

ÉTUDE DES POSSIBILITÉS DE SÉLECTION DE LA PRÉCOCITÉ SEXUELLE CHEZ LA TRUITE ARC-EN-CIEL (*SALMO GAIRDNERI* R.)

G. BURGER, B. CHEVASSUS

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

Reçu le 19 août 1987
Accepté le 28 août 1987

Received 19 August, 1987
Accepted 28 August, 1987

RÉSUMÉ

L'étude comparée de différentes populations de truites arc-en-ciel, introduites et élevées dans un même milieu, a révélé l'existence d'une importante variabilité intergroupes pour l'âge à la première reproduction : de 6 à 98 % d'animaux matures à 2 ans chez la femelle et de 44 à 99 % chez les mâles.

Des croisements factoriels entre des géniteurs ayant mûri pour la première fois à des âges variés (de 1 à 3 ans pour les mâles, de 2 à 4 ans pour les femelles) ont permis de préciser les possibilités de sélection individuelle et les effets respectifs des parents mâle et femelle. L'effet du parent mâle sur la fréquence de mâles et de femelles précoces dans la descendance est net ; l'effet du parent femelle apparaît plus limité. Une estimation de l'héritabilité de la précocité sexuelle est proposée ($h^2 = 0,3$) et les possibilités d'amélioration génétique de ce caractère sont présentées et discutées.

POTENTIAL OF SELECTION FOR AGE AT FIRST SEXUAL MATURATION IN RAINBOW TROUT (*SALMO GAIRDNERI* R.)

SUMMARY

Comparison of different populations of rainbow trout reared in the same environment revealed important between strains variation for the age at first sexual maturation : proportion of mature fish at 2 years ranged from 6 to 98 % in females, and from 44 to 99 % in males.

Response to mass selection for age at first maturation and specific effect of both male and female parents were screened across factorial crosses between parents with different ages at their first maturation (1 to 3 years for male parents, 2 to 4 years for female parents). There is an important male effect on frequencies of early maturing males and females in the progeny ; influence of female parent is less important. Heritability estimate for sexual precocity is provided ($h^2 = 0,3$), and feasibility of genetic improvement of this character is discussed.

1. INTRODUCTION

La trutticulture française produit actuellement 35.000 tonnes de truites, essentiellement sous forme d'animaux "portions". Afin d'élargir ce marché, plusieurs pisciculteurs se sont intéressés à l'élevage en eau douce ou en mer d'animaux de plus grande taille (1kg et plus). En 1984, la production totale de ces grosses truites était de l'ordre de 2.500 tonnes (Aquarevue, 1985). La part marine de cette production augmente régulièrement : 400 tonnes en 1984, 700 tonnes en 1987. Le cycle de production de ces grands animaux, durant de 18 mois à plus de deux ans, est notablement perturbé par la maturation sexuelle. Celle-ci affecte en effet une partie des mâles dès leur première année (ce qui gêne également la production d'animaux portions), la quasi totalité des mâles et une grande partie des femelles la deuxième année. Elle provoque un ralentissement de croissance, une plus grande sensibilité du cheptel aux maladies, une baisse de la qualité organoleptique de la chair et un assombrissement de la robe qui diminue la valeur commerciale du produit.

Sur un plan pratique, il y a donc intérêt à inhiber, ou du moins retarder, l'apparition de la maturation sexuelle.

Plusieurs méthodes de manipulation des facteurs environnementaux (photopériode, température, alimentation) ou génétiques ont été envisagées et explorées plus ou moins largement (voir par exemple les revues de CHEVASSUS *et al.*, 1979 a et b; BILLARD, 1983; CHEVASSUS *et al.*, 1985). Nous nous proposons de préciser dans cette étude les possibilités d'une sélection exploitant la variation génétique entre individus ou entre populations. L'existence d'une telle variation a en effet été bien démontrée chez le saumon atlantique (voir notamment la revue de GJERDE, 1986). Chez la truite arc-en-ciel, plusieurs expériences anciennes de sélection individuelle semblent avoir donné des résultats notables (LEWIS, 1944; MILLENBACH, 1950) mais posent des problèmes d'interprétation liés notamment à l'absence de population témoin.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expérimentations se sont déroulées à la trutticulture expérimentale CSP-INRA de Gournay s/Aronde (Oise).

2.1. Matériel animal

De 1978 à 1980, des lots d'alevins issus de populations domestiques américaines (Pisciculture Mac Leary, dans l'état de Washington) ont été introduits dans cette pisciculture après un court élevage de quarantaine (du stade œillé à environ 1 g) dans une pisciculture normande sous contrôle sanitaire (groupes A1 à A7, Tableau I). A partir de 1980, ces populations ont été entretenues à Gournay en utilisant les reproducteurs obtenus sur place (groupes G1 à G6, Tableau I).

En outre, deux populations "synthétiques" issues d'un mélange de diverses souches françaises ont été mises en place (SY1 et SY2).

Ces différents groupes ont servi à l'étude de la variation interpopulation.

L'étude de la variation inter individus a été conduite à partir d'animaux prélevés dans les cohortes A3, A4, SY1 et SY2. Parmi les poissons obtenus dans ces 4 cohortes, nous avons trié et marqué à partir de fin 1978 :

- des mâles maturant pour la première fois à un an (notés désormais M1 dans le texte et les figures).
- des mâles et des femelles maturant pour la première fois à deux (M2 et F2) ou à trois ans (M3 et F3).
- une femelle maturant pour la première fois à 4 ans (F4).

2.2. Constitution des lots expérimentaux

4 séries de fécondations ont été réalisées en 1980 et 1981 (tableaux II a et II b).

- 2 séries de croisements factoriels complets (factoriel 80 et factoriel 81).
- 2 expériences limitées à l'obtention de groupes extrêmes (densité 80 et densité 81) issus de parents précoces ou tardifs.

Les gamètes ont été prélevés par massage abdominal sur les géniteurs anesthésiés (Phénoxyéthanol 0,3 ml/l) et regroupés selon l'âge respectif de première maturation des géniteurs (M1, M2 ou M3; F2, F3 ou F4). Chaque pool d'ovules a ensuite été divisé en parties égales, qui reçoivent chacune un seul des types de laitances collectées. Les fécondations ont été pratiquées avec le dilueur d'insémination artificielle 532 (PETIT *et al.*, 1973; BILLARD, 1975).

2.3. Élevage des différents lots

Chaque lot d'œufs a été incubé et maintenu individualisé dans des incubateurs de 0,40 m x 0,40 m jusqu'au début de l'alimentation. Les divers lots ont été ensuite transférés pour grossissement jusqu'à l'âge d'un an dans des bacs en résine de 2 m², recevant chacun un débit de 48 l/mn, pour un effectif de 300 à 500 individus. Les lots ont été ensuite marqués par ablation de certaines nageoires et regroupés jusqu'à la fin de l'expérience dans un bassin de 20 m³ (débit 1800 l/mn). Des traitements sanitaires préventifs (vert malachite, formol, ammonium quaternaire) ont été effectués chaque semaine afin d'éviter des mortalités sélectives, les mâles étant notamment plus sensibles aux mycoses que les femelles. Les animaux ont été nourris manuellement et reçoivent un granulé commercial standard. Le nourrissage n'a pas été rationné au cours de la première année. Au delà, les tables de rationnement standard ont été appliquées.

