

### Amélioration génétique des poissons : quelles réalisations et quels défis pour demain ?

Marc Vandeputte<sup>1,2</sup>  
Jean-François Baroiller<sup>3</sup>  
Pierrick Haffray<sup>4</sup>  
Edwige Quillet<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Inra  
UR544 Génétique des poissons  
Domaine de Vilvert  
78350 Jouy-en-Josas  
France  
<marc.vandeputte@jouy.inra.fr>  
<edwige.quillet@jouy.inra.fr>

<sup>2</sup> Ifremer  
Chemin de Maguelone  
34250 Palavas-les-Flots  
France

<sup>3</sup> Cirad  
Persyst, aquaculture et gestion  
des ressources aquatiques  
UPR20 Aquaculture et gestion des ressources  
aquatiques  
Campus International de Baillarguet  
TA B-20/A, Bur.A18  
34398 Montpellier cedex 5  
France  
<baroiller@cirad.fr>

<sup>4</sup> Sysaaf  
Section aquacole  
Campus de Beaulieu  
35042 Rennes cedex  
<pierrick.haffray@rennes.inra.fr>

#### Résumé

L'amélioration génétique des poissons, comme pour les autres productions animales, est un élément clé du développement d'élevages performants. Les poissons étant pour la plupart à peine domestiqués, les gains potentiels sont particulièrement importants. Les méthodes actuelles, développées au cours du xx<sup>e</sup> siècle, sont pour certaines classiques chez les animaux de ferme (choix de souches, croisements, sélection) et pour d'autres beaucoup plus originales et spécifiques des organismes aquatiques (monosexage génétique, stérilisation par triploïdisation). La sélection de lignées commerciales n'est effective que depuis le milieu des années 1990, essentiellement sur des objectifs de croissance, avec des résultats parfois spectaculaires. Par ailleurs, la transgénèse, bien que techniquement au point sur la croissance, n'est pas utilisée en pratique, et ne pourra l'être qu'en ciblant de nouveaux phénotypes bénéficiant à tous et hors d'atteinte de la sélection classique. Pour accompagner un développement durable de l'aquaculture, les critères de sélection doivent évoluer vers une amélioration de l'efficacité de la production (efficacité alimentaire, rendements de découpe, résistance aux maladies) et de l'adaptation à de nouveaux contextes (environnements changeants, aliments à base de végétaux). Les progrès de la sélection aquacole dans ce sens, sans négliger le potentiel incontestable des méthodes « classiques », pourront s'appuyer sur les technologies génomiques pour, à court terme, utiliser des pedigrees obtenus par génotypage de marqueurs et, à plus long terme, tirer parti d'une meilleure connaissance des bases génétiques des caractères d'intérêt et exploiter cette information génétique directement dans le processus de sélection (sélection génomique).

**Mots clés :** aquaculture ; amélioration génétique ; génomique ; poisson (animal) ; sélection.

**Thèmes :** amélioration génétique ; pêche et aquaculture ; productions animales ; recherche scientifique et agronomique.

#### Abstract

##### Genetic improvement of fish: Achievements and challenges for tomorrow

Genetic improvement is a major contributing factor in developing efficient aquaculture, as it is in other forms of animal production. Moreover, as most fish species are only slightly domesticated, the potential gains are very large. Many of the current methods, developed during the xxth century, are classically used in livestock rearing (choice of breeds, cross-breeding, selective breeding). Others are much more specific to aquatic organisms (genetic control of sex, sterilization through triploidization). The spread of selected lines in aquaculture has been effective only since the 1990s, with lines selected essentially on growth and producing some impressive results. Transgenesis, although technically feasible on growth rate, is not used in practice and will become of use only through the definition of new phenotypes, beneficial for all and out of reach of classical selection. In order to allow a sustainable development of aquaculture, selection criteria should evolve towards an improvement of production efficiency (feed efficiency, slaughtering yields, disease resistance) and adaptation to new contexts (fluctuating environment, vegetal-based feeds). An improvement of selection in such a direction, in addition to the high potential of "classical" methods, should take advantage of the development of genomic technologies, first to make the best use of molecular pedigrees and in the longer term to improve the knowledge in the genetic and biological bases of traits and to select directly on the genotype (genomic selection).

