REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

L'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DE LA CARPE COMMUNE *CYPRINUS CARPIO* L. : ETAT DES CONNAISSANCES.

Marie-Gwénola HOLLEBECQ (1) et P. HAFFRAY (2)

(1) Laboratoire de Génétique des Poissons, INRA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

(2) Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français, Complexe Agronomique, 65 rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.

Reçu le 4 juillet 1994

Accepté le 7 septembre 1994

Received 4 July, 1994

Accepted 7 September, 1994

RÉSUMÉ

La carpe commune, dont l'aire d'élevage s'étend sur les 2 hémisphères, est l'espèce de poisson la plus anciennement domestiquée par l'homme. Nombreux sont les travaux scientifiques et notamment de génétique qui s'y réfèrent. Les méthodes de génétique des populations ont permis de définir le niveau de variabilité génétique. Cette caractérisation des stocks d'élevage et sauvages permet premièrement d'optimiser le choix des souches en fonction des objectifs zootechniques et deuxièmement la mise en oeuvre de schémas d'amélioration génétique plus performants par l'utilisation de marqueurs électrophorétiques. Les rares études biochimiques effectuées jusqu'à présent ont montré le haut niveau de consanguinité de certaines souches captives et les effets négatifs qui en résultent sur les performances d'élevage (sensibilité aux maladies). On admet que, pour de telles souches, des plateaux de sélection sont atteints pour les caractéristiques de croissance.

En l'absence de progrès génétique constaté suite aux expériences de sélection individuelle, les principaux schémas de sélection pratiqués chez la carpe sont donc basés sur des croisements intraspécifiques efficaces pour améliorer la croissance, la résistance à l'hydropisie infectieuse et la résistance au froid. Cependant, la sélection familiale est susceptible de fournir d'intéressants résultats, mais cette voie reste à explorer. La création de cheptels monosexes femelles diploïdes ou triploïdes est maintenant bien au point. Par contre, leurs caractéristiques d'élevage sont encore à éprouver. Enfin tout récemment, la méthodologie de la transgénèse chez les poissons a été testée avec succès avec la carpe commune.

GENETIC IMPROVEMENT OF COMMON CARP *CYPRINUS CARPIO* L. : STATE OF THE ART.

ABSTRACT

The common carp, whose production area spreads on the two hemispheres, is the earliest domesticated fish species. Numerous scientific works, especially in genetics, refer to the carp. The methods of population genetics allow to define the level of genetic variability. This characterization of domesticated and wild stocks leads first to the optimisation of the choice of strains according to zootechnical aims and secondly to the elaboration of performing breeding schemes by use of electrophoretical markers.

Up to now, biochemical studies have shown the high level of inbreeding of some captive strains and the negative resultant effects on performances (susceptibility to diseases). We can admit that for such strains a selection plateau has been attained for growth characteristics.

From a practical point of view, the main carp selection schemes are based on intraspecific crosses, good results have been obtained for growth, disease resistance and resistance to cold environmental condition. Nevertheless the family selection is supposed to offer interesting results for carp selection, but it remains to be tested.

The technics of the induction of monosex diploid or triploid populations are now available, but up to now their breeding characteristics remain to be examined. Finally, the transgenesis methodology has been elaborated and successfully tested with the common carp.

DOMESTICATION DE LA CARPE COMMUNE

1. La carpe commune : une seule espèce et de nombreuses populations

L'origine de la domestication de la carpe commune se confond vraisemblablement avec les débuts de l'aquaculture, il y a 4 000 ans en Chine, l'Extrême-Orient étant l'aire d'origine de cette espèce. La domestication des Poissons est cependant peu comparable à celle d'autres classes comme les Oiseaux ou les Mammifères dans lesquelles de véritables espèces ont été créées par la domestication. En effet, les structures génétiques des populations de poissons sauvages et des souches d'élevage ne sont pas encore vraiment différenciées et, même si de nombreux caractères morphologiques diffèrent (conformation, mode d'implantation des écailles, composition corporelle, vitesse de croissance, etc...), leur croisement est toujours possible (WOHLFARTH, 1984).

Les études d'identification génétique des populations constituent un préalable nécessaire à la définition d'une stratégie rationnelle de gestion ou d'amélioration génétique. Plusieurs techniques d'identification des populations sont susceptibles d'être utilisées, mais avec des efficacités variables dans le cas des Cyprinidés :

— **L'étude des caractères méristiques** (nombres de vertèbres, d'écailles sur la ligne latérale, de branchiospines, etc...) et **morphométriques** (longueur, hauteur, poids corporel, etc...) montre qu'il existe une variation graduelle de ces caractères depuis la Chine, où l'apparence des populations domestiques est proche de celle des populations «sauvages», jusqu'à l'Ouest de l'Europe. Ainsi, jusqu'à présent, les travaux de génétique des populations basés sur la mesure des caractères morphologiques permettent de considérer la carpe commune comme une espèce, *Cyprinus carpio* L., présentant 2 sous-espèces : *Cyprinus carpio haematopterus*, localisée en Extrême-Orient, et *C. c. carpio*, la sous-espèce européenne-caucasienne qui elle-même se subdivise en différentes populations coadaptées au milieu, constituant ainsi autant de races géographiques.

Cependant, lorsque ces populations d'origines géographiques extrêmes sont élevées dans les mêmes conditions environnementales, certaines différences méristiques (au niveau du nombre de vertèbres, par exemple) disparaissent (revue de KOMEN, 1990). Très souvent, en effet, l'expression de ces caractères s'avère fortement influencée par l'environnement. Leur utilisation, afin d'étudier la variabilité génétique locale, est donc à envisager avec précaution.

— **L'étude des chromosomes (la caryologie)** présente assez peu d'intérêt pour l'identification de populations naturelles ou domestiques chez la carpe, mais présente un grand intérêt pour les études de spéciation et de phylogénie (revue CATAUDELLA *et al.*, 1987). Le nombre diploïde de chromosomes chez la carpe n'est pas strictement fixé, de même que chez les autres espèces de poissons, et fluctue entre 100 et 104. Alors que, pour l'espèce, le nombre de «bras chromosomiques» (= nombre fondamental, NF) est constant. Dans le groupe des Cyprinidés, le nombre diploïde de la plupart des espèces fluctue autour de 50. La carpe, le carassin et quelques autres espèces, avec un nombre diploïde de chromosomes d'environ $2n = 100$ sont considérés comme des polypléïdes

naturels (OHNO *et al.*, 1968 ; revue BUTH, 1983). Malgré des mécanismes complexes de régulation de l'expression des gènes, plusieurs éléments attestent cette duplication comme la masse d'Acide Désoxyribo Nucléique (ADN) nucléaire qui est doublée entre les deux types de Cyprinidés à 50 ou 100 chromosomes.

Outre l'étude du caryotype et la mesure de la quantité d'ADN, des analyses électrophorétiques des protéines ont confirmé le grand nombre de gènes dupliqués dans le génome de la carpe (FERRIS et WHITT, 1977). La datation de cette autopolyploïdisation est évaluée à 40-50 millions d'années (KIRPICHNIKOV, 1981).

— **Les techniques de cytogénétique**, telles que le «banding» (coloration différentielle de fragments chromosomiques) qui permettent d'identifier d'éventuels réarrangements du caryotype entre populations, s'avèrent peu efficaces pour les Cyprinidés.

— **L'observation du polymorphisme des protéines** chez diverses souches de carpes indique un assez bon niveau de variabilité génétique. Une synthèse effectuée par KIRPICHNIKOV (1987) montre que sur les 50 loci de protéines étudiés, 14 étaient variables entre populations, soit un taux de polymorphisme (P) de 28 %, le taux d'hétérozygotie intra-population étant de 8 à 9 %, enfin le nombre moyen d'allèles par locus se situe entre 1,4 et 1,5. Ces paramètres sont supérieurs à ceux des autres espèces de poissons. Toutefois, à une échelle géographique plus réduite, il est possible de trouver de faibles niveaux de variabilité, comme dans le travail de CATAUDELLA *et al.* (1987), en Italie, où seulement 5 systèmes furent considérés polymorphes sur les 29 loci étudiés (P=17 %). L'analyse du polymorphisme enzymatique peut s'avérer efficace pour caractériser différents stocks de carpes (VALENTA, 1978 ; NAGY *et al.*, 1979 ; LINHART *et al.*, 1987).

— **L'étude des groupes sanguins de la carpe et du système majeur d'histocompatibilité**, qui présente une riche variabilité génétique chez tous les vertébrés, est actuellement en cours (SAKAI *et al.*, 1987 ; STET et EGBERTS, 1991 ; KOMEN *et al.*, 1990). Les greffes de peau entre représentants de clones de carpe ont montré l'existence d'un locus majeur d'histocompatibilité et de multiples loci mineurs qui s'expriment de façon codominante. Ces différenciations génétiques multiples constitueraient un excellent marqueur génétique de souches, races ou lignées d'élevage.

— **Les récentes techniques de génétique moléculaire** permettant l'étude de l'ADN génomique, ribosomique ou mitochondrial devraient permettre une analyse plus fine de la variabilité génétique.

2. Caractéristiques générales des races domestiques

Depuis la constitution de cheptels d'élevage à partir de prélèvements dans le milieu naturel, les caractéristiques des races domestiques (couleur, forme, écaillure, etc...) ont progressivement évolué en fonction des choix, raisonnés ou non, effectués lors des reproductions et selon la pression de sélection de l'ensemble des modalités d'élevage (association avec d'autres espèces, type de fertilisation, objectif des tailles de capture, etc...).

En Asie, l'exploitation traditionnelle et ancestrale de la carpe est souvent réalisée en association avec d'autres espèces de poissons et avec d'autres cultures agricoles (riz). Les animaux destinés à la consommation humaine sont pêchés au filet en pleine eau. Le recrutement des juvéniles s'effectue, de ce fait, à partir des reproducteurs ayant réussi à échapper à cette pêche. Compte tenu de cette quasi absence de sélection, la morphologie des carpes élevées en Chine est restée proche de celle des animaux «sauvages» à l'exception de la souche «Big-Belly».

La carpe était connue des romains, mais son élevage en Europe de l'Ouest ne se serait développé qu'après le XII^{ème} siècle. A l'inverse du modèle chinois, l'exploitation traditionnelle en Europe se caractérise par la récolte de tous les sujets lors de la vidange complète des étangs où la carpe commune est l'espèce dominante. Lors de cette pêche, les reproducteurs sont triés et sélectionnés par l'exploitant suivant ses propres critères. Le réempoissonnement est effectué à partir des descendants issus de ces géniteurs. Au

Moyen Age, le foyer de diffusion des techniques et souches semble se situer en Bohême. Dès le XVI^{ème} siècle, de nombreux échanges de souches de carpes eurent lieu entre régions européennes. En opposition au développement de la pisciculture en régions continentales, l'intérêt pour la carpe et l'élevage en eau douce s'est amoindri dans les pays du littoral atlantique à cause de la disponibilité en poissons de mer, plus appréciés pour la consommation. Face à cette évolution économique, certaines souches domestiquées sont retournées à l'état «sauvage».

Au fil du temps, l'évolution des techniques a d'abord permis la construction d'étangs spécialisés pour le grossissement, puis, dès le XIX^{ème} siècle, le contrôle de la reproduction avec la création d'étangs de pose (frayères de Dubish) et enfin récemment le contrôle de l'alevinage par l'utilisation d'écloseries (induction hormonale de la ponte, dilueur d'insémination, incubation contrôlée, etc...).