2.4. Recueil des données

Un tri régulier des différents lots a permis de recenser les animaux maturant pour la première fois à un ou deux ans. A la fin du deuxième hiver (animaux 2⁺), les poissons encore immatures ont été sacrifiés. L'observation de la gonade a permis de les classer comme immatures (devant maturer à 3 ou 4 ans) ou comme individus naturellement stériles.

Dans la suite des calculs, tous les animaux immatures à 2 ans ont été considérés comme devant maturer à 3 ans, la fréquence des animaux maturant pour la première fois à 4 ans étant extrêmement faible dans les conditions de Gournay (moins de 1%).

2.5. Analyse statistique

2.5.1. Définition des paramètres :

Les taux de maturation à l'âge i des mâles et des femelles (notés respectivement m_i et f_i) ont été exprimés en fonction du nombre d'animaux maturant à l'âge i (noté M_i ou F_i) rapporté à l'effectif total de chaque sexe dans le groupe considéré, soit :

$$m_i = \frac{M_i}{M_1 + M_2 + M_3}$$

$$f_i = \frac{F_i}{F_2 + F_3}$$

L'âge moyen à la première maturation sexuelle dans chaque groupe ou **indice de précocité** est défini :

pour les mâles par $l_m = m_1 + 2m_2 + 3m_3$

pour les femelles par $l_f = 2f_2 + 3f_3$

L'indice de précocité moyen pour l'ensemble de la population est

$$l_T, \text{ avec } l_T = \frac{l_m + l_f}{2}$$

On définit en outre le **taux de maturation résiduel** des mâles à deux ans comme la proportion des mâles maturant à 2 ans parmi ceux n'ayant pas maturé à un an :

$$m_{2/1} = \frac{m_2}{m_2 + m_3}$$

2.5.2. Comparaison des fréquences :

Compte tenu de la taille élevée des échantillons analysés (supérieure à 100), nous avons admis l'approximation normale de la loi binomiale et réalisé la comparaison des fréquences avec le test de l'écart normal (SNEDECOR et COCHRAN, 1971).

2.5.3. Régression et corrélation :

Nous avons d'autre part calculé les droites de régression de la performance des descendances sur l'âge moyen des parents à leur première maturation. La pente de ces droites ne fournit qu'une estimation approximative de l'héritabilité du caractère "âge à la première reproduction" dans la mesure où cette méthode ne peut s'appliquer au sens strict qu'à des caractères à distribution normale continue, et non à des caractères à distribution discontinue comme l'année de première maturation sexuelle.

3. RÉSULTATS

3.1. Étude de la variation intercohortes

Une importante variabilité intercohortes pour l'âge à la première reproduction a été mise en évidence (tableau III).

Le taux de mâles matures à un an peut être quasi nul ou atteindre 10 % (G3). A deux ans, la maturation peut affecter moins de 20 % des mâles (A7) ou la quasi totalité de la population (A1; G1; G3). De même, le taux de maturation des femelles à 2 ans varie de moins de 10 % (A3, G5, A5) à plus de 90 % (G1, G3). On note d'autre part une assez bonne relation intracohorte entre la précocité sexuelle des mâles et celle des femelles (corrélation $R = 0,76$).

Par contre, des variations non négligeables apparaissent entre les introductions successives au sein de la même saison de reproduction (A3 et A4; A5, A6 et A7). Dans le cas des cohortes produites à Gournay, on observe cependant une bonne relation entre la précocité des géniteurs utilisés et la précocité de la descendance : (Tableaux I et III) ; les cohortes produites à partir de croisements M2 x F2 (G1, G3, G6) sont généralement plus précoces que celles résultant de croisements M3 x F3 (G2, G4, G5). Les expériences qui suivent vont permettre de préciser ce phénomène.

3.2. Effet de la sélection des géniteurs

3.2.1. Étude de la maturation à un an

Le choix des géniteurs mâles en fonction de leur âge à la première maturation (1, 2 ou 3 ans) conduit à des variations très nettes du taux de mâles spermiant à un an dans la descendance (fig. 1). L'augmentation du taux des mâles matures apparaît importante et systématique lorsque l'on utilise des mâles M1 : Ce taux peut atteindre 15 à 20 % dans certains groupes (moyenne 13,1 %). Inversement, l'utilisation de mâles M3 réduit à environ 1 % l'incidence de ce phénomène dans nos expériences. Sur l'ensemble des résultats, on détecte également un écart significatif entre la fréquence des mâles précoces dans la descendance des mâles M2 (1,9 %) et dans celle des mâles M3 (0,7 %).

Par contre l'effet du parent femelle semble peu important : aucun écart significatif n'est détecté entre les fréquences de M1 dans la descendance des femelles ayant maturé à l'âge de 2 ou 3 ans (respectivement 7,5 et 8,3 % dans l'expérience factorielle 80 ; 2,3 et 3,1 % dans l'expérience factorielle 81). Par ailleurs, la descendance de la seule femelle F4 testée conduit à une fréquence paradoxalement élevée de mâles précoces (7,3 %).

3.2.2. Étude de la maturation à deux ans

3.2.2.1. Influence du parent mâle

Dans les descendants mâles, les taux d'animaux spermiant à 2 ans, (y compris ceux ayant maturé à un an) sont très élevés (56 à 93,3 % pour le factoriel 80, 61 à 98,8 % pour le factoriel 81). L'influence du choix du parent mâle est moins forte qu'à l'âge d'un an, mais reste cependant marquée. Ainsi, sur l'ensemble des expériences, le taux de mâles maturant à deux ans, passe en moyenne de 86,3 % pour les parents M1, à 83,7 % pour les parents M2 et 69 % pour les parents M3 (fig. 2).

Dans les descendants femelles, le taux d'animaux matures à 2 ans subit une variation plus importante : de 33,4 à 83 % dans le factoriel 80, de 19,3 à 79 % dans le factoriel 81. La réduction de précocité sexuelle en fonction de l'âge du parent mâle à la première maturation sexuelle, est systématique dans l'ensemble des expériences (fig. 3), si l'on excepte le lot M2F3 du factoriel 80 dont la précocité anormale est sans doute liée à une plus forte croissance. Ainsi, le choix de mâles M1 confère à leur descendance femelle un taux de maturation précoce environ deux fois plus élevé qu'à celle issue de mâles M3 (62,8 % contre 31,5 % sur l'ensemble des deux expériences factorielles). L'exemple le plus probant est celui réalisé avec la seule femelle mature à quatre ans, avec des taux d'ovulation de respectivement 79 %, 58,8 % et 19,3 % pour les croisements à partir de mâles maturant à 1, 2 ou 3 ans.