**Key words:** aquaculture; breeding; fishes; genomics; selection.

**Subjects:** animal productions; fishing and aquaculture; genetic improvement; scientific and agricultural research.

Tirés à part : M. Vandeputte

Dans la plupart des filières de production animale, l'amélioration génétique a été un élément majeur de l'évolution de la productivité des élevages (Havenstein *et al.*, 2003, chez le poulet) et de leur diversification. Chez les poissons, la variation héréditaire des caractères a été étudiée avant même le développement des concepts de la sélection animale (Punnett, 1904 ; Schmidt, 1919), et les premiers essais de sélection ont vu le jour dans les années 1920-1930 chez la carpe<sup>1</sup> (Drouin de Bouville, 1930) et le saumon de fontaine (Embry et Hayford, 1925). Le véritable essor de l'amélioration génétique aquacole date des années 1960-1980, avec les débuts de la sélection commerciale du saumon atlantique en Norvège, de la carpe en URSS, puis la maîtrise du sex-ratio et la stérilisation chez les salmonidés. Cependant, jusqu'aux années 1990, la plupart des poissons produits dans le monde ne provenaient pas encore de lignées sélectionnées (1 % en 1993 (Olesen *et al.*, 2003)). Dans cet article, nous rappelons les grands principes et acquis de l'amélioration génétique des poissons et décrivons les orientations à venir, qu'il s'agisse des caractères à sélectionner ou des nouvelles méthodologies à mettre en œuvre.

## Méthodes qui ont fait leurs preuves

### Sélection de souches, croisement et hybridation interspécifique

Dès les débuts de la pisciculture moderne, suite à la découverte de la fécondation artificielle en 1841, on s'interroge sur la possibilité qu'existent pour une même espèce de poisson différentes « races », dont certaines pourraient avoir un meilleur potentiel pour l'élevage (Francis, 1863). Une forte variabilité entre populations naturelles pour l'aptitude à l'élevage a effectivement été démontrée chez le saumon et le tilapia (Gunnes et Gjedrem, 1978 ; Bentsen *et al.*, 1998). Chez la carpe, de nombreuses

souches, combinant origines géographiques et sélection empirique, ont des performances très différentes (Vandeputte, 2009). Leur croisement peut parfois générer un hétérosis (vigueur hybride) significatif (Hulata, 1995). L'hétérosis reste le plus souvent limité chez les autres espèces. La fécondation externe et la reproduction artificielle permettent également de produire de nombreux hybrides interspécifiques, dont certains restent fertiles. Ils ont des performances généralement intermédiaires entre celles des espèces parentales et, sauf exception, présentent peu d'intérêt en pratique (Chevassus, 1979 ; Hulata, 1995) ou rencontrent des problèmes d'exploitation (reproduction, reconnaissance par le marché (Hulata, 2001)).

### Sélection intrasouche

En choisissant de manière appropriée les individus les plus performants à chaque

génération, il est possible d'améliorer les souches d'élevage pour toute une palette de caractères zootechniques en exploitant la variabilité génétique sous-jacente. Celle-ci est souvent forte chez les poissons, sans doute parce que de nombreuses souches d'élevage ne sont en réalité qu'à quelques générations de l'état sauvage (Duarte *et al.*, 2007). Par ailleurs, du fait de la haute fécondité des poissons, la sélection peut être intense, et, bien gérée (en évitant la consanguinité), elle peut générer des gains élevés, de l'ordre de 10 à 30 % par génération pour la croissance (Chevassus *et al.*, 2004 ; Gjedrem et Thodesen, 2005). Le potentiel de gain par sélection des rendements technologiques et de la qualité des carcasses est également intéressant (Gjerde et Gjedrem, 1984 ; Kause *et al.*, 2002 ; Quillet *et al.*, 2005 ; Kocour *et al.*, 2007). Aujourd'hui, des programmes de sélection pour ces différents caractères sont bien établis chez les salmonidés (*encadré 1*) et les