3. Gestion et entretien des souches

La grande fécondité des Cyprinidés peut constituer un facteur d'évolution très rapide du niveau de consanguinité d'une souche, car il suffit d'un nombre très faible de reproducteurs pour produire une nouvelle génération (2 à 10 parfois !). Lors d'études expérimentales, il a été observé des baisses de performance de croissance d'environ 15 % après une seule génération de croisements frères-soeurs (MOAV et WOHLFARTH, 1963). Il est donc important d'optimiser la gestion des cheptels de reproducteurs en prenant en compte ce risque de dérive génétique.

L'évolution de la consanguinité se maîtrise par un appariement judicieux et l'emploi d'un nombre minimum de reproducteurs à chaque génération. Cet **effectif génétique minimum efficace** (N_e) peut être calculé à partir de la formule suivante où N_m et N_f représentent respectivement le nombre de reproducteurs de sexe mâle et femelle utilisés (KIMURA et CROW, 1963) :

$$N_e = 4 (N_m \times N_f) / (N_m + N_f)$$

Cet effectif génétique minimum efficace est destiné à prélever, d'une génération à la suivante, un pourcentage maximum de la variabilité génétique nécessaire à la gestion génétique des souches. Cette quantité d'information ($V(A)$) est donnée par la formule suivante :

$$V(A) = 1 - (1/(2 \times N_e))$$

Ainsi, le croisement de 50 mâles et 50 femelles ($N_e = 100$) permet de prélever 99,5 % de la variabilité génétique d'un stock initial. Le croisement de 20 mâles par 20 femelles ($N_e = 40$) suffit encore à prélever 98,75 % de cette variabilité.

Ces valeurs sont théoriquement effectives si :

- le rapport entre mâles et femelles utilisés pour la reproduction est le plus proche de 1,
- le choix des reproducteurs est réalisé à partir d'une population source issue elle-même d'un grand nombre de reproducteurs parmi lesquels aucune sélection n'a été réalisée.

Par précaution, un certain nombre de mesures sont à prendre telle que l'incubation individuelle de chaque ponte afin d'assurer une représentation équilibrée de chacune d'elles dès l'éclosion (CHEVASSUS, 1989).

AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DE LA CARPE COMMUNE

1. Les moyens disponibles

L'amélioration qualitative et quantitative de la production piscicole dispose d'un ensemble de méthodes génétiques particulièrement diversifiées. En contre-partie, leur portée est souvent limitée par l'absence de maîtrise des conditions d'élevage ainsi que par des interactions significatives entre le génotype des futurs reproducteurs et le milieu

d'élevage. Ainsi certaines méthodes théoriquement très efficaces comme la sélection familiale s'avèrent particulièrement difficiles à mettre en oeuvre. En effet, l'environnement et le mode d'élevage perturbant l'estimation du potentiel héréditaire des sujets, il devient très difficile et surtout coûteux d'élever indépendamment les dizaines de familles nécessaires à cette estimation (GJEDREM, 1983).

Afin de tester la **valeur génétique des différentes souches**, WOHLFARTH et MOAV (1985) ont développé une procédure de testage des performances de croissance en milieu commun ou «communal testing». Le principe de cette méthode consiste, en particulier, à répartir plusieurs lignées en de nombreux réplicats (fig.1). De plus, l'utilisation de marqueurs électrophorétiques spécifiques de races locales, de lignées ou de familles a permis à MOAV *et al.* (1976) d'établir des schémas de filiation entre descendants et parents. Cette innovation introduite dans des schémas de testage de souche en «communal testing» rend plus favorable cette pratique. Ainsi, la diversité génétique entre anciennes races locales de carpe constitue un atout et un outil majeur de l'amélioration génétique, contrairement à la situation de la truite arc-en-ciel, plus récemment introduite en Europe et plus monomorphe.

Figure 1 : Technique de l'alevinage multiple utilisée pour équilibrer la moyenne des poids initiaux (13g) des fractions des plus gros (G) et de celles des plus petits (P) individus issus d'une même ponte de carpe en forçant sur la densité dans les étangs d'alevinage. Après marquage, la technique de l'étang commun ou "communal testing" est utilisée pour permettre l'expression du potentiel de croissance des différentes fractions, en situation de compétition dans le même environnement ou en étangs séparés (*In* MOAV et WOHLFARTH, 1968 ; WOHLFARTH et MOAV, 1971).

Figure 1 : The multiple nursing technique used in order to get identical weight (13 g) from small (P) and big (G) larvae, subsequently reared following group branding in competition situation in a unique pond or in separate ponds.

Après caractérisation des souches, leur **croisement** permet d'obtenir une amélioration génétique notable des populations de carpes. Cette méthode repose sur l'exploitation d'effets d'hétérosis tels que la moyenne de la performance des descendants est supérieure à celle des parents, soit par croisement entre espèces (hybridation interspécifique) soit entre races ou souches de la même espèce (hybridation intraspécifique ou croisement interracial). Les effets d'hétérosis sont liés aux relations de dominance entre allèles homologues. Ils se traduisent par l'augmentation du taux d'hétérozygotie de la descendance par rapport à celui des parents et sont d'autant plus efficaces que les lignées parentales sont génétiquement différentes. En théorie, cette amélioration des performances pour un caractère donné s'applique à la **moyenne** (animaux plus performants) et à la **variance du caractère** (animaux mieux calibrés) pour la population constituée.

La recherche de caractères zootechniquement intéressants a été stimulée par la pratique de la reproduction artificielle, qui permet le repérage et la conservation de géniteurs présentant des phénotypes originaux. Les méthodes d'amélioration génétique qui utilisent la variabilité génétique additive comprennent les différents modes de **sélection**. Ces méthodes de sélection reposent sur le choix des individus les plus aptes à transmettre à leur descendance une amélioration des caractères quantitatifs ou qualitatifs définis par le sélectionneur.

En plus des moyens classiques que sont les croisements de souches (variabilité de dominance) et la sélection (variabilité additive), une amélioration des performances (croissance, résistance accrue à certaines infections) peut être attendue de l'utilisation de méthodes ponctuelles de **manipulations chromosomiques** conduisant à la stérilité. Ces méthodes de cytogénétique permettent de multiplier le nombre haploïde n de chromosomes (polyploïdie) et de choisir l'origine de ces stocks chromosomiques qui peut être uniquement soit maternelle (gynogénèse), soit paternelle (androgénèse).

L'induction de la **gynogénèse** implique l'insémination des ovules avec du sperme inactivé par irradiation aux rayons X, gamma ou ultra-violet (U.V.) (CHOURROUT, 1982a). Chez les poissons, le sperme irradié est capable de stimuler le développement embryonnaire de l'ovule mais ne contribue pas au matériel génétique de l'embryon. Cette insémination fournit des larves gynogénétiques haploïdes (n chromosomes) qui meurent avant ou peu après l'éclosion. La production de larves viables diploïdes ($2n$ chromosomes) nécessite le doublement du stock chromosomique maternel en traitant les ovules ainsi inséminés par des chocs thermiques ou hyperbares.

Lorsque ces chocs sont appliqués peu après l'insémination (fig.2), le mécanisme de diploïdisation impliqué est la rétention du second globule polaire d'origine maternelle qui conduit à la production de sujets gynogénétiques partiellement homozygotes, car sur le chromosome, aux loci distants du centromère, l'hétérozygotie peut être maintenue durant plusieurs générations par les recombinaisons (crossing over).

Lorsque le moment d'application du choc est postérieur à l'expulsion du second globule polaire, le doublement du stock génétique maternel peut être obtenu par suppression de la première division cellulaire mitotique de l'oeuf. Ce dernier type de choc conduit à la production d'individus gynogénétiques totalement homozygotes par endomitose.

Lorsque les chocs physiques précoces (rétention du second globule polaire) sont appliqués après la fécondation avec du sperme intact, ils fournissent des individus **triploïdes** issus des 2 stocks chromosomiques maternels et du stock chromosomique paternel (fig.3). Les chocs plus tardifs (inhibition de la première division de mitose) induisent la tétraploïdisation, les stocks chromosomiques des deux parents étant doublés (CHOURROUT, 1982b).

Figure 2 : Coupes histologiques d'oeufs de carpe montrant la reprise de la méiose II après fécondation dans de l'eau à 20°C, ep = espace périvitellin, c = cytoplasme, ch = chorion.

Photo 1 (X600) : 4 mn après mise en présence des gamètes, le fuseau métaphasique est situé dans le cytoplasme, perpendiculairement à l'interface cytoplasme-espace périvitellin.

Photo 2 (X600) : 4 mn 30s après insémination, les deux lots de chromosomes d'origine femelle sont individualisés, l'anaphase commence.

Photo 3 (X600) : 6 mn après insémination, les chromosomes femelles sont en cours de migration vers les pôles du fuseau.

Photo 4 (X1000) : 7 mn après insémination, l'anaphase s'achève.

Photo 5 (X400) : 10 mn après insémination, les chromosomes femelles sont en télophase, l'expulsion du second globule polaire s'effectue dans l'espace périvitellin (CHAILLOU et HOLLEBECQ, non publié).

Figure 2 : Histological sections from carp eggs showing resumption of meiosis II after fecundation at 20° C.

Photo 1 : 4 mn after fecundation, the metaphasic spindle is situated in the cytoplasm, perpendicular to the limit between cytoplasm and perivitellin space.

Photo 2 : 4.5 mn after fecundation, the two sets of chromosomes from maternal origin are individualized, anaphase begins.

Photo 3 : 6 mn after fecundation, the maternal chromosomes are migrating towards the spindle poles.

Photo 4 : 7 mn : anaphase is achieved.

Photo 5 : 10 mn after fecundation, the maternal chromosomes are in telophase, and second polar body is being expelled in the perivitellin space.

Pour toutes ces raisons, il est possible d'entreprendre l'amélioration génétique d'une lignée d'élevage de carpes en s'attachant à la succession des différentes étapes que sont :

- le choix rationnel des souches,
- l'optimisation de la sélection des reproducteurs
- le croisement terminal entre lignées permettant de mettre à profit une vigueur hybride ou une complémentarité entre caractères (CHEVASSUS, 1983)

2. Le choix d'une souche

De très nombreux travaux montrent que des différences importantes des performances de croissance existent entre races de carpe commune (Israël : HULATA *et al.*, 1974 ; MOAV *et al.*, 1975 ; WOHLFARTH *et al.*, 1984 ; HULATA *et al.*, 1985 ; Extrême-Orient : SUZUKI *et al.*, 1976, 1977 ; SUZUKI et YAMAGUCHI, 1980 ; SHIMMA et SATO, 1985 ; THIEN *et al.*, 1987 ; Europe : GALLOIS, 1930 ; WLODEK et MATLAK, 1978 ; SMISEK, 1981 ; KIRPICHNIKOV, 1987 ; CORTI *et al.*, 1988 ; POKORNY, 1990 ; BAKOS, 1990).

La technique du «communal testing» a permis de comparer différentes souches de carpes élevées sous différentes latitudes et dans différentes conditions d'élevage (Fig.4). Récemment, il a été montré que la technique du «communal testing» pouvait aussi être appliquée à des structures d'élevage en cage pour la carpe et que les souches les plus performantes en cages flottantes n'étaient pas les plus performantes en bassins (WOHLFARTH et MOAV, 1991, 1993). Cette technique a, d'autre part, été appliquée avec succès sur le poisson-chat américain, *Ictalurus punctatus*, le saumon coho, *Oncorhynchus kisutch*, le black-bass, *Micropterus salmoides* et des tilapias (revue WOHLFARTH *et al.*, 1991).