3.2.2.2. Influence du parent femelle

En ce qui concerne la maturation des descendants mâles, l'effet femelle apparaît peu important (écart d'environ 7 % en moyenne) entre les taux de maturation des descendants de F2 et de F3 (en éliminant le lot aberrant M2F3 80). En outre l'écart, lorsqu'il est significatif, est souvent paradoxal, le taux de maturation des mâles étant souvent plus fort chez les descendants de F3, et atteignant des valeurs particulièrement élevées chez les descendants de la seule femelle F4 (fig. 2).

De même, l'effet sur la précocité de la descendance femelle apparaît peu important (fig. 3). Même si l'on fait abstraction de la descendance anormalement précoce de la femelle F4 et du lot aberrant M2F3 80, le taux moyen de maturation des femelles à deux ans est de 48 % dans la descendance des F2 contre 38 % dans la descendance des F3.

3.2.2.3. Bilan global

Le tableau IV résume l'ensemble des effets du choix des géniteurs. Il montre globalement que le choix du parent mâle semble influencer beaucoup plus sur la précocité de la descendance que le choix du parent femelle.

3.3. Estimation globale de la précocité sexuelle

Les indices de précocité calculés pour les différents lots sont reportés aux tableaux Va et Vb. La figure 4 montre l'évolution de la précocité sexuelle des descendants mâles (4a) ou femelles (4b) en fonction de la précocité sexuelle moyenne des parents ; il apparaît globalement que le choix des parents influence notablement la précocité des descendants (précocité moyenne variant de 1,82 à 2,42 chez les mâles et de 2,16 à 2,81 chez les femelles).

On peut, à partir de ces données, estimer l'héritabilité par la pente de la régression parent moyen-enfant moyen pour chaque groupe de femelles d'âge donné (pour éliminer les effets maternels non génétiques éventuels).

Quel que soit le sexe considéré dans la descendance, la réponse à la sélection exercée sur les parents se fait de manière sensiblement identique (coefficient de régression moyen de 0,28 chez les mâles et 0,31 chez les femelles). On peut donc proposer une estimation moyenne d'environ 30 % pour l'héritabilité de la précocité sexuelle.

3.4. Relations entre les différents estimateurs de la précocité sexuelle

L'indice de précocité est un caractère global qui intègre en fait trois paramètres différents :

- le phénomène de maturation précoce des mâles à un an.
- le phénomène de maturation précoce des mâles à deux ans,
- le phénomène de maturation précoce des femelles à deux ans.

Il était donc intéressant d'étudier les relations entre ces trois paramètres, afin de voir s'il était opportun de parler globalement de la "précocité sexuelle" d'un groupe.

Afin de disposer de trois estimateurs *a priori* indépendants, nous avons calculé le taux de maturation conditionnel des mâles à deux ans, à savoir la fréquence des mâles mûrissant à deux ans parmi ceux n'ayant pas mûri à un an ($m^{2/1}$). (Calcul détaillé précédemment).

On peut en effet s'attendre, si le concept de précocité sexuelle est unique, à ce qu'un groupe ayant présenté un fort taux de mâles matures à un an voit l'essentiel des mâles "résiduels" mûrir à l'âge de deux ans.

Les résultats que nous avons obtenus semblent cependant mettre en évidence une assez faible liaison entre ces paramètres.

En effet, l'étude de la corrélation intragroupe entre les paramètres m^1 et $m^{2/1}$ (fig. 5) ne permet pas de détecter de corrélation significative entre ces deux paramètres. Ainsi, même si la sélection de mâles influence significativement le paramètre $m^{2/1}$, il apparaît nécessaire de dissocier ces deux composantes de la précocité mâle.

De même, la précocité femelle (f_2) n'apparaît que faiblement reliée à la précocité mâle "résiduelle" à deux ans (R 0,3 NS).

Par contre, une liaison significative apparaît entre le taux de maturation des mâles à un an et le taux de maturation des femelles à deux ans. Du fait de la faible liaison entre les deux composantes de la précocité mâle, l'analyse globale de la corrélation entre indice de précocité mâle et indice de précocité femelle conduit à une valeur relativement faible: ($p = 0,59$; 85 %).

N°	Population d'origine		Mode d'obtention	Mois/année d'éclosion
	Localisation	Période reproduction		
A1	USA	Eté	-	09.78
A2	USA		-	09.79
G1	A1 (Gournay)		10 M2 x 20 F2	09.80
G2	A1 (")		15 M3 x 17 F3	09.81
G3	A1 (")		58 M2 x 30 F2	09.81
<hr/>				
A3	USA	Automne	-	01.78
A4	USA		-	12.79
G4	A3 (Gournay)		30 M3 x 19 F3	12.80
G5	A3 (Gournay)		21 M3 x 19 F3	12.81
SY1	France		56 Mx x 50 Fx	01.79
SY2	France		62 Mx x 57 Fx	01.80
<hr/>				
A5	USA	Printemps	-	04.79
A6	USA		-	04.80
A7	USA		-	04.81
G6	A5 (Gournay)		10 M2 x 11 F2	04.81
<hr/>				

M2, M3, F2, F3 = Mâles (M) ou Femelles (F) maturant à 2 ans ou 3 ans pour la première fois. (x = âge inconnu).

Tableau I : Caractéristiques des cohortes étudiées.

Table I : Characteristics of populations studied.

		Factoriel 80		Densité 80		Factoriel 81		Densité 81	
		N	cohorte	N	cohorte	N	cohorte	N	cohorte
Mâles	M1	10	SY1	30	SY1	10	SY2	10	SY1
	M2	17	SY1	30	SY1	10	A4	-	-
	M3	15	A3	-	-	10	A3	10	A1
Femelles	F2	3	A3	-	-	3	SY1	3	SY1
	F3	8	A3	45	SY1	3	A3	3	A1
	F4	-	-	-	-	1	A3	-	-

Tableau IIa : Origine et effectifs des animaux utilisés.

Table IIa : Origin and number of parents used.

♂				
♀		M1	M2	M3
F2	F80	F80	F80	F80
	D80	D81	D80	-
	F81	F81	F81	F81
F3	F80	F80	F80	F80
	-	-	-	-
	F81	F81	F81	F81
F4	-	-	-	-
	-	-	-	-
	F81	F81	F81	F81

Tableau II b : Croisements réalisés.

Table II b : Crosses performed.

		Pour 100 mâles		Pour 100 femelles
	Cohorte	1 an	2 ans	2 ans
E T E	A1	nm	98,8	60,8
	A2	nm	87,6	80,0
	G1	5,5	100	98,2
	G2	2,6	80,4	77,8
	G3	10,00	100	90,0
A U T O M A T I S E	A3	nm	44,0	6,0
	A4	0	87,4	50,2
	G4	0	77,5	31,6
	G5	0	54,2	8,3
P R I N T E M P S	A5	nm	56,4	8,0
	A6	0,5	94,0	37,6
	A7	0	16,0	3,6
	G6	0,6	94,6	27,0

nm = non mesuré.

Taux de mâles matures à 1 an et 2 ans (incluant les mâles ayant mûri à 1 an) et de femelles matures à 2 ans dans les différentes cohortes testées à Gournay.