#### Encadré 1

##### L'amélioration génétique de la truite arc-en-ciel en France

Depuis 1993, les contraintes économiques (taille des entreprises, forte intégration, concurrence) ont conduit cinq producteurs français à investir dans la sélection massale optimisée de type PROSPER (Chevassus *et al.*, 2004) de sept lignées monosexes femelles de truite arc-en-ciel (Haffray *et al.*, 2004). À chaque génération (deux ans), 160 à 180 parents sont croisés pour créer 720 à 820 familles. Le poids à l'abattage est sélectionné par tronçatures successives pour répartir la pression sur l'ensemble du cycle d'élevage et limiter les biomasses en élevage (5 à 10 % de pression de sélection qui sont en fin de cycle). Depuis 1995, deux caractères qualitatifs supplémentaires de mesure non létale ont été introduits pour adapter la teneur en lipides des filets en utilisant une mesure indirecte par micro-ondes (Fat-Meter) et améliorer le rendement à l'éviscération en combinant mesures par échographie et évaluation morphologique externe. La limitation du surcoût, associé à la sélection sur ces nouveaux caractères (+30 à 50 % de candidats), a été possible grâce à la réduction des effectifs de femelles des noyaux sélectionnés (150-200), dont la ponte a été induite par voie hormonale (GnRH). À partir de 1998, une reproduction généalogique optimisant les contributions parentales et limitant les apparentements a été introduite par l'assignation de parenté par microsatellites de 400 à 600 candidats par génération. En 2000, les investissements ont été sécurisés par congélation des semences. Depuis 2004, les candidats sélectionnés de façon massale (croissance et qualité externe) sont indexés sur la valeur génétique BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction*) familiale de rendement à l'éviscération d'apparentés (1 500 à 2 000) dérivés et découpés en abattoir. Cette innovation, qui limite le nombre de candidats et d'apparentés à génotyper à un minimum économiquement utile (4 000 à 5 000 par lignée et par génération), a impliqué l'informatisation de la saisie et de la gestion des données de performance et de généalogie ainsi que l'utilisation de logiciels de traitement génétique adaptés. Ces lignées sélectionnées représentent aujourd'hui 30 % du marché mondial des œufs de truite embryonnés, et sur le marché français, environ 20 % sont élevées sous forme triploïde, quand les animaux sont destinés au filetage.

<sup>1</sup> Le lecteur trouvera à l'Annexe 1 le nom latin des espèces mentionnées dans cet article.

tilapias. Ils se mettent en place pour les carpes, le panga et les poissons marins (bar, daurade, turbot, barramundi, ombrières), mais restent inexistantes chez certaines espèces importantes comme le milkfish ou la brème chinoise (Hulata, 2001). Une des difficultés pour l'adhésion des producteurs est la forte variabilité interannuelle de croissance observée du fait des variations climatiques (les poissons étant des animaux à sang-froid), qui peut masquer des gains génétiques conséquents (Bolivar et Newkirk, 2002) et limiter le bénéfice perçu par les éleveurs.

## Contrôle génétique du sexe

Chez les poissons, contrôler le sexe des cheptels d'élevage peut permettre d'exploiter un dimorphisme sexuel de croissance, d'augmenter la production d'œufs (caviar) ou de retarder les effets négatifs de la maturation (diminution de la croissance, de la qualité de la chair et de la réponse immunitaire, reproduction incontrôlée). Les chromosomes sexuels sont en général difficilement identifiables, mais de nombreuses espèces ont un déterminisme de type mammalien (mâle XY, femelle XX – salmonidés, tilapia du Nil, carpe) ou aviaire (mâle ZZ, femelle ZW – tilapia bleu, turbot). En combinant gynogénèse, androgénèse et inversion sexuelle hormonale, on peut obtenir divers types de géniteurs homogamétiques (néomâles XX de truite, supermâles YY de tilapia) qui, croisés avec l'autre sexe, donneront les populations monosexes recherchées (femelle pour la truite, mâle pour le tilapia).