Selon KIRPICHNIKOV (1987), des différences significatives de potentiels de croissance existent suivant le stade de développement. La race «Ropsha» présenterait ainsi une croissance plus rapide que celle des autres souches, la première année seulement. De même, d'après HULATA *et al.* (1985), les races chinoises présentent de fortes capacités de croissance jusqu'à 60-80 jours mais qui s'estompent par la suite. Ce serait l'inverse pour les races européennes testées dans les conditions d'élevage israéliennes. Ces performances seraient très fortement influencées par le niveau d'intensification de l'élevage.

A faible densité, les races européennes présenteraient ainsi des différences significativement supérieures à celles de la race chinoise «Big Belly», mais lorsque l'élevage devient plus intensif, sans toutefois avoir recours à l'alimentation artificielle, les différences s'estompent (Fig.5) (WOHLFARTH *et al.*, 1986).

Pour les caractères reproductifs, la race «Big Belly» présente une maturité sexuelle plus précoce, ainsi qu'un rapport gonado-somatique plus élevé que l'ensemble des autres races.

De même, le mode d'élevage a induit une très forte capacité à échapper à la capture par pêche au filet chez les races exploitées selon ce mode de pêche. Lors d'observations préliminaires MOAV et WOHLFARTH (1970) ont pratiqués des pêches d'échantillonnage répétées et standardisées de 7 différentes souches de carpes mélangées dans de petits étangs également standardisés. Ils concluent à une forte composante génétique de la faculté d'échappement à la pêche qui peut même être corrélée avec la capacité de croissance (corrélation jusqu'à 0,9 !). Ces derniers auteurs expliquent la faculté d'échappement à la pêche au filet par le fait que les poissons les plus actifs dans la recherche de nourriture seraient les plus rapides pour fuir, et/ou que les poissons cantonnés près du fond (où se trouve la nourriture benthique) auraient plus de chances de s'échapper. Cependant cette corrélation n'a pas été confirmée par la suite (WOHLFARTH *et al.* 1975).

Figure 3 : Coupes histologiques d'oeufs de carpe fécondés dans de l'eau à 20°C et ayant subi un choc chaud à 40°C durant 1mn 30s, 4 mn après insémination. ep = espace périvitellin, c = cytoplasme.

Photo 1 (X1000) : 1 mn 30 s après la fin du choc chaud de triploïdisation, soit 7 mn après l'insémination. On constate une désorganisation du fuseau méiotique, les 2 lots de chromosomes femelles (ch) sont épars, la tête spermatique (spz) se transforme en pronucleus mâle.

Photo 2 (X1000) : autre oeuf, mêmes conditions, la tête spermatique est accompagnée d'un aster de microtubules très caractéristique (CHAILLOU et HOLLEBECQ, non publié).

Figure 3 : Histological sections from carp eggs fecundated at 20° C and heat-shocked at 40° C during 1.5 mn, 4 mn after fecundation.

Photo 1 : At the end of the thermal shock. Meiotic spindle is becoming disorganized, the two maternal chromosome sets are scattered, the spermatic head is changing into a male pronucleus.

Photo 2 : The spermatic head is accompanied by a characteristic microtubules aster.

Figure 4 : Comparaison en étangs communs des croissances de 3 souches pures de carpe commune et de leurs croisements (In WOHLFARTH *et al.*, 1984).

Figure 4 : Comparison of the growths of 3 pure carp strains and of their crosses in communal ponds.

3. Les croisements

— Les croisements interspécifiques (hybridations)

Le croisement entre espèces constitue l'une des plus anciennes méthodes d'amélioration génétique. Il se fonde sur l'observation d'hybridations spontanées dans la nature et de nombreux essais en aveugle. Les enjeux concernent la recherche d'effets d'hétérosis, de complémentarité entre les caractères ou la stérilité des produits obtenus (CHEVASSUS, 1983). Cette dernière est particulièrement intéressante pour les activités de repeuplement destinées à la pêche de loisir.

Ainsi, en milieu naturel, la carpe commune et le carassin *Carassius carassius* (2n=100) peuvent produire des hybrides qui seront majoritairement stériles. En milieu contrôlé, BAKOS *et al.* (1978) ont obtenu des hybridations avec la tanche *Tinca tinca* (2n=46-48) et avec des espèces de Cyprinidés asiatiques comme la carpe argentée *Hypophthalmichthys molitrix* (2n=48), la carpe herbivore *Ctenopharyngodon idella* (2n=48) et la carpe marbrée *Aristichthys nobilis* (2n=48). Des essais avec les carpes indiennes *Labeo rohita* (2n=50) (JOHN et REDDY, 1987) et *Cirrhinus mrigala* (2n=50) (KOWTAL et GUPTA, 1985) ont aussi été tentés avec succès. Les hybrides avec la carpe argentée sont actuellement les seuls à présenter un intérêt pour améliorer la production quantitative de la carpe commune.

Les taux d'éclosion et de survie de ces hybrides sont généralement faibles. Suivant les cas, certains sujets analysés peuvent être allotriploïdes et/ou diploïdes gynogénétiques. Les techniques de cytogénétique appliquées aux fécondations hybrides fournissent une gamme de génotypes triploïdes et/ou tétraploïdes qui demeurent actuellement au stade expérimental dans le modèle carpe, mais qui permettent souvent d'améliorer sensiblement la viabilité des hybrides chez les salmonidés en permettant ainsi de conjuguer les avantages des espèces (hybrides résistants aux maladies : DORSON *et al.*, 1991).

— Les croisements entre souches

Dans les anciennes lignées d'élevage de carpe, l'existence de plateaux de sélection semble souvent confirmée pour le caractère de croissance. Aussi dans la pratique, le croisement entre diverses races de carpe commune, plutôt que les techniques de sélection, ont constitué la base de l'amélioration génétique de cette espèce. Les variations génétiques entre les croisements de différentes souches sont directement imputables aux effets génétiques de dominance, c'est-à-dire non-additifs donc non sélectionnables.

Aujourd'hui, la pratique des croisements de souches se développe et demeure la seule méthode utilisée en production. Elle nécessite cependant d'entretenir indépendamment plusieurs lignées pures en respectant les effectifs génétiques minima efficaces. Divers plans de croisements de souches ont révélé un hétérosis marqué pour la vitesse de croissance (MOAV et WOHLFARTH, 1968 ; SUZUKI, 1979) et la résistance aux basses températures (souche «Ropsha», BABOUCHKINE, 1987). La résistance au «fish pox», un épithéliome d'origine virale et à une infection de la vessie gazeuse a été obtenue par le croisement de deux souches d'élevage sensibles chacune à l'une de ces deux maladies (HINES *et al.*, 1974). La sensibilité spécifique à ces infections semble due à des facteurs récessifs.

En Israël, les croisements les plus pratiqués sont réalisés entre la race «DOR 70» et des races européennes d'origine yougoslave ou tchèque. Les croisements entre différentes races européennes et la race chinoise «Big Belly» (Fig.5) révèlent des performances de croissance de 10 à 20% supérieures à la moyenne des races pures (WOHLFARTH *et al.*, 1984).

En Hongrie, des croisements commerciaux ont été élaborés : le Sz 215 et Sz 31 (Fig 6). Ils présentent des améliorations de la vitesse de croissance de 15 à 20% et donnent lieu à une utilisation généralisée en grossissement (BAKOS, 1987). Le testage de ces souches commerciales en Tchécoslovaquie confirme ces résultats (SMISEK, 1981 ; POKORNY, 1990).

En Russie, de nombreux croisements présentent des performances intéressantes (KIRPICHNIKOV, 1987). La race de base est souvent la race «Ukraine» qui est croisée avec les races géographiques «Ropsha», «Nivchan», «Ljuban», «Politva», etc... En Estonie, GROSS (1991) a souligné la supériorité du croisement de la souche «Ropsha» avec les souches estoniennes ou allemandes pour les caractères de survie et de résistance au froid.

Mais en général, dans tous ces travaux, si la performance des croisements est supérieure à la moyenne de celle des parents, elle peut toutefois être inférieure à celle du meilleur parent (CHEVASSUS, 1983 ; WOHLFARTH, 1986, 1993).

Au niveau d'un pays ou d'une région, il est souvent pertinent de croiser des lignées «améliorées», importées ou non, avec des races locales (POKORNY, 1990). La lignée maternelle étant représentée par la race locale entretenue traditionnellement, on peut ainsi faire l'économie de l'entretien d'une lignée pure, la lignée paternelle étant issue de station de testage, car la laitance peut être transportée plus efficacement que les ovules et sans risques pathologiques incontrôlés.

Figure 5 : Croissance de deux souches européenne et asiatique de carpes communes et de leur croisement (F1). Les "croissances moyennes" correspondent aux croissances obtenues à des densités décroissantes en étangs (In MOAV *et al.*, 1975).

Figure 5 : Growth of european and asian strains of common carp and of their hybrid. The mean growth ("croissance moyenne") represents the growth of groups reared in decreasing densities in ponds.

Notons enfin, qu'outre son intérêt pour la production de consommation, la carpe commune est également un animal très apprécié pour la pêche sportive. Dans de nombreux pays des souches au phénotype «sauvage», c'est-à-dire oblong et à couverture totale d'écaïlles, sont croisées avec des souches «domestiques» pour approvisionner ce marché. SUZUKI *et al.* (1978) ont montré que ces souches sauvages se caractérisent par un taux de capture inférieur et une aptitude à exercer une tension plus forte sur le fil de pêche.

Figure 6 : Schémas de croisements de souches chez la carpe commune en Hongrie pour la constitution de lignées parentales (*In* BAKOS, 1990).

Figure 6 : Crossbreeding schedules used in Hungary for the constitution of parental lines.

— Les croisements entre souches consanguines

Le produit d'un croisement étant théoriquement d'autant plus efficace que les lignées parentales sont génétiquement distinctes, on cherchera donc à accroître l'individualisation des souches. Aussi chez les poissons, comme en production végétale, l'augmentation de la consanguinité au sein de différentes lignées parentales peut constituer une technique potentielle pour différencier rapidement deux populations.

Dans les années 75-85, des croisements entre individus apparentés, des autofécondations de sujets hermaphrodites artificiels et la gynogénèse par rétention du second globule polaire ont permis d'élever rapidement le niveau de consanguinité. Cependant en pratique, l'accroissement de ce dernier s'est avéré plus lent que celui prévu en théorie. En effet, les mécanismes de la méiose (recombinaisons) empêchent toute stabilisation du génotype en maintenant une hétérozygotie partielle (NAGY *et al.*, 1984).

Par la suite, des lignées consanguines totalement homozygotes ont été obtenues par inhibition de la première division de l'oeuf. Les produits hybrides entre ces lignées consanguines sont en cours d'étude (KOMEN, 1990 ; KOMEN *et al.*, 1992). En croisant ces lignées consanguines homozygotes, non apparentées entre elles, un produit «commercial» totalement hétérozygote (hybride de 1ère génération issu du meilleur croisement hétérotique) et parfaitement homogène (identité totale de la fratrie) est attendu.