Tableau III : Variations intercohortes.

Table III : Variation between populations.

EFFET	SUR LA FREQUENCE		
	des mâles matures à 1 an	des mâles matures à 2 ans	des femelles matures à 2 ans
du parent mâle (M1, M2 ou M3)	TRES IMPORTANT M1 → ≈ 15 % M3 → < 1 %	IMPORTANT M1 → 86 % M3 → 69 %	IMPORTANT M1 → 44 % M3 → 23 %
du parent femelle (F2 ou F3)	NON SIGNIFICATIF	FAIBLE (PARADOXAL ?)	PEU IMPORTANT F2 → 48 % F3 → 38 %

Tableau IV : Effet de la sélection des parents sur les performances de la descendance - Bilan.

Table IV : Effect of parental selection on characteristics of the progeny - Summary.

		M 1	M 2	M 3
F 2	Im	2.05	2.27	2.39
	If	2,53	2.60	2.75
	IT	2.31	2.43	2.57
F 3	Im	2.10	2.11	2.20
	If	2.53	2.74	2.78
	IT	2.31	2.42	2.49
F 4	Im	1.82	2.08	2.17
	If	2.21	2.41	2.81
	IT	2.01	2.24	2.49

		M 1	M 2	M 3
factoriel 80 F 2	Im	2.14	2.27	2.32
	If	2.17	2.46	2.41
	IT	2.15	2.36	2.36
densité 80 F 2	Im	1.98	2.08	
	If	2.16	2.40	
	IT	2.07	2.24	
factoriel 80 F 3	Im	1.98	1.98	2.42
	If	2.37	2.28	2.67
	IT	2.17	2.13	2.54

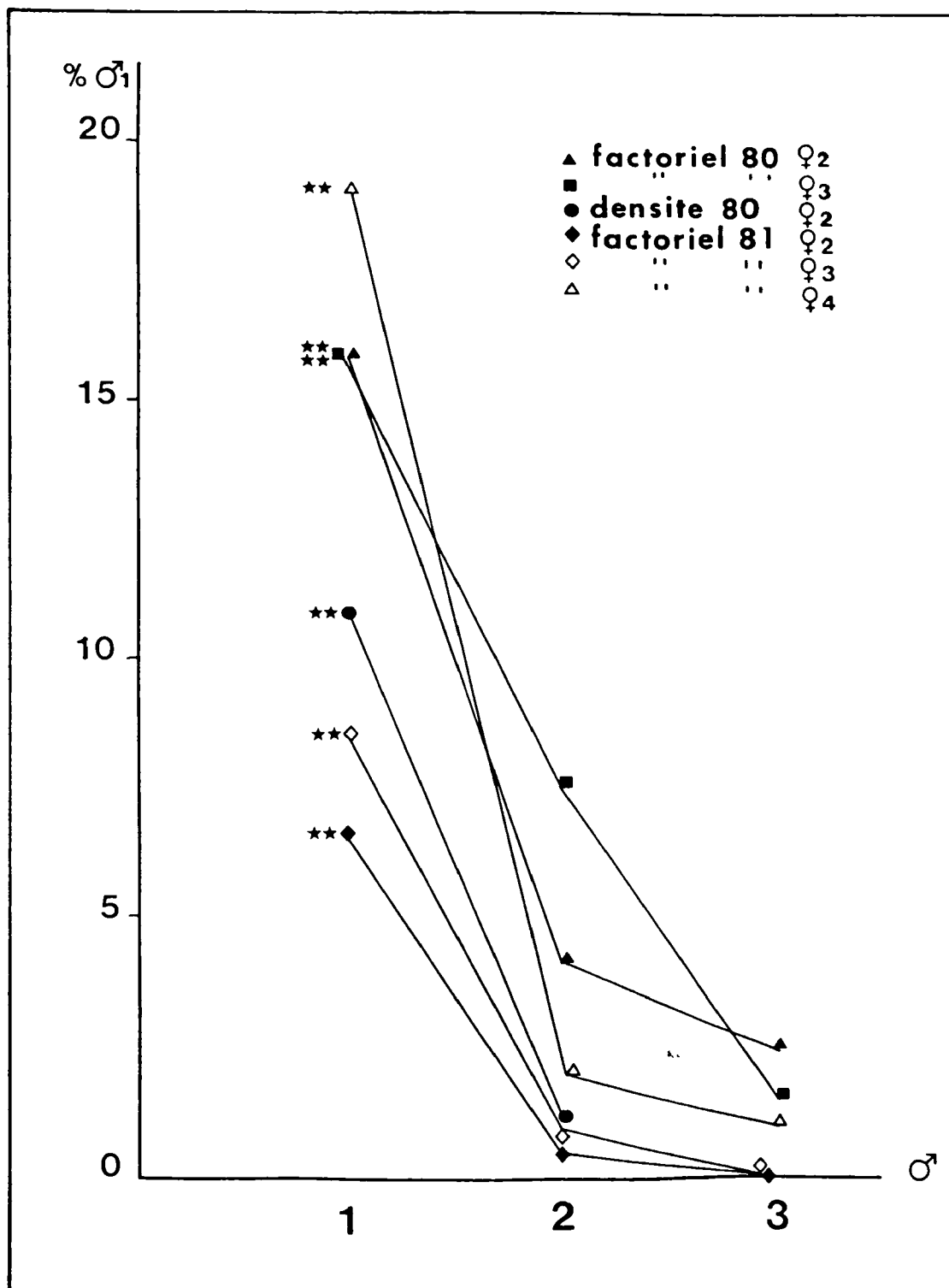
a - Expérience factoriel 81.

b - Expériences Factoriel 80 et Densité 80.

Définition de Im, If et IT dans le texte.

Tableau V : Indices de précocité sexuelle.