Cependant, le déterminisme du sexe chez les poissons s'avère souvent plus complexe qu'une simple homogamétie mâle ou femelle. Chez les tilapias, des facteurs génétiques mineurs et la température peuvent fortement influencer le sex-ratio (Baroiller *et al.*, 1995 ; Cnaani *et al.*, 2008). On retrouve des facteurs génétiques mineurs masculinisants chez la carpe et la truite (Komen *et al.*, 1992 ; Quillet *et al.*, 2002). Enfin, chez le bar, le déterminisme génétique du sexe semble même polyfactoriel (Vandeputte *et al.*, 2007), et là encore fortement modulé par la température (Saillant *et al.*, 2002). Des marqueurs génétiques liés à ces différents facteurs faciliteront une meilleure compréhension du déterminisme du sexe chez les poissons pour permettre un contrôle plus efficace, en particulier par l'utilisation des facteurs de l'environnement (Baroiller et D'Cotta, 2001) qui

constitue une piste originale et prometteuse pour éviter l'emploi d'hormones.

## Stérilisation par triploïdisation

La reproduction est souvent associée à des mortalités, une réduction de la croissance et de la qualité de la chair. Retarder ou, mieux, inhiber la maturation sexuelle est donc un enjeu majeur dans la plupart des espèces. La plasticité biologique des poissons a permis le développement de méthodes de stérilisation par polypléidisation, inspirées des pratiques de la génétique végétale. On sait depuis longtemps (Swarup, 1959, travaux sur l'épinoche) que les triploïdes (individus porteurs d'un stock chromosomique surnuméraire) sont viables chez les poissons et existent à l'état naturel dans des espèces normalement diploïdes (Thorgaard et Gall, 1979 chez la truite ; Chatain et Chavanne, 2009, chez le bar). Des interventions simples (chocs de température ou de pression peu après la fécondation) permettent de les produire en masse chez pratiquement toutes les espèces (Felip *et al.*, 2001). Ils sont stériles, notamment les femelles qui se comportent comme d'éternelles immatures alors qu'une maturation sexuelle partielle subsiste chez les mâles (Benfey, 1999). Chez la truite, la triploïdie est exploitée en association avec les techniques de monosexage (Breton *et al.*, 1996) pour produire des animaux de grande taille destinés au fumage. Son utilisation est maintenant de plus en plus évoquée pour limiter les pollutions génétiques liées à l'échappement des poissons d'élevage.

## Transgénèse : un développement en suspens

Alors que la transgénèse a été mise au point, il y a plus de 20 ans chez les poissons (Zhu *et al.*, 1985 ; Chourrou *et al.*, 1986), aucun transgénique destiné à la consommation humaine n'a été mis sur le marché à ce jour (2009). Les transgènes ayant produit un phénotype « agronomique » notable sont uniquement des gènes d'hormone de croissance (GH). En créant des lignées transgéniques à partir d'animaux sauvages, on peut, en effet,

obtenir des gains de croissance spectaculaires (poids au même âge 10 à 25 fois supérieur chez le saumon coho (Devlin *et al.*, 1994 ; Sundström *et al.*, 2007) jusqu'à 36 fois chez la loche de vase (Nam *et al.*, 2001). En revanche, en partant de souches domestiquées, les gains sont faibles chez la truite (Devlin *et al.*, 2001) comme chez la carpe (Vandeputte, 2009), ce qui pose la question de l'utilité de la transgénèse sur la croissance pour les populations d'élevage. Une autre question majeure est la crainte d'un effet sur les populations naturelles, théorisée sous l'appellation de « gène de Troie » : dans les cas où le transgène procure un avantage reproductif, mais des descendances de viabilité moindre, une population naturelle contaminée pourrait sous certaines conditions entrer dans une spirale d'extinction (Muir et Howard, 1999). Diverses études en milieu naturel simulé montrent une forte inadaptation des transgéniques GH, en particulier une sensibilité accrue à la prédation (Sundström *et al.*, 2004). Le troisième frein majeur à l'utilisation de ces technologies reste leur rejet par les consommateurs, qui y voient une source de risque injuste, potentiellement différé et catastrophique (syndrome de la « vache folle »), alors que les bénéfices sont loin d'être évidents à leur niveau. Pour que son utilisation en amélioration génétique à visée de production alimentaire puisse être (ré)envisagée sereinement, la transgénèse devra d'abord cibler de nouveaux caractères, dont le bénéfice pour le consommateur sera patent et les risques clairement identifiés et maîtrisés.