Cependant, l'accroissement de consanguinité induit une altération des aptitudes à l'élevage par l'augmentation de la fréquence d'apparition d'allèles récessifs rares (MOAV et WOHLFARTH, 1968 ; KOMEN *et al.*, 1992). Aussi, la constitution et le maintien de ces

lignées parentales consanguines fortement déprimées ne manque pas de poser des problèmes pour l'améliorateur. De plus de nombreuses opérations sont nécessaires pour évaluer de façon fiable la part efficace due à l'hétérosis lors du croisement entre populations consanguines.

Aussi, la mise en oeuvre de schémas de croisement de lignées consanguines dans le but de générer de l'hétérosis, s'il est justifié chez d'autres espèces comme les Salmonidés, et compte tenu des particularités des structures géniques des souches d'élevage, semble difficile à développer en production pour la carpe.

4. La sélection

— Caractères à déterminisme simple

* Le mode d'écaillage de la carpe est déterminé par deux gènes autosomaux (non liés au sexe) présents sur deux chromosomes différents et de dominance incomplète : S (Scaly) et N (Nude). L'ensemble des combinaisons possibles a été présenté par KIRPICHNIKOV (1981) (Fig.7).

Le gène N est léthal à l'état homozygote. De telles larves, dont la forme en virgule évoque celle des embryons haploïdes, meurent à l'éclosion. L'état hétérozygote du gène N induit une écaillage incomplète, parfois réduite à la seule ligne latérale, ainsi que des effets pléiotropiques (effets secondaires d'un gène) négatifs sur nombre de fonctions (viabilité réduite, sensibilité accrue aux maladies, perturbation du métabolisme, faible croissance, etc...).

Ces effets ont motivé l'élimination des individus porteurs de cette mutation dans nombre de cheptels de production comme en Israël, en URSS, en Pologne ou en Hongrie.

* La coloration de la robe peut être déterminée par des facteurs environnementaux et génétiques. Les couleurs bleu, or et gris seraient déterminées par des mutations alléliques de type mendélien influant sur le développement des cellules responsables de la pigmentation.

Selon la synthèse effectuée par KOMEN (1990) :

- La coloration rouge serait due à la présence du gène dominant R, à l'état homozygote ou hétérozygote. Sa mutation récessive homozygote rr correspond à la coloration gris acier ou gris argent induite par l'absence de xanthophores.
- La coloration bleu-mat donnant l'aspect transparent, fréquente dans les cheptels israéliens (bi), polonais (bp) ou allemands (bd), serait due à une mutation récessive, renommée «tp» par KOMEN (1990), déterminant l'absence de guanophores.
- Le phénotype blond (orange à jaune parfois ponctué de taches noires sur la ligne latérale) dû à un défaut de mélanophores, serait déterminé par une double mutation récessive du gène B (Black) notée b1b1/b2b2.
- La couleur bleu-gris serait due à l'association rr et tptp.
- La couleur blanche correspond au génotype rr b1b1/b2b2 (utilisée comme marqueur en Israël).
- La coloration or (orange lumineux) est due à une mutation récessive du gène G (Gold).

Certains génotypes de coloration sont associés à des baisses ou des améliorations de performances, vraisemblablement attribuables à des effets de proximité avec des gènes d'intérêt quantitatif.

Ainsi, le gène L (Light), qui confère la luminosité dans la coloration, induit une moindre viabilité à l'état hétérozygote Ll et la léthalité à l'état homozygote LL.

Le déterminisme génétique de la coloration des variétés ornementales de carpes (Koï, Igoï, etc...) est très complexe et fait l'objet de «secrets» commerciaux, notamment dans leurs pays d'origine où elles sont sélectionnées depuis plusieurs siècles.

Figure 7 : Types d'écaillure chez la carpe commune *Cyprinus carpio* (In KIRPICHNIKOV, 1981).
(a) SSnn et Ssnn : carpe écaille
(b) ssnn : carpe miroir
(c) SSNn et SsNn : écaillure linéaire
(d) ssNn : carpe cuir ou nue.

Figure 7 : Types of scaling in the common carp.
(a) scaled SSnn and Ssnn
(b) scattered ssnn
(c) linear SSNn and SsNn
(d) nude or leather ssNn.

— Caractères à déterminisme complexe

* Méthodes

La sélection de caractères complexes repose sur l'exploitation d'effets génétiques additifs dont la définition repose sur la représentativité des performances moyennes des parents et de leur descendance.

La variance de la performance phénotypique d'un sujet ($V(P)$) est la somme de la variance des effets génétiques de son potentiel héréditaire ($V(G)$) et de la variance des effets liés à l'environnement des élevages ($V(M)$), ce que FALCONER (1974) a énoncé par :

$$V(P) = V(G) + V(M) + COV(GM)$$

où la covariance entre le génotype et le milieu ($COV(GM)$) est le plus souvent supposée nulle.

Le gain attendu, ΔG , est directement proportionnel premièrement à l'intensité de la sélection i ($i = S/\sigma_P$ avec S = différence entre la valeur des individus sélectionnés et celle des individus à sélectionner), deuxièmement à son héritabilité (h^2) qui correspond à la fraction des performances des animaux sélectionnés transmise à leur descendance et troisièmement à l'amplitude de la variation du caractère à améliorer (σ_P) :

$$\Delta G = i h^2 \sigma_P$$

$$\text{ou : } \Delta G = S h^2$$

La rapidité de l'évolution de ce gain sera inversement proportionnelle à l'intervalle entre générations. De même, plus l'environnement influe sur une performance, moins la part attribuable au potentiel héréditaire est importante et, par conséquent, la probabilité de retenir un sujet sur sa valeur génétique réelle est plus faible.

Pour améliorer génétiquement une performance d'élevage, différentes méthodes de sélection permettent de choisir un individu. Parmi celles-ci :

- la plus simple : «la sélection individuelle» ou «sélection massale» consiste à choisir un individu sur ses performances individuelles, sans disposer d'informations sur celles de ses apparentés, ni sur les effets d'environnement. Cette méthode ne peut être appliquée qu'à des caractères fortement héréditaires ($h^2 > 0.4$) tels que la couleur de la robe, l'âge à la première reproduction, la période de maturation sexuelle, etc...
- la plus efficace : la sélection «familiale combinée» consiste à choisir, pour un ou plusieurs caractères, les meilleurs individus des meilleures familles. Elle permet d'améliorer des caractères faiblement héréditaires (vitesse de croissance, etc...), mais nécessite de procéder à une sélection parmi 150 à 200 familles à chaque génération.

* Applications

Pour toutes les productions animales, l'amélioration de la vitesse de croissance constitue un objectif d'intérêt majeur. Mais chez la carpe, nombreux sont les essais infructueux d'amélioration de ce caractère par sélection individuelle. Ainsi, l'expérience de sélection divergente sur cinq générations successives réalisée par MOAV et WOHLFARTH (1976) n'a abouti qu'à la création d'une lignée «descendante» (sélection des plus petits individus) montrant effectivement des performances de croissance toujours décroissantes et d'une lignée «montante» (sélection des individus les plus gros) paradoxalement légèrement inférieure au témoin (Fig.8). L'héritabilité de ce caractère a donc été estimée par ces auteurs comme nulle. Différentes explications ont été avancées pour expliquer ce manque de réponse :

- les races élevées présenteraient des niveaux de consanguinité importants, dus en particulier à des effectifs génétiques fondateurs initiaux trop faibles et/ou à des pratiques historiques ayant conduit à la constitution de races très consanguines et à un plateau de sélection pour ce caractère,

Figure 8 : Effets de la sélection individuelle bidirectionnelle sur la croissance de la carpe commune en étang, exprimée en gain de croissance du premier été (P_0-P_1) en fonction des générations de sélection (In MOAV et WOHLFARTH, 1976).

Figure 8 : Effect of individual bidirectional selection for the growth of carp in ponds, expressed by the growth during the first summer (P_0-P_1) as a function of selection generations.

— les méthodes développées ne permettent pas d'estimer correctement le potentiel héréditaire des individus pour ce caractère. Ainsi, en élevage, on constate une hétérogénéité importante de la vitesse de croissance (Fig.9) qui se traduit par l'apparition d'une classe de sujets de poids bien supérieur à la moyenne, les carpes «shoot» dont la valeur sélective est nulle, perturbant ainsi l'appréciation du potentiel héréditaire des autres individus (NAKAMURA et KASAHARA, 1955, 1956, 1957, 1961).

Cependant, dans d'autres expériences où la première des hypothèses énoncées ci-dessus n'est pas remplie, certains auteurs ont pu aboutir à des estimations positives de l'hérédité de la vitesse de croissance ($h^2 = 0,2-0,3$) (THIEN et THANG, 1993). En outre, de nombreux travaux russes ont permis de mettre en évidence une transmission des aptitudes à la croissance chez les carpes en conditions environnementales (température) différentes en analysant le métabolisme lipidique. La capacité de stockage et déstockage des lipides selon la saison constituerait donc un critère indirect fiable d'évaluation de ce potentiel (KOROVIN et MITSKEVICH, 1973).

A la différence de la vitesse de croissance, la sélection massale pour l'amélioration de la conformation semble avoir une efficacité notable. Depuis longtemps, une sélection massale empirique a produit des carpes de coefficient de condition (P/L^3) très différent du phénotype sauvage plus effilé. Certaines races européennes, «Aisghgrund» et «Galician»,

Figure 9 : Distribution du poids de carpes communes âgées de quatre mois (*In* MOAV et WOHLFARTH, 1973).

Figure 9 : Distribution of the weights of four-month carp juveniles.

ont été sélectionnées sur une croissance en hauteur. Selon ANKORION *et al.* (1992), il est possible de modifier le rapport «hauteur/longueur» (Fig. 10, h^2 réalisée = 0,3) mais, paradoxalement, les carpes les plus hautes ne présenteraient pas le potentiel de croissance le plus élevé.

A côté des nombreux travaux relatifs à la croissance, il faut noter les succès obtenus depuis près de 40 ans par la sélection dans le cadre de la résistance aux maladies. SCHAPERCLAUS, en Allemagne, dès les années 1950 (cité dans SCHAPERCLAUS, 1962) avait montré une variabilité du caractère de résistance à l'hydropisie infectieuse chez la carpe. Par sélection individuelle pratiquée par infection directe des futurs géniteurs avec la bactérie infectieuse, il avait mis en évidence la transmission du caractère de résistance à la descendance. De façon contemporaine, KIRPICHNIKOV *et al.* (revue 1993), en URSS, sélectionnaient la souche «Krasnodar» présentant une résistance également à l'hydropisie infectieuse. Depuis, rares sont les travaux de sélection individuelle directe, les études s'orientent plus volontiers vers la recherche de critères de sélection indirects et la compréhension des mécanismes de résistance spécifiques (réponse immunitaire : SALOMONI *et al.*, 1987 ; RICHTER et AMBROSIUS, 1988) ou non spécifiques (notamment le complément : MATSUYAMA *et al.*, 1992 ; WIEGERTJES *et al.*, 1993a,b). L'intérêt des critères de résistance est de permettre une mesure quantitative du phénomène au lieu de se référer au caractère «tout ou rien» de la survie et de sélectionner des poissons tout en les conservant indemnes de l'agent pathogène.

5. La maîtrise du sexe et la polyploïdisation

La carpe commune a été l'une des premières espèces de poissons soumise aux manipulations chromosomiques (ROMASHOV *et al.*, 1960), mais c'est surtout chez les Salmonidés que les progrès et bilans sont le mieux établis (revues : PURDOM, 1983 ; CHOURROUT, 1987 ; CHEVASSUS, 1987 ; IHSEN *et al.*, 1990).