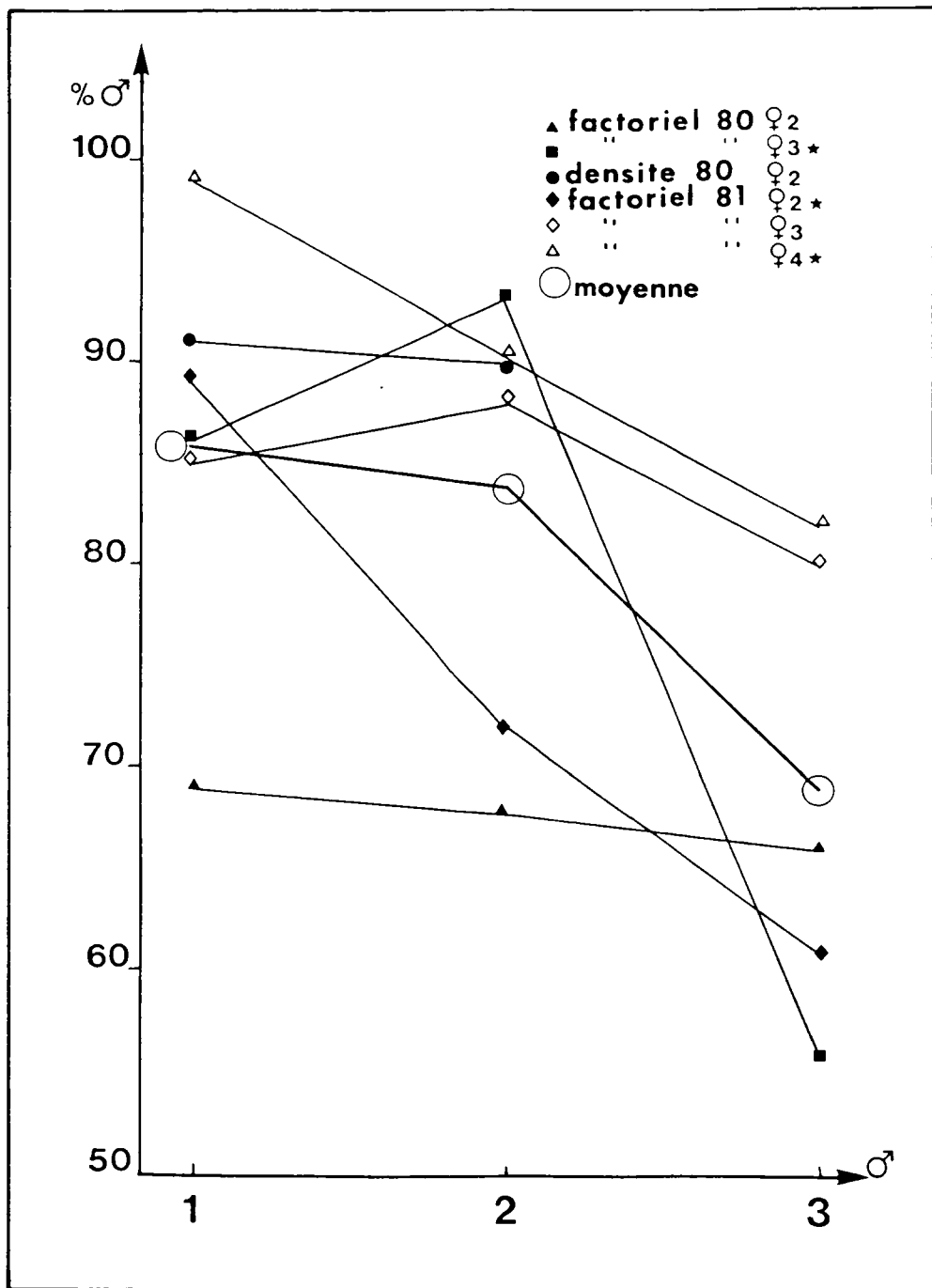
Table V : Index of sexual precocity.



★★ : écart significatif à $P = 0.01$ entre la fréquence observée dans la descendance des M1 d'une part et dans la descendance des M2 et M3 d'autre part.

Figure 1 : Relation entre la précocité sexuelle des parents mâles et le taux de mâles à 1 an dans leur descendance.

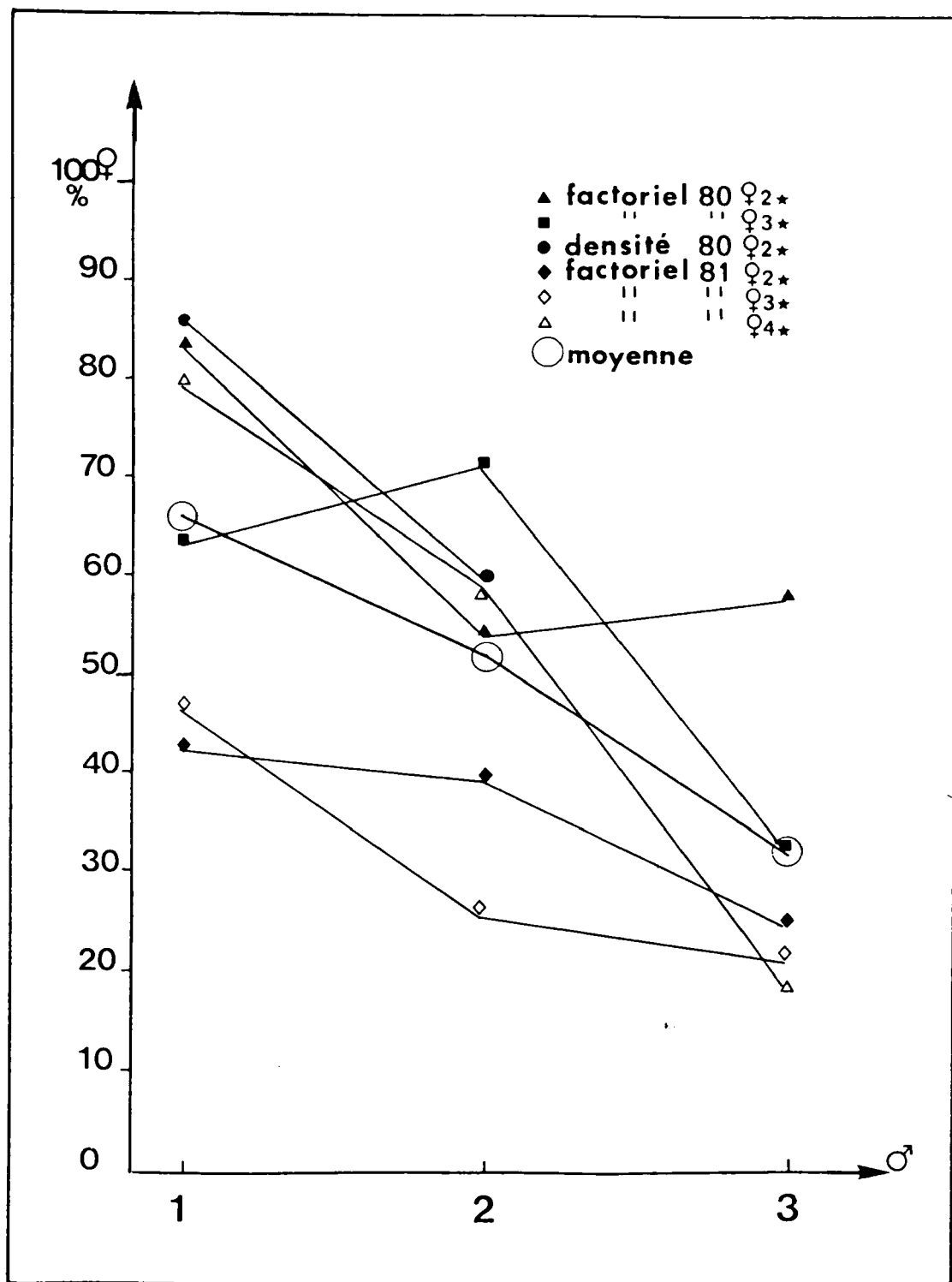
Figure 1 : Relationship between the age at first maturation of male parents and the frequency of precocious males (1 year old) in their progeny.



★ : écart significatif à $P = 0.05$ entre la fréquence observée dans la descendance des M1 d'une part et dans la descendance des M2 et M3 d'autre part.

