;

- P_C = performance de croissance en compétition avec le témoin golden (performance brute) ;

- $P_C - G$ = écart entre la performance de la famille et celle du témoin golden présent dans le bassin (performance corrigée).

Si l'on vérifie que la variable ($P_C - G$) semble effectivement très peu influencée par les effets d'environnement (voir II.2.2.), on montre également une augmentation progressive de l'effet d'amplification au cours de la croissance, la pente de la régression de P_C sur P_I passant de 1,05 à 3 mois à 1,39 à 5 mois.

Par contre, dans tous les cas, l'agressivité spécifique apparaît négligeable.

III.3. Les effets de classement

Les deux expériences citées précédemment ne semblent pas conclure, au moins dans la gamme des génotypes testés, à l'existence d'aptitudes spécifiques à la compétition. Par contre MOAV et al, (1975), en comparant des lignées européennes et asiatiques de Carpe commune, montrent indirectement que de tels effets peuvent effectivement exister : ils étudient en effet la résistance de ces deux lignées à l'augmentation de la densité d'élevage, et montrent que dans le cas de la lignée européenne, les performances de croissance, très bonnes à faible densité, sont considérablement altérées en conditions intensives. Par contre, la lignée asiatique, très inférieure à la lignée européenne à faible densité, résiste mieux au surpeuplement et devient dans ce cas équivalente, voire supérieure à la lignée européenne.

CONCLUSIONS GENERALES

Nous avancerons pour conclure quelques propositions, en soulignant, du fait de la relative nouveauté du sujet, leur caractère provisoire :

- la notion de structure d'équilibre d'une population : sous l'effet des interactions sociales entre ces membres, une population atteint un niveau d'hétérogénéité stable qu'il semble difficile de modifier, que ce soit par une réduction transitoire de variabilité phénotypique (voir expérience de tri) ou par une meilleure homogénéité génétique (voir effets d'apparement).

- la nécessité de préciser au niveau du groupe et d'aborder au niveau de l'individu les problèmes des interactions génotype x facteur social : les interactions sociales se limitent - elles à amplifier les différences initiales d'origine génétique (comme cela semble le cas pour les compétitions entre groupes) ou s'appuient-elles éventuellement sur d'autres sources de variabilité initiale, masquant ainsi en grande partie les différences génétiques existantes ?

- L'intérêt d'une approche beaucoup plus analytique du phénomène de croissance, en termes de bilan énergétique : consommation alimentaire, coefficients d'utilisation digestive, métabolisme de base (voir notamment LI et al., 1977 ; JØRGENSEN, 1976). Une telle approche permettrait d'analyser les composantes de la variabilité inter-et intragroupe de la croissance globale et donc de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse d'une différence qualitative entre ces deux types de variabilité.

- La nécessité d'étudier l'évolution à long terme des phénomènes que nous avons décrits : quelle est l'influence d'événements tels que la maturation sexuelle ou la sénescence sur les interactions sociales et la hiérarchie des groupes ? Existe-t-il une variabilité génétique spécifique de ces périodes ? Comment la mettre en évidence et l'exploiter éventuellement.

Comme nous pensons l'avoir montré, ces problèmes conditionnent en grande partie l'interprétation de nombreuses expériences (effets d'isolement, d'apparement, notion d'héritabilité) et de ce fait les possibilités et les méthodes d'amélioration génétique de la croissance dans le groupe des poissons.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAGENAL T.B., 1969.-Relationship between egg size and fry survival in brown trout Salmo trutta. -
J.of Fish Biol., 1, 349-353.

BAILEY J.K., 1977.-Intra-strain inheritance of growth and survival in rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson, reared in two hatchery and two prairie winterkill Lake environments. -
Thesis for the degree of Master of Science. Univ. of Manitoba, CANADA.

BAILEY J.K., BUZETA M.I. et SAUNDERS R.L., 1980.-Return of three year-classes of sea-ranched Atlantic Salmon of various river strains and their hybrids. - NASRC Report n° 3. St Andrews, Canada.