Figure 10 : Sélection individuelle bidirectionnelle pour la forme du corps (hauteur/ longueur) chez la carpe commune. Les courtes barres verticales représentent l'écart-type à la moyenne. Les lignes horizontales en pointillé représentent la moyenne des réplicats dans trois piscicultures différentes. (In ANKORION *et al.*, 1992).

Figure 10 : Bidirectional mass selection for body shape (height/length) in common carp. Short vertical lines show standard errors of the mean. Broken horizontal lines show means of three replicates in different fishfarms.

Plusieurs techniques d'induction de la rétention du second globule polaire ont été expérimentées :

— **un choc thermique froid** qui, selon les différents auteurs, dure de 40 à 60 minutes, à une température de 0 à 4 °C, appliqué 1 à 10 minutes après une insémination pratiquée entre 20 °C et 24 °C. Si l'insémination est pratiquée avec du sperme préalablement irradié, ces chocs froids permettent en moyenne l'obtention de 20 à 50 % d'embryons gynogénétiques (NAGY *et al.*, 1978, et de nombreux travaux dont la revue a été faite par KOMEN *et al.*, 1991). L'application de ces différents chocs après fécondation avec

du sperme non irradié permet l'obtention de taux de sujets triploïdes d'environ 50 % (GERVAL *et al.*, 1980). Plus récemment, LINHART *et al.* (1991), optimisant les paramètres du choc, ont obtenu des taux de survie de 93,5 % et des taux de triploïdisation de 80 % au stade alevin en appliquant les chocs les plus froids (0-2 °C), 5 mn après la fécondation (dilueur de fécondation à 24 °C) et pendant 40 mn. En général, pour tous les chocs thermiques, il faut souligner l'importance de la température de préincubation qui peut varier de 16 à 24 °C selon les protocoles choisis par les différents auteurs. L'utilisation de l'unité de mesure développementale τ_0 , égale au temps correspondant à un cycle de division cellulaire pour les stades précoces de la division synchrone chez les poissons, permet un étalonnage précis des protocoles. Ainsi, pour la carpe, le maximum de résultats positifs est obtenu en commençant le choc froid entre 0,03 et 0,32 τ_0 .

— **un choc thermique chaud** de 39-40 °C, appliqué 5 minutes après l'insémination à 20 °C (0,17 τ_0) avec du sperme irradié et pendant 1 à 2 minutes, conduit à des taux de gynogénèse de 20 à 60 % (HOLLEBECQ *et al.*, 1986) et à des taux de triploïdisation de 80 à 100 % si le choc est appliqué après fécondation avec du sperme non irradié (HOLLEBECQ *et al.*, 1988). Ces résultats ont été confirmés en Russie par RECOUBRATSKY *et al.* (1989) et GOMELSKY *et al.* (1992) en laboratoire, et par RECOUBRATSKY *et al.* (1992) à l'échelle de fermes de production. La cinétique du choc chaud est identique, mais la température est supérieure d'un degré centigrade (41 °C) s'il s'agit de chocs en masse.

— **un choc hyperbare** de 600Kg/cm² pendant 3 minutes, appliqué 4 minutes après insémination (préincubation 14-16 °C) chez *Carassius auratus* par GUI *et al.* (1992), a confirmé les possibilités d'obtention des triploïdes de Cyprinidés par cette technique. LINHART *et al.* (1991) ont mis au point ces chocs chez la carpe : une pression de 7110 à 8225 psi (pound per square inch) débutant 2 à 5 minutes après la fécondation (préincubation 20 °C, environ 0,17 τ_0) et d'une durée de 5 minutes induit des taux de triploïdisation d'environ 80 %.

Pour induire l'inhibition de la première mitose chez la carpe, des chocs thermiques froids ou chauds ou des chocs hyperbares d'intensités similaires aux précédents mais appliqués tardivement furent utilisés par GOMELSKY *et al.* (1989), LINHART *et al.* (1991), KOMEN *et al.* (1991), CHERFAS *et al.* (1993). L'âge embryologique optimal pour inhiber la première division de mitose semble se situer entre 1,5 et 1,7 τ_0 , soit environ 30 minutes après préincubation à 20 °C. Quelques résultats positifs (1,54 % de tétraploïdes) ont été obtenus par LINHART *et al.* (1991) en appliquant des chocs hyperbares entre 2,89 et 3,42 τ_0 , soit entre 40 et 50 minutes d'âge (préincubation 20 °C), ce qui correspond vraisemblablement à l'inhibition de la deuxième mitose.

Chez la carpe commune, les individus gynogénétiques diploïdes sont tous de sexe femelle (CHERFAS, 1975 ; NAGY *et al.*, 1978) laissant supposer un déterminisme génétique du sexe de type homogamétique femelle (XX).

Les retombées pratiques de l'induction de la gynogénèse concernent l'établissement de lignées consanguines, mais surtout la production, dès la fécondation, de populations monosexes (cas des espèces où la femelle est homogamétique). Cette production commerciale de sujets uniquement femelles n'est possible qu'après fécondation d'ovules (porteurs par définition du chromosome X) avec des spermatozoïdes exclusivement porteurs du chromosome X. Des mâles produisant de tels spermatozoïdes sont obtenus en procédant à l'inversion sexuelle d'alevins gynogénétiques par la distribution dans la ration alimentaire d'hormones masculinisantes telle la 17 α -méthyltestostérone. Cette procédure induit le développement de sujets de sexe génétique femelle mais présentant toutes les caractéristiques de sujets de sexe mâle, notamment la formation de testicules parfois incomplets mais dont les spermatozoïdes sont fonctionnels. Les «néomâles» ainsi produits servent de pères aux produits commerciaux monosexes femelles.

NAGY *et al.* (1981) ont réalisé cette inversion à la dose de 100 mg de 17 α -méthyltestostérone/Kg d'aliment entre le 40ème jour et le 80ème jour (température d'élevage 25 °C), l'initiation du traitement ne semblant pas être déterminante entre le 8ème et le 98ème jour après éclosion. Plus récemment, KOMEN *et al.* (1989) ont induit la production de 92,7 % de mâles avec une dose de 50 mg de la même hormone/Kg

d'aliment, en délivrant ce dernier entre la 6ème et la 11ème semaine après éclosion. Selon ces mêmes auteurs, des traitements à 50 mg/Kg et 100 mg/Kg appliqués plus tardivement ou plus précocement induisaient des proportions importantes de sujets stériles.

En conclusion, on peut remarquer la différence importante de dosage de la 17 α -méthyltestostérone utilisée pour l'inversion sexuelle des Salmonidés (dose de 0,5 mg/Kg d'aliment pour la truite arc-en-ciel ou 3 mg/Kg pour la truite fario) avec les doses nécessaires pour la carpe. Pour cette dernière, il sera sans doute intéressant de tester plusieurs autres hormones masculinisantes. Un autre problème réside dans la difficulté du nourrissage artificiel précoce de la carpe (adéquation des tailles de l'alevin et du granulé, entretien fréquent des structures d'élevage larvaire...) bien que des progrès récents aient été réalisés (CHARLON, 1990).

Chez la carpe, très peu d'études portent sur l'intérêt de la production de populations monosexes femelles malgré la connaissance déjà ancienne d'un dimorphisme sexuel pour le caractère croissance.

Dans les conditions d'élevage israéliennes, l'avantage des carpes femelles à 7 mois est de l'ordre de 40 % pour les sujets de la race chinoise «Big Belly» et de l'ordre de 16, 13 et 10 % pour les races européennes «Dor 70», «Nasice» et «Gold» (HULATA *et al.*, 1985). Cette différence est en grande partie due à une maturité sexuelle plus tardive d'un an pour les femelles par rapport à celle des mâles.

* Chez la carpe mâle, la première maturation apparaît en zone tropicale à l'âge d'un an (500-600 g) et en zone tempérée à 2 ou 3 ans selon les régimes thermiques. Elle provoque une altération plus ou moins précoce des performances de croissance (Fig.11). De plus, le développement des testicules par rapport au poids du corps (rapport gonadosomatique = RGS) atteint des valeurs de 8 à 10 % en saison de reproduction (SAAD et BILLARD, 1987) et grève fortement le rendement d'éviscération à l'abattage.

* Chez la carpe femelle la première maturation sexuelle est possible à partir d'un poids de 1,5 à 2 kg. Ce stade correspond à un âge de 18 à 24 mois en zone tropicale et de 3 ans en zone tempérée. Le RGS représente de 20 à 30% du poids du corps pratiquement toute l'année puisque chez cette espèce la gamétogénèse reprend dès la fin de la reproduction (mai-juin). A l'automne le stock d'ovules est reconstitué, il représente déjà 15 à 20 % du poids vif.

En cas de cycle d'élevage court, l'utilisation de populations monosexes femelles est suffisante car elle permet de s'affranchir de la maturation précoce des mâles. En cycle long, la stérilité totale du cheptel en grossissement est la seule technique permettant de résoudre le problème lié à la maturation sexuelle. Appliquées en élevage de Salmonidés depuis le début des années 1980, les techniques de gynogénèse, d'inversion sexuelle et de triploïdisation sont maintenant parfaitement validées et permettent la production commerciale de sujets triploïdes monosexes femelles qui restent immatures, au contraire des sujets triploïdes mâles qui, même s'ils sont stériles, présentent un faible développement gonadique (CHOURROUT et QUILLET, 1982 ; CHEVASSUS, 1987).

A notre connaissance, rares sont les études comparatives des performances des carpes triploïdes par rapport à des sujets diploïdes, même si les techniques semblent être appliquées à l'échelle de la production dans certains pays comme en Russie (RECOUBRATSKY *et al.*, 1992). GOMELSKY *et al.* (1992), étudiant les taux de recombinaisons des gènes de couverture d'écailles, soulignent la possibilité d'identifier facilement les individus triploïdes et donc d'évaluer la validité d'un choc chaud, par observation des combinaisons phénotypiques du gène N qui sert alors de marqueur génétique externe. GERVAI *et al.* (1980), ont observé quelques sujets jusqu'à l'âge de 20 mois. Le RGS indique des valeurs de $0,7 \pm 0,4$ % et de 10 à 20 % respectivement pour des carpes triploïdes et diploïdes. La maturation sexuelle semble donc retardée chez les carpes communes triploïdes sans qu'aucune preuve de stérilité définitive ne soit encore apportée (WU *et al.*, 1986 ; WU *et al.*, 1993). Ils observent même des femelles triploïdes fertiles dont les caractéristiques morphologiques (structure du micropyle) des ovules diffèrent de celles des sujets diploïdes. Après insémination, de fréquents cas de polyspermie sont observés. Les seuls alevins viables obtenus sont

Figure 11 : Relation entre la maturité sexuelle et le taux de croissance chez différentes souches de carpe commune.
(A) courbes de croissance exprimée en déviation par rapport à la moyenne des groupes dans un étang.
(B) courbes de croissance identiques au cas (A) exprimées sous la forme conventionnelle du poids transformé : $W^{0.67}$.
(C) développement gonadique mâle exprimé sous la forme du rapport gonado-somatique (RGS) (*In HULATA et al., 1985*).