Figure 2 : Relation entre la précocité sexuelle des parents mâles et le taux de mâles mûrissant à 2 ans dans leur descendance.

Figure 2 : Relationship between the age at first maturation of male parents and the frequency of mature males at 2 years in their progeny.



* : écart significatif à $P = 0.05$ entre la fréquence observée dans la descendance des M1 d'une part et dans la descendance des M2 et M3 d'autre part.

Figure 3 : Relation entre la précocité sexuelle des parents mâles et le taux de femelles mûrissant à 2 ans dans leur descendance.

Figure 3 : Relationship between the age at first maturation of male parents and the frequency of mature females at 2 years in their progeny.

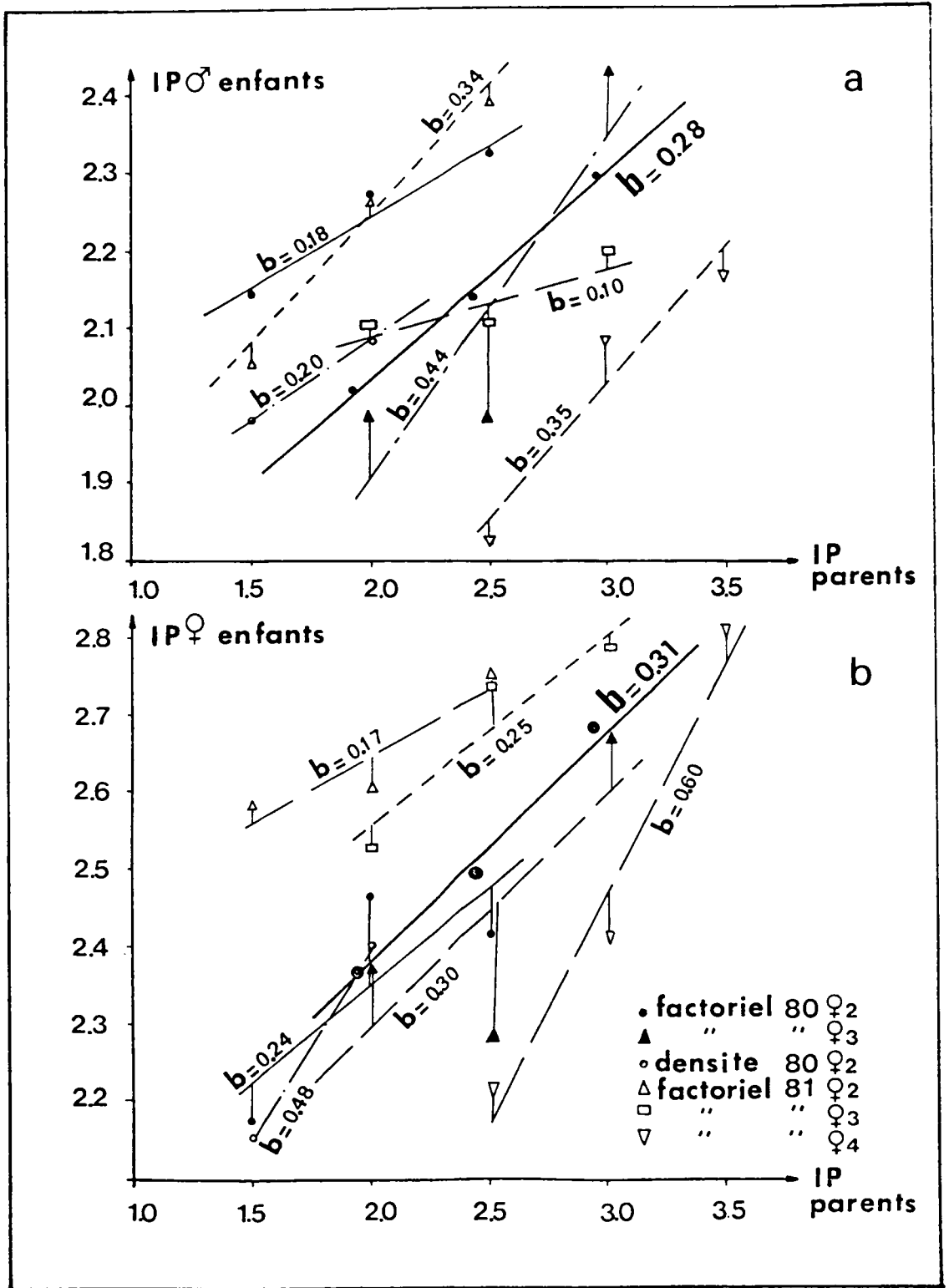
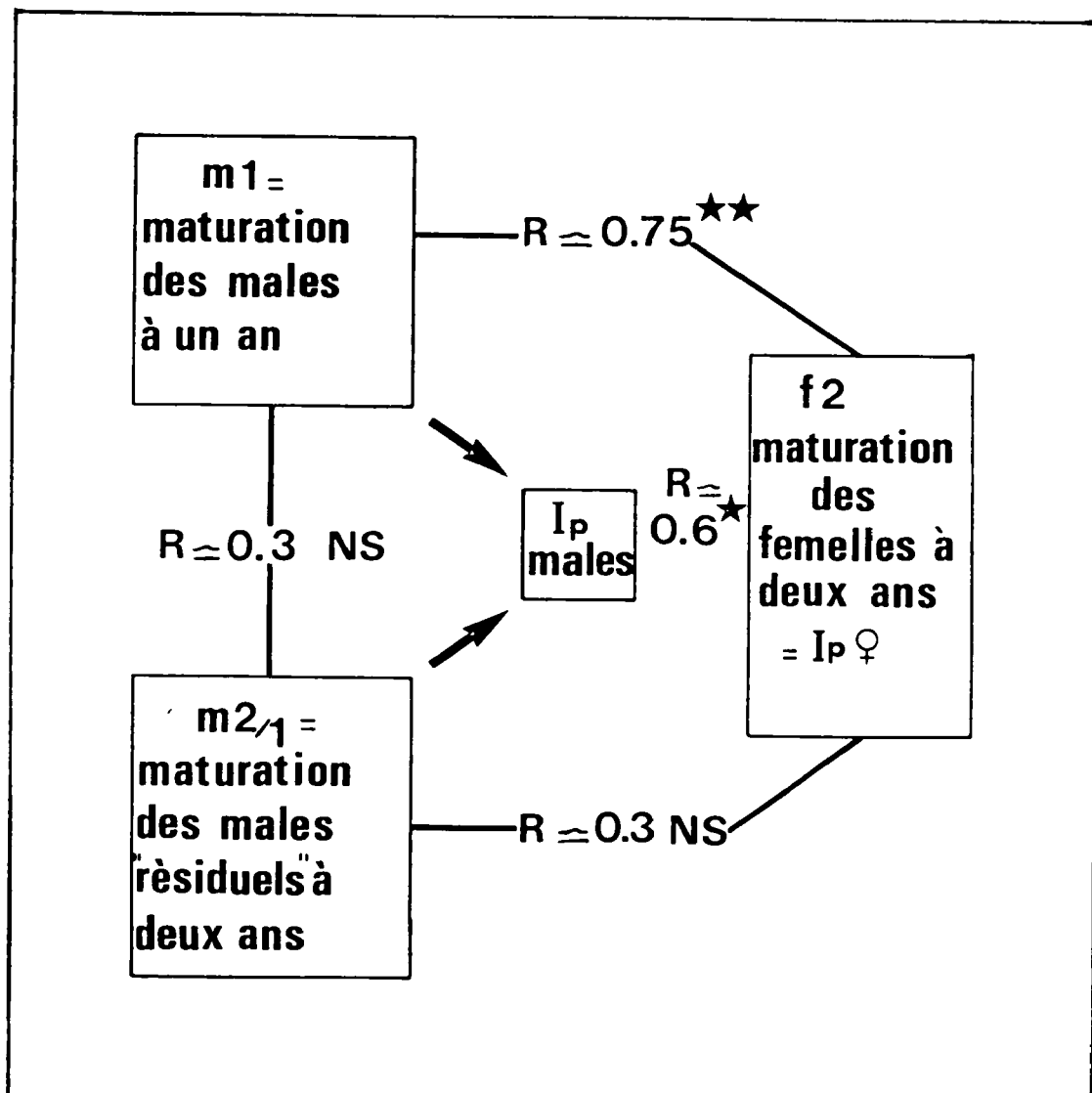