## Défis pour demain

### Préserver les ressources génétiques sauvages

Pour l'aquaculture, les ressources génétiques sauvages représentent un vaste réservoir de variabilité génétique susceptible de permettre la recherche de nouveaux gènes d'intérêt. Cependant, le développement de l'aquaculture s'accompagne inévitablement de la fuite dans la nature de poissons échappés d'élevage. Sur les côtes norvégiennes, on pêche ainsi autant de saumons échappés que de sauvages (Bentsen et Thodesen, 2008). Cependant, leur contribution reproductive est estimée à 7 % seulement du fait de leur moindre adaptation.

Les poissons issus de parents domestiqués auraient une croissance plus rapide et un comportement plus compétitif, mais aussi une survie moindre à tous les stades de leur vie (McGinnity *et al.*, 2003). Une controverse non résolue persiste sur les effets des échappés, entre élimination par la sélection naturelle et abâtardissement des populations sauvages. Avant le temps, sans doute lointain, où les poissons d'élevage ne seront plus capables de se reproduire dans le milieu naturel, il faut envisager de protéger les populations sauvages, en utilisant si possible des souches locales, en conservant une certaine diversité génétique dans les populations d'élevage et/ou en élevant des animaux stériles, la méthode actuellement la plus fiable pour cela étant l'utilisation de poissons triploïdes de préférence femelles.

## Nouveaux caractères

L'amélioration génétique piscicole a jusqu'à présent eu comme objectif essentiel l'amélioration de la croissance. Dans un monde où la demande alimentaire croît, alors que les ressources en terres et en énergie fossile sont limitées et que les impacts globaux des activités sur les écosystèmes doivent être pris en compte, une amélioration de l'efficacité globale de la production (moins d'intrants, moins de rejets) devient indispensable, et les objectifs de sélection doivent donc évoluer.

### Améliorer la productivité sans augmenter les intrants

Trois axes complémentaires alimentent cet objectif :

– l'amélioration de l'efficacité alimentaire, en particulier avec des aliments d'origine végétale, la disponibilité en huiles et farines de poissons étant limitée (Naylor *et al.*, 2000). Selon les études, la sélection sur la croissance peut améliorer ou non l'efficacité alimentaire (Thodesen *et al.*, 1999 ; Mambrini *et al.*, 2004 ; Kause *et al.*, 2006b), dont la sélection directe est rendue délicate par la difficulté à mesurer l'ingestion individuelle des poissons. De nouvelles méthodes utilisant des aliments marqués (Kause *et al.*, 2006a) et des critères indirects liés au jeûne (Grima *et al.*, 2008) sont en cours d'évaluation ;

– l'amélioration des rendements de transformation, permettant de réduire les déchets produits et d'augmenter la part de chair consommable sans modifier l'alimentation. Le développement de prédictors externes utilisables sur poisson

vivant devrait permettre d'améliorer grandement son efficacité et est en cours chez plusieurs espèces (Kocour *et al.*, 2007 ; Kause *et al.*, 2007) ;

– l'amélioration de la résistance aux maladies peut permettre, d'une part, de limiter l'utilisation (et les rejets) de produits de traitement et, d'autre part, d'améliorer l'efficacité alimentaire globale (un poisson mort a été nourri pour rien). Le potentiel de sélection est bon, avec des héritabilités souvent comprises entre 0,30 et 0,50 (Quillet *et al.*, 2007). Les travaux dans ce domaine se multiplient, mais la mise en œuvre pratique est difficile, *a fortiori* pour sélectionner une résistance simultanée à plusieurs pathogènes.