- BAKOS J., 1976.-Crossbreeding Hungarian races of common carp to develop more productive hybrids.-
FAO Techn.Conf.on Aquaculture, Kyoto, E74.
- BRAUHN J.L., SIMON R.C., BRIDGES W.R., 1976.-Rainbow trout growth in Circular Tanks : Consequences of different Loading Densities.-
U.S. Fish and Wildlife service, Technical Papers n° 86.
- BROWN M.E., 1946.-The growth of brown trout (Salmo trutta Linn.).
I. Factors influencing the growth of trout fry
II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11.5°C.-Journ.Exp.Zool. 22, 118-145.
- CARLANDER K.D., 1969.-Handbook of freshwater fishery biology, vol.1.-
The Iowa state university Press, Ames, IOWA.
- CHEVASSUS B., 1976a.-Variabilité et héritabilité des performances de croissance chez la truite arc-en-ciel (Salmo gairdneri).-Ann.Génét.Sel. Anim. 8, 273-283.
- CHEVASSUS B., 1976b.-Génétique et aquaculture : esquisse d'une méthodologie.-
Océanis, 2, 187-218.
- CHEVASSUS B. et BLANC J.M., 1979.-Genetic analysis of growth performance in salmonids. -
Communication au 3ème congrès européen d'Ichthyologie. VARSOVIE, septembre 1979.
- CHODOROWSKI A., 1975.-Formation de populations bimodales chez les alevins de poissons carnassiers.-
Verh.Internat.Verein.Limnol. 19, 2546-2555.
- DONALDSON L.R., 1968.-Selective breeding of salmonoid Fishes.-In: Marine Aquaculture, W.M. Neil ed. Oregon state university. Press, 65-74.
- FALCONER D.S., 1974.-Introduction à la génétique quantitative.-
Masson et cie ed., PARIS.
- FARR J.A. et HERRNKIND W.F., 1974.-A quantitative analysis of the social interaction of the guppy, Poecilia reticulata (Pisces Poeciliidae) as a function of population density. -
Anim.Behav. 22, 582-591.
- FENDERSEN O.C. and CARPENTER M.R., 1971.-Effects of crowding of the behavior of juvenile hatchery and wild landlocked Atlantic salmon (Salmon salar L.).
Anim.Behav. 19, 439-447.
- FERNØ A., HOLM M., and ROALD S., 1976.-Aggression and growth of Atlantic salmon in different stocking densities. -
Int.Council Exploration of the Sea, C.M.E. : 37/1-13.
- FRESSARD B., 1977.-Influence du tri sur les performances de croissance en pisciculture intensive.-
Mémoire E.S.I.T.P.A., LE VAUDREUIL, FRANCE.
- GALL G.A.E., 1974.-Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout.-
Calif.Fish and Game, 60, 25-36.

- GALL G.A.E., 1975.-Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout.-
J. of anim.Sci. 40, 19-28.
- GJEDREM T., 1975.-Genetic Improvement in salmonids.-Proceedings of the Royal Society of Edinburgh (B) 75, 18, 253-261.
- GJEDREM T., 1976.-Possibilities for genetic improvements in salmonids.-
J.Fish Res.Board Can. 33, 1094-1099.
- GJERDE B., 1981.-Growth rate and mortality of crosses between strains of Atlantic salmon.-
32nd Annual Meeting of the European Assoc. for Anim.Prod. ZAGREB.
- GUNNES K. et GJEDREM T., 1978.-Selection experiments with salmon. IV. Growth of Atlantic salmon during two years in the sea.-
Aquaculture, 15, 19-33.
- HOLM M., NAEVDAL G., 1978.-Quantitative genetic variation in fish. Its significance for salmonid culture.-
In:Marine organisms. B.Battaglia et J.Beardmore ed. Plenum Publishing Corporation.
- HULATA G., MOAV R., WOHLFARTH G., 1976.-The effects of maternal age, relative hatching time and density of stocking on growth rate of fry in the European and Chinese race of the common carp.-
J.Fish Biol., 9, 499-513.
- JORGENSEN S.E., 1976.-A model of fish growth.-
Ecological Modelling, 2, 303-313.
- KATO T., SAKAMOTO Y., 1969.-Studies on the variation of growth in rainbow trout Salmo gairdneri. I. The effect of grading of body size on the course of growth.-Bull.Freshwater Fish.Res.Lab., 19, 9-16.
- KINCAID H.L., 1976. Inbreeding in rainbow trout.-
J.Fish Res.Board.Can., 33, 2420-2426.
- KINCAID H.L., BRIDGES W.R., VONLIMBACH B.,-1977. Three generations of selection for growth rate in Fall-spawning rainbow trout.
Trans.Am.Fish Soc., 106, 621-628.
- KIRPICHNIKOV V.S., 1981. Genetic bases of fish selection.Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KLUPP R., 1979. Genetic variance for growth in rainbow trout (Salmo gairdneri).
Aquaculture, 18, 123-134.
- LI H.W., BROCKSEN R.W., 1977.-Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (Salmo gairdneri).-
J.Fish Biol., 11, 329-341.
- MAGNUSON J.J., 1962.-An analysis of aggressive behaviour, growth and competition for food and space in medaka (Orizias latipes, Pisces, Cyprinodontidae).-Can.J.Zool., 40, 313-363.
- MOAV R., WOHLFARTH G., 1966.-Genetic improvement of yield in carp.-FAO Fish. Rep., 44, 12-29.