Figure 4 : Effet de la sélection des parents sur la descendance mâle (a) ou femelle (b).

Figure 4 : Effect of the selection of the parents on male progeny (a) or female progeny (b).



★★ : corrélation significative à $P < 0.01$

★ : corrélation significative à $P < 0.05$

NS : corrélation non significative.

Figure 5 : Valeurs des corrélations entre les différents estimateurs de la précocité sexuelle.

Figure 5 : Values of correlations between the different estimates of sexual precocity.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

4.1. Variation intercohortes

La mise en évidence dans ce travail d'une variation intercohortes relativement stable constitue un premier argument en faveur d'effets génétiques modulant la précocité sexuelle. Ce type de variation a été particulièrement étudié entre les différentes populations de saumon atlantique (NAEVDAL *et al.*, 1978 ; BAILEY *et al.*, 1980 ; GJERDE et REFSTIE, 1984) : il apparaît que les populations caractérisées dans leur milieu d'origine par leur taux de maturation précoce (fréquence de "Grillets") conservent en grande partie cette caractéristique lorsqu'elles sont élevées en un même lieu dès le stade d'œufs embryonnés. Dans le cas d'espèces présentant de nombreuses populations naturelles, la sélection pourrait donc se faire dans un premier temps sur la base des performances de ces populations observées *in situ*.

Cependant, l'existence de telles variations ne peut être entièrement interprétée en termes de variabilité génétique. En dépit de l'élevage en conditions de densité et d'alimentation standardisées, des fluctuations interannuelles de l'environnement peuvent avoir influé sur les variations observées, directement ou à travers des variations de la vitesse de croissance. Les expériences comme celles de KATO (1975, 1978) montrent en effet l'influence de la vitesse de croissance sur la précocité sexuelle et les résultats "paradoxaux" de certains lots (M2F3 de l'expérience factorielle 80) résultent sans doute de ce phénomène.

4.2. Effets de la sélection individuelle

Nos résultats indiquent clairement qu'il est possible de moduler la précocité sexuelle par sélection et permettent de justifier *a posteriori* un certain nombre d'expériences de sélection unidirectionnelle anciennes réalisées sans population témoin (LEWIS, 1944 ; MILLENBACH, 1950 ; DONALDSON et OLSON, 1955 ; DONALDSON et MENASVETA, 1963 ; KATO, 1979).

Par exemple, l'efficacité d'une sélection des femelles matures à 2 ans pour augmenter la précocité chez la truite arc-en-ciel apparaît clairement dans les résultats de LEWIS (1944) et MILLENBACH (1950). Même si d'autres paramètres ont pu varier au cours de ces opérations (amélioration des conditions d'élevage), l'hypothèse d'une réponse relativement importante à la sélection semble donc vraisemblable.

Nos résultats peuvent également expliquer la forte précocité sexuelle de la plupart des souches de truites arc-en-ciel utilisées dans les piscicultures françaises. La sélection empirique des mâles et des femelles précoces est en effet une pratique courante qui a pu conduire à cette situation : les mâles précoces, de petite taille sont plus faciles et moins coûteux à utiliser que des animaux mûrissant à deux ou trois ans ; de même, les femelles mûrissant à deux ans sont conservées préférentiellement pour renouveler le stock de reproducteurs, même si leurs œufs ne sont pas utilisés dès la première reproduction. La pratique de ces croisements M 1 x F 2 a donc abouti à des taux de mâles précoces pouvant dépasser 20 à 30 % dans certains cas. Plusieurs auteurs (NAEVDAL *et al.* 1981 ; GJERDE, 1984 ; GJERDE et GJERDREM, 1984 ; GJERDE, 1986) ont proposé des estimations de l'héritabilité de la précocité sexuelle basées sur l'analyse des variations entre familles de la même génération. Quoique assez variables, ces valeurs sont relativement élevées et voisines de l'estimation ($h^2 = 0,30$) que nous tirons de l'étude de la corrélation parent-enfant. Elles confortent donc l'idée d'une réponse relativement rapide à la sélection.

4.3. Limites de la sélection individuelle

Plusieurs restrictions doivent être apportées vis-à-vis de l'efficacité de la sélection pour la précocité sexuelle.

- la première concerne l'absence de réponse au moins dans nos études à la sélection des femelles. Il apparaît en effet que si le choix de mâles mûrissant à un, deux ou trois ans module significativement la précocité sexuelle de leur descendance mâle ou femelle, le choix de femelles mûrissant à deux ou trois ans conduit à des effets non significatifs, voire paradoxaux. Cependant, on peut penser qu'il s'agit là essentiellement d'un biais lié à l'existence des mâles précoces M 1. En effet, si l'on suppose que la variation génétique est *a priori* la même au sein des populations mâles et femelles, l'écart entre les populations sélectionnées sera plus fort entre les mâles, divisés en classes, qu'entre les femelles, composées de deux classes d'importance voisine.
- la seconde concerne la vitesse du progrès génétique : en effet, si l'on envisage par exemple d'obtenir une souche à maturation sexuelle tardive constituée essentiellement d'animaux mûrissant à 3 ans, le résultat même de cette sélection conduira à diminuer lentement l'intensité de sélection (le caractère devenant de plus en plus fréquent) et à augmenter l'intervalle de génération. De ce fait, la sélection individuelle sera sans doute rapidement efficace pour éliminer les mâles précoces mûrissant à un an, même en situation de forte croissance initiale. Par contre, elle ne

pourra pas réduire de manière considérable à court terme la fréquence des animaux maturant à 2 ans.