Figure 11 : The relationship between sexual maturity and growth rate in different strains of common carp.
(A) Growth curves expressed as deviation from the mean of all groups in a pond.
(B) Growth curves expressed in the conventional form of the transformed weight ($W^{0.67}$).
(C) Gonad development in males, as measured by the gonadosomatic index (GSI).

triploïdes, il existe donc un taux d'améïose spontanée d'environ 25 % qui permet la reproduction. Au niveau de la croissance des 2 lots diploïde et triploïde, les mêmes auteurs rapportent des vitesses similaires sur les 3 premières semaines d'élevage. Selon TANIGUCHI *et al.* (1986), les carpes triploïdes à 20 mois d'âge présenteraient des dépôts adipeux périviscéraux plus importants que les carpes diploïdes. Selon les mêmes auteurs la croissance des diploïdes est supérieure à celle des triploïdes à 9 et 16 mois. Le RGS des triploïdes non monosexés serait de 0,2 % à 20 mois alors qu'il serait de 3,1 % pour les femelles et de 1,35 % pour les mâles. Chez les mâles *Carassius auratus* triploïdes, GUI *et al.* (1992) ont mis en évidence des anomalies majeures apparaissant au cours de la spermatogénèse et impliquant l'aneuploïdie (chromosomes ou fragments surnuméraires ou manquants) des spermatozoïdes produits et donc leur totale infertilité.

En résumé, les techniques de cytogénétique pourraient permettre d'améliorer sensiblement la productivité des élevages :

- en simplifiant la gestion des géniteurs,
- en diminuant l'hétérogénéité de la croissance des bandes placées en grossissement,
- en améliorant les rendements d'éviscération par l'élevage de populations monosexes,
- en standardisant la qualité organoleptique de la chair des animaux non soumis à la maturation.

6. Les perspectives de la génétique moléculaire

Après avoir passé en revue les méthodes classiques d'amélioration génétique qui tirent parti de la variabilité génétique existante au sein de l'espèce, considérons les approches qui ont été tentées pour accroître cette variabilité. Pour induire une variation du patrimoine héréditaire de la carpe, une méthode déjà ancienne a été utilisée : la mutagenèse artificielle, par administration de mutagènes chimiques ou au moyen de l'irradiation des gamètes par les rayons gamma, X ou U.V. (TSOY, 1983 ; RECOUBRATSKY, 1989). Ces travaux qui conservent leur caractère expérimental ont pour objectif soit l'apparition de nouveaux génotypes au sein de l'espèce, soit le transfert partiel d'une espèce à l'autre de gènes d'intérêts méthodologiques (marqueurs génétiques externes : gènes de l'albinisme...) ou aquacoles (résistance aux maladies,...) comme cela a été montré chez les salmonidés par DISNEY *et al.* (1988) qui ont, les premiers, suggéré cette nouvelle approche de transfert de gènes par hybridation partielle. Ce dernier point est possible après fragmentation par irradiation de l'ADN de l'espèce donneuse et hybridation avec l'espèce receveuse compatible. Des fractions de chromosomes de l'hôte sont alors intégrées au hasard chez le receveur, un criblage long et fastidieux des individus obtenus est alors opéré sur le critère à améliorer, les animaux transformés sont repérés et reproduits.

Par contre, SCHAPERCLAUS rapporte déjà en 1962 une nouvelle idée qui consiste à manipuler directement l'ADN purifié. Les premières expériences, très préliminaires, conduites par LIEDER visaient à transférer des gènes de carassin chez la carpe. Après injection d'ADN de carassin à des embryons de carpe miroir, il observe des modifications morphologiques chez ces dernières dans l'écaillure et la forme de la tête et des barbillons.

Plus récemment, le développement des biotechnologies ouvre, à moyen et long termes, de nouveaux domaines d'applications intéressants dont :

— Le repérage précoce d'un potentiel génétique :

Une première application pourrait consister à déterminer le potentiel génétique précoce d'un individu par la reconnaissance de gènes spécifiques de l'expression de certains caractères par l'analyse de l'ADN génomique.

— La production de sujets transgéniques :

Une deuxième application devrait consister à améliorer la performance d'un individu en insérant dans son patrimoine génétique un gène codant pour un caractère donné

(résistance à une maladie, résistance au froid, production d'une molécule particulière, vitesse de croissance, etc...).

L'introduction de gènes étrangers peut s'effectuer manuellement dans l'oeuf par l'intermédiaire d'un micromanipulateur. Les micro-aiguilles de verre utilisées ont un diamètre intérieur de 3 à 4 μm , le volume de la solution de gènes introduit est de l'ordre de 2nl par oeuf, soit 10^5 à 10^6 copies du gène étranger. Au préalable le chorion des oeufs est digéré par de la trypsine. Cette déchorionation sert à mieux visualiser l'emplacement du second globule polaire. Cette petite «bille» de 8 μm de diamètre, visible au sommet du pôle animal de l'oeuf, permet d'estimer l'emplacement des pronuclei mâle et femelle qui demeurent invisibles sous la loupe du micromanipulateur. L'ADN est donc injecté directement dans le cytoplasme, mais au plus proche des pronuclei. A l'inverse, chez les mammifères, les pronuclei sont visibles et permettent l'injection directe de l'ADN dans ces derniers, son intégration semble s'opérer après le ou les premiers cycles de mitose. Chez la carpe et les cyprinidés l'introduction de gènes étrangers s'effectue entre 10 et 30 minutes après la fécondation. Au delà de 30 minutes après la fécondation, la membrane des pronuclei disparaît, ceux-ci fusionnent pour former le noyau zygotique, environ 60 minutes après la fécondation s'effectue la première division mitotique. Actuellement, on ne connaît pas encore la cinétique et le mécanisme de fusion de l'ADN étranger dans les chromosomes hôtes. On peut constater l'intégration d'une ou plusieurs copies du gène dans un ou plusieurs chromosomes. Chez la truite, TEWARI *et al.* (1992) par une étude de transmission de transgènes associée à des travaux d'hybridation *in situ* (coloration spécifique de l'ADN étranger visible sur des chromosomes en plaques métaphasiques) ont, parmi les premiers, prouvé la réelle intégration physique de l'ADN étranger.

Le rendement moyen de la microinjection est aujourd'hui de l'ordre de 10 % si l'on tient compte du nombre de descendants transgéniques après le croisement de la première génération transgénique obtenue par injection avec des animaux standards. Ce taux correspond à l'intégration des gènes nouveaux. Une autre méthode d'introduction de gènes étrangers a été mise au point plus récemment chez la loche : l'électroporation (XIE *et al.*, 1989) qui permet également l'obtention de 10 % d'animaux transgéniques. Des analyses d'embryons par hybridation en dot-blot révèlent que la réplication des gènes étrangers commence immédiatement après l'introduction dans l'oeuf. Par la suite, les résultats d'hybridation en Southern-blot suggèrent un processus dynamique de la réplication des gènes étrangers, de leur dégradation et intégration durant l'embryogénèse.

La reconnaissance, l'isolement, la multiplication et l'insertion de gènes sont maintenant maîtrisés chez plusieurs espèces de poissons dont la carpe. Cependant, l'expression de ces gènes est plus difficile à induire mais des résultats récents sur la carpe commune concluent à la production d'hormone de croissance significativement supérieure chez des poissons ayant intégré le gène de l'hormone de croissance de mammifère ou de salmonidé (ZHANG *et al.*, 1990 ; CAVARI *et al.*, 1992 ; ZHU, 1992). Dans ce dernier travail, la croissance d'une fraction de 10 à 25 % du total des sujets traités a été améliorée dans une proportion pouvant aller jusqu'à 4 fois. Certaines carpes transgéniques présentent une modification de leur morphologie avec un rapport hauteur/longueur du corps notablement augmenté. Le gène introduit a été transmis à la seconde génération qui a exprimé une croissance améliorée. La croissance des individus F2 transgéniques n'est pas inhibée après hypophysectomie, indiquant ainsi que le gène de l'hormone de croissance exogène s'exprime dans d'autres tissus que l'hypophyse.

Actuellement, l'un des problèmes de la transgénèse réside dans l'absence de contrôle à la fois du site d'intégration du gène étranger dans les chromosomes mais surtout de son expression. En effet chez la carpe, quelques individus transgéniques (gène de l'hormone de croissance) ont présenté une croissance parfois ralentie par rapport aux témoins. Des phénomènes délétères pourraient être associés à l'environnement du site d'intégration de l'ADN étranger dans le chromosome hôte (insertion dans un gène de «house-keeping» ou gène à fonction vitale, surexpression d'un gène induisant des inhibitions,...). Le ciblage de l'intégration des gènes étrangers dans des régions fonctionnelles des chromosomes du poisson hôte pourra être envisagé à moyen terme suite aux succès obtenus avec les techniques de recombinaisons homologues pratiquées sur cellules embryonnaires en culture. Ces essais sont opérés en additionnant au

transgène des séquences homologues (régions flanquantes de gènes connus fonctionnels, séquences répétitives d'ADN) qui reconnaissent un gène « natif » précis et s'y substituent.

Une fois l'intérêt de ces techniques de transgénèse éprouvé, la constitution de lignées transgéniques à des fins commerciales nécessitera de très nombreuses précautions, notamment l'étude préalable de l'impact éventuel de ces animaux sur les populations naturelles.

CONCLUSION

La carpe commune, avec quelques Salmonidés, est vraisemblablement l'une des espèces de poissons sur laquelle le plus grand nombre de travaux scientifiques concernant la génétique ont été publiés.

Si la génétique biochimique des populations de carpes n'a que rarement donné lieu à des études exhaustives comparables à celles effectuées chez les Salmonidés, elle permet cependant de définir le niveau de variabilité génétique de toute population domestique ou sauvage et de caractériser des stocks. Les conclusions de ces travaux d'identification génétique de souches permettent de conseiller utilement les éleveurs sur la gestion génétique de leurs cheptels.

Lorsque l'on compare entre elles différentes souches de carpe, on constate une très grande variabilité génétique inter-souches pour la plupart des caractères d'intérêt zootechnique : vitesse de croissance, conformation, caractères de ponte, rusticité. Cette variabilité peut être mise à profit, en premier lieu, afin de choisir la meilleure souche en fonction des objectifs de production. Elle peut aussi être valorisée par l'élevage de produits croisés bénéficiant des avantages de chacune des souches parentales et d'une vigueur hybride, comme ce fut le cas pour l'amélioration de la vitesse de croissance. Rappelons toutefois que cette vigueur hybride fait rarement appel à des mécanismes de surdominance mais plutôt de dominance simple. En effet, la performance du produit croisé est souvent supérieure à la moyenne de la performance des souches parentales, mais rarement à la meilleure des deux....

L'expression d'un grand nombre de caractères est gouvernée par quelques gènes. La couleur de la peau, le mode d'écaillage sont par exemple des critères pouvant permettre de différencier par marquage un produit commercial ou d'améliorer significativement la compétitivité des élevages. A ce titre, l'éradication du gène N léthal à l'état homozygote et responsable du phénotype « cuir » à l'état hétérozygote, doit être vivement incitée afin de disposer en élevage de sujets dont les performances ne sont pas diminuées par la présence de ce gène muté aux nombreux effets pléiotropiques négatifs.

En pratique, la sélection ne semble actuellement efficace que pour adapter la conformation des animaux et améliorer la résistance génétique à certains virus, bactéries ou parasites.