- MOAV R., WOHLFARTH G., 1973.-Carp breeding in Israel. In Agricultural genetics selected topics.
New York : Wiley.
- MOAV R., WOHLFARTH G., 1974.-Magnification through competition of genetic differences in yield capacity in carp.-
Heredity, 33, 181-202.
- MOAV R., HULATA G., WOHLFARTH G., 1975.-Genetic differences between the chinese and european races of the common carp. I. Analysis of genotype-environment interactions for growth rate.-
Heredity, 34, 323-340.
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1957.-A study of the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. III. On the results of culturing the modal group and the growth of carp fry reared individually.-Bull.Jap.Soc.Sci.Fish, 22 674-678 (in Japanese with English summary).
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1969.-A study of the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. IV. Effects of adding a small number of larger individuals to the experimental batches of carp fry and of culture density upon the occurrence of shoot carp.-Bull.Jap.Soc.Sci.Fish, 27, 958-962 (in Japanese with English summary).
- PURDOM C.E., 1972.-Genetics and Fish Farming.-Laboratory Leaflet (New series) n° 25 Lowestoft. Suffolk.
- PURDOM C.E., 1976.-Genetic techniques in Flat fish culture.-
J.Fish Res.Board.Can., 33, 1088-1093.
- PURDOM C.E., 1981. Growth in Fishes.-In:Growth in animals, T.L.J. LAWRENCE ed. BUTTERWORTHS.
- REFSTIE T., 1977.-Effect of density on growth and survival of rainbow trout.-
Aquaculture, 11, 329-334.
- REFSTIE T., STEINE T.A., 1978.-Selection experiments with salmon. III. Genetic and environmental sources of variation in Length and weight of Atlantic salmon in the freshwater phase.-Aquaculture, 14, 221-234.
- REFSTIE T., 1980.-Genetic and environmental sources of variation in body weight and length of rainbow trout fingerlings.-
Aquaculture, 19, 351-357.
- RYMAN N., 1973.-Two ways selection for body weight in the guppy fish, Lebistes reticulatus. -
Hereditas, 74, 239-245.
- SCOTT D.B.C., 1974.-Growth rate of Xiphosporus helleri Heckel, in small aquarium tanks.-
Journ.of the British Aquarists Stu.Soc., 32-36.
- SCOTT D.B.C., CURRIE C.E., 1980.-Social hierarchy in relation to adrenocortical activity in Xiphosporus helleri Heckel.-
J.Fish Biol., 16, 265-277.

- STRINGER G.E., HOAR W.S., 1955.-Aggressive behaviour of underyearling Kamloops trout.-
Can.Journ.of Zoology, 33, 148-160.
- STYCZYNSKA-JUREWICK E., 1979.-Crowding effect, an essential problem of Aquaculture. -
Europ.Maricult.Soc., Spec.pub. N°4, 3-16.
- THORPE J.E., 1977.-Bimodal distribution of length of juvenil Atlantic Salmon (Salmo salar L.) under artificial rearing conditions.-
J.Fish Biol., 11, 175-184.
- WOHLFARTH G., MOAV R., 1971.-Genetic investigation and breeding methods of carp in Israel.-
In : Rep. FAO/UNDP (T.A.) 2926 Rome, 160-185.
- WOODHEAD A.D., 1978.-Fish in studies of aging. -
Exp.Geront., 13, 125-149.
- YAMAGISHI H., 1962.-Growth relation in some small experimental populations of rainbow trout fry, Salmo gairdneri Richardson with special reference to social relations among individuals.-
Jap.J.Ecol., 12, 43-53.