- la troisième concerne l'existence de variations génétiques non additives, susceptibles de modifier le résultat de la sélection, dans le cas où le nombre d'individus sélectionnés est faible et conduit à une augmentation progressive de la consanguinité. La mesure de la variance entre familles de plein-frères, qui intègre partiellement de tels effets non additifs, fournit en effet des valeurs relativement élevées (NAEVDAL *et al.*, 1981). De même, BAILEY *et al.* (1980) observent dans un croisement entre souches de saumon atlantique une fréquence particulièrement élevée de mâles précoces comparativement aux souches parentales. Un tel résultat n'est cependant pas retrouvé par GJERDE et REFSTIE (1984).

Enfin, nous avons souligné les faibles corrélations existant entre les différents estimateurs de la précocité sexuelle; ces faibles valeurs rendent difficile la prévision précise du comportement d'une population sous l'effet de la sélection. Une étude réalisée chez le saumon atlantique (GJERDE, 1984) aboutit à des résultats similaires. Il apparaît en effet que les mâles précoces (matures à un an) ne se rencontrent que dans la descendance des mâles eux-mêmes précoces (M1), mais que la précocité moyenne des groupes issus de ces mâles précoces n'est pas plus forte lorsqu'on observe, après transfert en mer, les taux de maturation sexuelle ultérieure à 3, 4 et 5 ans.

Autrement dit, il convient de distinguer deux phénomènes non corrélés :

- le fait d'observer des mâles précoces avant transfert en mer, fait qui dépend de l'utilisation ou non de géniteurs mâles ayant exprimé ce caractère.
- la précocité moyenne de la population après transfert, qui dépend elle de l'utilisation de géniteurs mâles ou femelles ayant mûri plus ou moins précocément après transfert en mer.

On pouvait cependant penser dans l'étude de GJERDE que l'expression des caractères dans deux milieux différents (eau douce et eau de mer) et les modifications physiologiques ("smoltification") qui s'opèrent chez le saumon atlantique lors de ce changement de milieu pouvaient être en partie responsables des faibles corrélations observées. Notre étude montre que, même en restant dans le même milieu, le phénomène "maturation des mâles à un an" doit être considéré comme un phénomène relativement spécifique, même si dans notre cas une corrélation positive significative existe entre ce phénomène et la précocité sexuelle des femelles.

4.4. Intérêt de la sélection par rapport à d'autres méthodes

La mise au point au cours des dernières années de méthodes efficaces permettant de résoudre le problème de maturation sexuelle par stérilisation génétique (obtention d'animaux triploïdes) ou administration d'hormones stéroïdes dans l'alimentation (voir notamment CHEVASSUS *et al.*, 1985) pose le problème de l'intérêt du recours à la sélection individuelle ou de groupes. Nous ne reviendrons pas sur les nombreux problèmes pratiques que peut poser une stérilisation directe par administration d'hormones. En ce qui concerne la triploïdisation, il nous semble important de rappeler l'existence de mortalités plus importantes des œufs et des juvéniles et d'une légère dépression de croissance au cours de la première année (CHEVASSUS *et al.*, 1985). Ces inconvénients sont largement compensés par les gains liés ultérieurement à la stérilité des animaux. Par contre, la possibilité d'un recours à la sélection pour résoudre le problème des mâles précoces apparaît une alternative intéressante par la production d'animaux en cycle relativement court (moins de 2 ans), ce résultat pouvant être également obtenu par la production de populations monosexes femelles (CHEVASSUS *et al.*, 1979a).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à l'aide du Conseil Supérieur de la Pêche, qui a mis à la disposition de l'INRA les installations de Gournay s/Aronde, et à celle de l'IFREMER (contrat 83/2991 Y).

Nous remercions J.P. HISEUX pour sa collaboration technique, A. DEVAUX, F. KRIEG et E. QUILLET pour leur aide et leurs conseils et G. SERVAIS pour la frappe de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILEY J.K., SAUNDERS R.L., BUZETA M.I., 1980. Influence of parental smolt age and sea age on growth and smolting of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1379-1386.
- BILLARD R., 1975. L'insémination artificielle de la truite *Salmo gairdneri* RICHARDSON. V. Effets de la dilution et définition du rapport optimum gamètes/dilueur. *Bull. Fr. Piscic.* 257, 121-135.
- BILLARD R., 1983. Sur quelques possibilités de maîtriser la reproduction chez les poissons téléostéens. *La Pisc. Fr.*, 67, 15-33.
- CHEVASSUS B., CHOURROUT D., JALABERT B., 1979a. Le contrôle de la reproduction chez les poissons. I. Les populations monosexes. *Bull. Fr. Piscic.*, 274, 18-31.
- CHEVASSUS B., BLANC J.M., CHOURROUT D., 1979b. Le contrôle de la reproduction chez les Poissons. II. Reproduction différée et stérilité. *Bull. Fr. Piscic.*, 274, 32-46.
- CHEVASSUS B., QUILLET E., CHOURROUT D., 1985. La production de truites stériles par voie génétique. *La Piscic. Fr.*, 78, 10-19.
- DONALDSON L., OLSON P., 1955. Development of rainbow trout brood stock by selective breeding. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 85, 93-101.
- DONALDSON L., MENASVETA D., 1963. Selective breeding of chinook salmon. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 90, 160-164.
- GJERDE B., 1984. Response to individual selection for age at sexual maturity in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 38, 229-240.
- GJERDE B., 1986. Growth and reproduction of fish and shellfish. *Aquaculture*, 57, 37-55.
- GJERDE B., GJERDREM T., 1984. Estimates of phenotypic and genetic parameters for some carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture*, 36, 97-110.
- KATO T., 1975. The relation between the growth and reproductive characters of rainbow trout *Salmo gairdneri* Bull. *Fresh. Fish. Res. Lab.*, 25, 85-115.
- KATO T., 1978. Relation of growth to maturity of age and egg characteristics in kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab.*, 28, 61-75.
- KATO T., 1979. Selective breeding of rainbow trout with regard to reproduction characteristics. *Proc. 7th Japan-Soviet. Joint Symp., Aquaculture*, Tokyo.
- LEWIS R.C., 1944. Selective breeding of rainbow trout at hot creek hatchery. *California Fish and Game*, 30, 95-97.
- MILLENBACH C., 1950. Rainbow broodstock selection and observations on its application to fishery management. *Prog. Fish. Cult.* 12, n°3, 151-152.
- NAEVDAL G., HOLM M., INGEBRIGTSEN O. and MOLLER D., 1978. Variation in age at first spawning in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 35, 145-147.
- NAEVDAL G., LEROY R., MOLLER D., 1981. Variation in growth rate and age at first maturation in rainbow trout. *Fish. Dir. Skr. Hav-Unders.*, 17, 71-78.
- PETIT J., JALABERT B., CHEVASSUS B., BILLARD R., 1973. L'insémination artificielle de la truite. I. Effets du taux de dilution, du PH et de la pression osmotique du dilueur sur la fécondation. *Ann. Hydrobiol.*, 4, 201-210.
- SNEDECOR G.W. et COCHRAN W.G., 1971. Methodes statistiques. 6ème éd. Version française, A.C.T.A., Paris, 649 p.