Comme chez les Salmonidés, la production en grossissement de populations monosexes femelles diploïdes fertiles ou triploïdes stériles semble présenter un intérêt certain. L'amélioration du rendement d'éviscération et de la vitesse de croissance par l'élevage de sujets immatures, ainsi que la suppression du risque d'infection des ovules non expulsés, devraient inciter les éleveurs à constituer des populations monosexes stériles.

L'éleveur de carpe commune dispose d'un éventail de techniques performantes pour améliorer les caractéristiques génétiques des souches d'élevage. Cependant, et malgré leur intérêt, il est à regretter que leur transfert auprès des aquaculteurs ne se soit pas encore concrétisé, peut-être parce que les marchés traditionnels en Europe ne justifient pas encore une amélioration quantitative et qualitative des produits proposés aux consommateurs. Nous sommes heureusement loin des conditions de crise qui avaient provoqué un précédent engouement pour l'élevage de la carpe en France après la première guerre mondiale, relatées par GALLOIS en 1930 dans le Bulletin Français de Pisciculture de l'époque...

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur Michel DORSON pour sa relecture critique du manuscrit et ses précieux conseils, ainsi que Mademoiselle Isabelle GOUJON qui en a assuré la frappe.

BIBLIOGRAPHIE

- ANKORION Y., MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1992. Bidirectional mass selection for body shape in common carp. *Genet. Sel. Evol.*, 24, 43-52.
- BABOCHKINE Y.P., 1987. La sélection d'une carpe résistant à l'hiver in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol I, 447-454, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- BAKOS J., KRASNAI Z., MARIAN T., 1978. Crossbreeding experiments with Carp, Tench and Asian phytophagous Cyprinids. *Aqu. Hung.*, 51-57.
- BAKOS J., 1987. Selective breeding and intraspecific hybridization of warm water fishes in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol I, 303-311, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- BAKOS J., 1990. Productivity improvement of common carp by hybridization of different landraces. Abst. Symposium on Carp Genetics. SZARVAS.
- BUTH D.G., 1983. Duplicate Isozyme Loci in Fishes : Origins, Distribution, Phyletic Consequences and Locus Nomenclature. *Isozymes : Current Topics in Biological and Medical Research. Vol 10 : Genetics and Evolution*. 381-400.
- CATAUDELLA S., SOLA L., CORTI M., ARCANGELI R., LA ROSA G., MATTOCCIA M., COBOLLI-SBORDONI M., SBORDONI V., 1987. Cytogenetic, genic and morphometric characterization of groups of common carp, *Cyprinus carpio* in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol I, 113-130, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- CAVARI B., FUNKENSTEIN B., MOAV B., HONG Y., SCHARTL M., 1992. All fish gene constructs for growth hormone gene transfer in fish. 2nd International Symposium of Fish Endocrinology. St Malo, France. 1-4 june 1992. Page 247.
- CHARLON N., 1990. Automatisation de l'élevage larvaire en eau douce. *Aqua-Revue*, 33, 19-24.
- CHERFAS N.B., 1975. Investigation of radiation-induced diploid gynogenesis in the carp (*Cyprinus carpio* L.) I. Experiments on obtaining the diploid gynogenesis in mass quantities. *Genetika*, 78-86.
- CHERFAS N.B., HULATA G., KOZINSKY O., 1993. Induced diploid gynogenesis and polyploidy in ornamental (koi) carp, *Cyprinus carpio* L. 2. Timing of heat shock during the first cleavage. *Aquaculture*, 111, 281-290.
- CHEVASSUS B., 1983. Hybridization in Fish. *Aquaculture*, 33, 245-262.
- CHEVASSUS B., 1987. Caractéristiques et performances des lignées uniparentales et des polypléides chez les poissons d'eau froide in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol II, 145-161, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- CHEVASSUS B., 1989. Aspects génétiques de la constitution de populations d'élevage destinées au repeuplement. *Bull. Fr. Pisc.*, 314, 146-168.
- CHOURROUT D., 1982a. Gynogenesis caused by ultraviolet irradiation of Salmonid sperm. *J. Exp. Zool.*, 223, 175-181.
- CHOURROUT D., 1982b. Tetraploidy induced by heat shocks in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 22, 569-574.

- CHOURROUT D., QUILLET E., 1982. Induced gynogenesis in trout : sex and survival of progenies. Production of all-triploid populations. *Theor. Appl. Genet.*, **63**, 201-205.
- CHOURROUT D., 1987. Genetic manipulations in fish : review of methods in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol II, 111-126, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- CORTI M., THORPE R.S., SOLA L., SBORDONI V., CATAUDELLA S., 1988. Multivariate morphometrics in aquaculture : a case study of six stocks of the common carp (*Cyprinus carpio*) from Italy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1548-1554.
- DISNEY J.E., JOHNSON K.R., BANKS D.K., THORGAARD G.H., 1988. Maintenance of foreign gene expression and independant chromosome fragments in adult transgenic rainbow trout and their offspring. *J. Exper. Zool.*, **248**, 335-344.
- DORSON M., CHEVASSUS B., TORHY C., 1991. Comparative susceptibility of three species of char and of rainbow trout X Char triploid hybrids to several pathogenic salmonid viruses. *Dis. Aquat. Org.*, **11**, 217-224.
- FALCONER D.S., 1974. Introduction à la génétique quantitative. Masson et Cie Publ., Paris. 284p.
- FERRIS S.D., WHITT G.S., 1977. The evolution of duplicate gene expression in the carp (*Cyprinus carpio*). *Experientia*, **33**, 1299-1301.
- GALLOIS M.C., 1930. Un essai de sélection de carpes françaises. *Bull. Français Pisc.*, **23**, 89-99.
- GERVAI J., PETER S., NAGY A., HORVATH L., CSANYI V., 1980. Induced triploidy in carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Biol.*, **17**, 667-671.
- GJEDREM T., 1983. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*, **33**, 51-72.
- GOMELSKY B.I., RECOUBRATSKY A.V., EMELANOVA O.V., PANKRATIEVA E.V., LEKONTZEVA T.I., 1989. Production of diploid gynogenetic progeny in common carp by means of heat shock to developing eggs. *Voprosy Ichthyologii (Moscow)*, **28**, 168-178.
- GOMELSKY B.I., EMELANOVA O.V., RECOUBRATSKY A.V., 1992. Application of the scale cover gene (N) to identification of type of gynogenesis and determination of ploidy in common carp. *Aquaculture*, **106**, 233-237.
- GROSS R., 1991. A comparison of genetic, morphometric, productional and carcass traits of the common carp strains and strains crosses in Estonia. Abstr : Symposium of Fish Genetics. Wuhan, China.
- GUI J.F., JIA J., LIANG C., JIANG Y.G., 1992. Meiotic chromosome behaviour in male triploid transparent coloured crucian carp, *Carassius auratus* L. *J. Fish Biol.*, **41**, 317-326.
- HINES R., WOHLFARTH G.W., MOAV R., HULATA G., 1974. Genetic differences in susceptibility to two diseases among strains of the common carp. *Aquaculture*, **3**, 187-197.
- HOLLEBECQ M.G., CHOURROUT D., WOHLFARTH G.W., BILLARD R., 1986. Diploid gynogenesis induced by heat shocks after activation with UV-irradiated sperm in common carp. *Aquaculture*, **54**, 69-76.
- HOLLEBECQ M.G., CHAMBEYRON F., CHOURROUT D., 1988. Triploid common carp produced by heat shock in Reproduction in fish- Basic and applied aspects in endocrinology and genetics, **44**, 208-212, INRA Publ., Paris.
- HULATA G., MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1974. The relationship of gonad and egg size to weight and age in the European and Chinese races of the common carp *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Biol.*, **2**, 745-758.
- HULATA G., WOHLFARTH G.W., MOAV R., 1985. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp IV : Effects of sexual maturation on growth patterns. *J. Fish. Biol.*, **26**, 95-103.

- IHSSEN P.E., McKAY L.R., McMILLAN, 1990. Ploidy manipulations and gynogenesis in Fishes : Cytogenetic and fisheries applications. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119, 698-717.
- JOHN R., REDDY P.V.G.K., 1987. A note on the *Labeo rohita* (HAM) X *Cyprinus carpio* L. hybrid in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol II, 87-90, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- KIMURA M., CROW J.F., 1963. The measurement of effective population number. *Evolution*, 17, 279-288.
- KIRPICHNIKOV V.S., 1981. Genetic bases of fish selection. Springer Verlag, Berlin, 410 p.
- KIRPICHNIKOV V.S., 1987. Selection and new breeds of pond fishes in the USSR in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Vol II, 449-460, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- KIRPICHNIKOV V.S., ILYASOV Ju.I., SHART L.A., VIKHMAN A.A., GANCHENKO M.V., OSTASHVSKY A.L., SIMONOV V.M., TIKHONOV G.F., TJURIN V.V., 1993. Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio* L.) for resistance to dropsy : principal results and prospects. *Aquaculture*, 111, 7-20.
- KOMEN J., LODDER P.A.J., HUSKENS F., RICHTER C.J.J., HUISMAN E.A., 1989. The effects of oral administration of 17a-methyltestosterone and 17b-estradiol on gonadal development in common carp, *Cyprinus carpio* L. *Aquaculture*, 78, 349-363.
- KOMEN J., 1990. Clones of common carp, *Cyprinus carpio*. New perspectives in fish research. Ph-D thesis (in English, with Dutch summary) Agricultural University. Wageningen. The Netherlands. 169 p.
- KOMEN J., Van den DOBBELSTEEN P.J.M., SLIERENDRECHT W.J., Van MUISWINKEL W.J., 1990. Skin grafting in gynogenetic common carp (*Cyprinus carpio* L.) the development of histocompatible clones. *Transplantation*, 49, 788-793.
- KOMEN J., BONGERS G., RICHTER C.J.J., Van MUISWINKEL W.B., HUISMAN E.A., 1991. Gynogenesis in common carp (*Cyprinus carpio* L.). II. The production of homozygous gynogenetic clones and F1 hybrids. *Aquaculture*, 92, 127-142.
- KOMEN J., WIEGERTJES G.F., van GINNEKEN V.J.T., EDING E.H., RICHTER C.J.J., 1992. Gynogenesis in common carp (*Cyprinus carpio* L.). III. The effects of inbreeding on gonadal development of heterozygous and homozygous gynogenetic offspring. *Aquaculture*, 104, 51-66.
- KOROVIN V.A., MITSKEVICH N.P., 1973. Growth and chemical composition of juvenile carp (*Cyprinus carpio* (L.)) in relation to the quality of the parents and temperature conditions in nursery ponds. *J. Ichtyol.*, 13, 543-549.
- KOWTAL G.V., GUPTA S.D., 1985. A note on the hybrid Mrigal, *Cirrhinus mrigala* (Hamilton) X common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus) (Cyprinidae). *Aquaculture*, 49, 179-183.
- LINHART O., SLECHTOVA V., KVASNICKA P., RAB P., KOURIL J., HAMACKOVA J., 1987. Rates of recombination in LDH B1 and MDH loci phenotypes after «pb» and «m» gynogenesis in carp, *Cyprinus carpio* L. in TIEWS K., Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture. Vol II, 335-345, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- LINHART O., FLAJSHANS M., KVASNICKA P., 1991. Induced triploidy in the common carp (*Cyprinus carpio* L.) : a comparison of two methods. *Aquat. Living Resour.*, 4, 139-145.
- MATSUYAMA H., YANO T., YAMAKAWA T., NAKAO M., 1992. Opsonic effect of the third complement component (C3) of carp (*Cyprinus carpio*) on phagocytosis by neutrophils. *Fish and Shellfish. Immunol.*, 2, 69-78.
- MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1963. Breeding schemes for improvement of edible fish. Prog. Rep., Fish Breeding Assoc. Israel, 44 p.

- MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1968. Genetic improvement of yield in carp. *FAO Fish. Rep. (44)*, 4, 12-29, Rome.
- MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1970. Genetic correlation between seine escapability and growth capacity in carp. *J. Heredity*, 61 (4), 153-157.
- MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1973. Carp breeding in Israel in MOAV J., Agricultural genetics Selected topics, Wiley Publ., New York.
- MOAV R., HULATA G., WOHLFARTH G.W., 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.
- MOAV R., BRODY T., WOHLFARTH G.W., HULATA G., 1976. Applications of electrophoretic genetic markers to fish breeding. I. Advantages and methods. *Aquaculture*, 9, 217-228.
- MOAV R., WOHLFARTH G.W., 1976. Two-way selection for growth rate in the common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Genetics*, 82, 83-101.
- NAGY A., RAJKI K., HORVATH L., CSANYI V., 1978. Investigation on carp, *Cyprinus carpio*, L. gynogenesis. *J. Fish Biol.*, 13, 215-224.
- NAGY A., RAJKI K., BAKOS J., CSANYI V., 1979. Genetic analysis in carp (*Cyprinus carpio*) using gynogenesis. *Heredity*, 43, 35-40.
- NAGY A., BERCSENYI M., CSANYI V., 1981. Sex reversal in carp (*Cyprinus carpio*) by oral administration of methyltestosterone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 725-728.
- NAGY A., CSANYI V., BAKOS J., BERCSENYI M., 1984. Utilization of gynogenesis and sex reversal in commercial carp breeding : growth of the first gynogenetic hybrids. *Aqu. Hung.*, Vol. IV, 7-16.
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1955. A study on the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. I. On the earliest stage at which the shoot carp appears. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21, 73-76, (en japonais avec résumé anglais).
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1956. A study on the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. II. On the effect of particle size and quantity of food. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21, 1022-1024, (en japonais avec résumé anglais).
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1957. A study on 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, (en japonais avec résumé anglais).
- NAKAMURA N., KASAHARA S., 1961. A study on 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 culture density upon the occurrence of shoot carp. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 27, 958-962, (en japonais avec résumé anglais).
- OHNO S., WOLF U., ATKIN N.B., 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Heredity*, 59, 169-187.
- POKORNY J., 1990. Results of rearing and performance testing in imported strains of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Prace VURH VODNANY*, 19, 34-46.
- PURDOM J., 1983. Genetic engineering by the manipulation of chromosomes. *Aquaculture*, 33, 287-300.
- RECOUBRATSKY A.V., 1989. Results of study of UV-induced mutagenesis in common carp. I. Fisheries-biological characteristics of mutagenous offspring of the 1-st and 2-nd generations. *Trudy VNIIPRCH (Moscow)*, 58, 41-48, (en russe avec résumé anglais).
- RECOUBRATSKY A.V., GOMELSKY B.I., EMELANOVA O.V., PANKRATYEVA E.V., 1989. Obtaining triploid and tetraploid carp progeny with heat shock. *Proc. Res. Inst. Pond Fish.*, 58, 54-60, (en russe avec résumé anglais).

- RECOUBRATSKY A.V., GOMELSKY O.V., EMELYANOVA O.V., PANKRATYEVA E.V., 1992. Triploid common carp produced by heat shock with industrial fish-farm technology. *Aquaculture*, **108**, 13-19.
- RICHTER R.F., AMBROSIUS H., 1988. The immune response of carp against dextran. An analysis of the idiotypic heterogeneity. *Develop. Comp. Immunol.*, **12**, 761-772.
- ROMASHOV D.D., GOLOVINSKAYA K.A., BELYEVA V.N., BAKULINA E.D., POKROVSKAYA G.L., CHERFAS N.B., 1960. Diploid radiation gynogenesis in fish. *Biofizika*, **5**, 461-467.
- SAAD A., BILLARD R., 1987. Spermatozoa production and spermiation yield in the carp *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*, **65**, 67-77.
- SAKAI D.K., OKADA H., KOIDE N., TAMIYA Y., 1987. Blood type compatibility of lower vertebrates : phylogenetic diversity in blood transfusion between species. *Develop. Comp. Immunol.*, **11**(1), 101-116.
- SALOMONI C., FIORENTINO M., PALENZONA D.L., 1987. Effect of diet, sham-immunisation and bleeding on the immune response kinetics for two strains of *Cyprinus carpio*. *J. Fish Biol.*, Suppl. A, **31**, 93-99.
- SCHAPERCLAUS W., 1962. Traité de pisciculture en étang. Vigot Frères Edit., Paris, 620 p.
- SHIMMA H., SATO R., 1985. Comparison of proximate composition among the five races of common carp *Cyprinus carpio*. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture*, **7**, 37-43.
- SMISEK J., 1981. The weight-conformation and resistance of carp fry in hybrid lines. *B. VURH VODNANY*, **4**, 12-19.
- STET R.J.M., EGBERTS E., 1991. The histocompatibility system in teleostean fishes : from multiple histocompatibility loci to a major histocompatibility complex. *Fish Shellfish Immunol.*, **1**(1), 1-16.
- SUZUKI R., YAMAGUCHI M., ITO T., TOI J., 1976. Differences in growth and survival in various races of the common carp. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Vol. 26, No. 2*, 59-69. (english summary).
- SUZUKI R., YAMAGUCHI M., ISHIKAWA K., 1977. Differences in growth rate in two races of common carp at various water temperatures. *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.*, **27**, **1**, 21-26.
- SUZUKI R., YAMAGUCHI M., ITO T., TOI J., 1978. Catchability and pulling strength of various races of the common carp caught by angling. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **44** (7), 715-718.
- SUZUKI R., 1979. The culture of common carp in Japan in DILL T.V.R. and W.A., *Advances in Aquaculture*, 161-166, Fishing News Publ.
- SUZUKI R., YAMAGUCHI M., 1980. Meristic and morphometric characters of five races of *Cyprinus carpio*. *Jap. J. Ichth.*, **27**, **3**, 199-206.
- TANIGUCHI N., KIJIMA A., TAMURA T., TAKEGAMI K., YAMASAKI I., 1986. Color, growth and maturation in ploidy manipulated fancy carp. *Aquaculture*, **57**, 321-328.
- TEWARI R., MICHARD-VANHEE C., PERROT E., CHOURROUT D., 1992. Mendelian transmission, structure and expression of transgenes following their injection into the cytoplasm of trout eggs. *Transgenic Research*, **1**, 250-260.
- THIEN T.M., TUAN N.C., TUAN P.A., 1987. L'évaluation d'un certain nombre de races de carpe ordinaire (*Cyprinus carpio* L.) in TIEWS K., *Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture. Vol I*, 397-403, Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei Publ., Berlin.
- THIEN T.M., THANG N.C., 1993. Selection of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in Vietnam. *Aquaculture*, **111**, 301-302.

- TSOY R.M., 1983. Results of use of the induced mutagenesis and gynogenesis in common carp in KIRPICHNIKOV V.S., Biologicheskije Osnovy Rybovodstva : problemy Genetiki i Selekcii, 83-91. NAUKA Publ., Leningrad.
- VALENTA M., 1978. Polymorfni bílkoviny kapra obecného (*Cyprinus carpio* L.) a lina obecného (*Tinca tinca* L.) a možnosti jejich využití v plemenarské práci. (Polymorphic proteins of the carp and tench and the possibilities of their use in breeding). *Zivoc Vyr.*, 23, 11, 797-809.
- WIEGERTJES G.F., YANO T., van MUISWINKEL W.B., 1993a. Estimation of the genetic variation in complement activity of common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Vet. Immunol. Immunopathol.*, 37, 309-319.
- WIEGERTJES G.F., DALY J.G., van MUISWINKEL W.B., 1993b. Disease resistance of carp, *Cyprinus carpio* L. : identification of individual genetic differences by bath challenge with atypical *Aeromonas salmonicida*. *J. Fish Dis.*, 16, 569-576.
- WLODEK J.M., MATLAK O., 1978. Comparative investigations on the growth of Polish and Hungarian carp in Southern Poland in OLAH J. et KRASNAI Z., Increasing the productivity of fishes by selection and hybridization, 154-194, MARIA TURI Edit., Budapest.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., 1971. Genetic investigations and breeding methods of carp in Israel. *Rep. F.A.O./U.N.D.P. (TA)*(2926), 160-185.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., HULATA G., BEILES A., 1975. Genetic variation in seine escapability of the common carp. *Aquaculture*, 5, 375-387.
- WOHLFARTH G.W., 1984. Common carp in Mason I.L., Evolution of domesticated animals, 375-380, LONGMAN Publ., London.
- WOHLFARTH G.W., FENEIS B., VON LUKOWICZ M., HULATA G., 1984. Application of selective breeding of the common carp to European aquaculture. *Eur. Maricult. Soc. Spec. Publ.*, 8, 177-193.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., 1985. Communal testing ; a method of testing the growth of different genetic groups of common carp in earthen ponds. *Aquaculture*, 48, 143-157.
- WOHLFARTH G.W., 1986. Selective breeding of the common carp in BILLARD R. et MARCEL J., Aquaculture of Cyprinids, 195-208, INRA. Publ., Paris.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., HULATA G., 1986. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp. 5. Differential adaptation to manure and artificial feeds. *Theor. Appl. Genet.*, 72, 88-97.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., 1991. Genetic testing of common carp in cages. 1. Communal versus separate testing. *Aquaculture*, 95, 215-223.
- WOHLFARTH G.W., NAGY A., McANDREW B.J., 1991. A mistaken method for correcting potential bias in genetic testing of common carp, *Cyprinus carpio* L., and tilapias, *Oreochromis spp.* *Aquaculture and Fisheries Management*, 22, 309-316.
- WOHLFARTH G.W., 1993. Heterosis for growth rate in common carp. *Aquaculture*, 113, 31-46.
- WOHLFARTH G.W., MOAV R., 1993. Genetic testing of common carp in cages. 2. Influence of variation in initial weight on weight gain. *Aquaculture*, 109, 245-256.
- WU C., YE Y., CHEN R., 1986. Genome manipulation in carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*, 54, 57-61.
- WU C., YE Y., CHEN R., LIU X., 1993. An artificial multiple triploid carp and its biological characteristics. *Aquaculture*, 111, 255-262.
- XIE Y., LIU D., ZOU J., LI G., ZHU Z., 1989. Novel gene transfer in the fertilized eggs of loach via electroporation. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 13, 387-389.

- ZHANG P., HAYAT M., JOYCE C., GONZALEZ-VILLASENOR L.I., LIN C.M., DUNHAM R.A., CHEN T.T., POWERS D.A., 1990. Gene transfer, expression and inheritance of pRSV-rainbow trout-GH cDNA in the common carp, *Cyprinus carpio* (Linnaeus). *Molecular reproduction and development*, 25, 3-13.
- ZHU Z., 1992. Generation of fast growing transgenic fish : methods and mechanisms. In HEW, C. L., FLETCHER, G.L. Transgenic Fish, 92-119, World Scientific, Singapore, New Jersey, London, Hong Kong.