La diversification des objectifs de sélection impose aussi de connaître et gérer les effets des corrélations génétiques éventuelles entre caractères. Par exemple, la corrélation génétique négative entre croissance et résistance à la SHV peut rendre plus difficile la sélection conjointe de ces deux caractères (Henryon *et al.*, 2002).

### Adapter les poissons à un monde changeant

Les systèmes de production aquacole devront conquérir de nouveaux territoires (milieux plus salins ou à forte productivité primaire). En outre, il sera sans doute plus difficile de prévoir et maîtriser des paramètres clés de productivité, même en un lieu donné. Ainsi, du fait du changement climatique, on peut anticiper de plus fortes fluctuations thermiques, associées à des variations de la qualité de l'eau et de la répartition des agents pathogènes. Comme nous l'avons vu, il faudra incorporer de plus en plus d'huiles et de protéines végétales dans les aliments d'espèces carnivores, la concurrence prévisible sur l'usage de ces ressources (alimentation humaine, animale et biocarburants) imposant de plus une grande irrégularité d'approvisionnement et donc des changements permanents de composition des aliments.

Si la tolérance aux températures (Jackson *et al.*, 1998) ou salinités (Streelman et Kocher, 2002) extrêmes ou l'aptitude à utiliser certains produits végétaux (Pierce *et al.*, 2008) ont clairement des bases génétiques, on peut anticiper que l'objectif ne sera plus d'optimiser les performances dans un milieu donné, mais d'identifier les génotypes dont les performances sont maintenues à travers une succession d'environnements variés. Le niveau des interactions génotype-milieu est alors

déterminant : les souches les plus performantes dans un contexte le restent-elles si le milieu change ? La réponse est débattue pour l'utilisation des aliments d'origine animale ou végétale, certaines études concluant à l'existence d'interactions significatives (Pierce *et al.*, 2008 ; Dupont-Nivet, comm. pers. et d'autres non (Palti *et al.*, 2006), ce qui illustre la complexité des questions posées.

La « programmation » de l'organisme par exposition à des conditions particulières pendant les phases précoces est une approche complémentaire possible (un élevage en régime thermique fluctuant augmente, par exemple, la tolérance aux températures élevées [Schaeffer et Ryan, 2006]), la réponse à la programmation pouvant elle-même avoir une base génétique. Les possibilités d'exploration et de progrès potentiel sont donc multiples. Un des enjeux sera de choisir les scénarios et les phénotypes les plus pertinents sur lesquels concentrer les efforts d'analyse génétique, puis de sélection.

### Vers une réelle domestication

À l'exception du tilapia, des carpes, du carassin et de la truite arc-en-ciel, la majorité des espèces de poissons d'élevage n'est aujourd'hui qu'à quelques générations de l'état sauvage (Duarte *et al.*, 2007). Particulièrement, pour celles qui font l'objet d'élevages artificialisés (reproduction artificielle, alimentation exogène, fortes densités d'élevage), il est légitime de penser que certains caractères utiles dans le milieu naturel (comportements reproducteur et territorial, fuite devant les prédateurs, capacité à supporter le jeûne, etc.) sont plus un fardeau qu'un avantage en élevage. De fait, un certain nombre de ces caractères semblent modifiés rapidement au cours du processus de domestication soit phénotypiquement, soit génétiquement (Gross, 1998). L'existence de variabilité génétique exploitable pour certains de ces caractères permettrait d'accélérer la domestication, en favorisant les caractéristiques favorables à l'élevage (Vandeputte et Launey, 2004) tout en essayant d'éviter les impacts négatifs d'une sélection orientée exclusivement sur la productivité. Cependant, la mise en œuvre d'une telle démarche réclame une connaissance précise de la base génétique de caractères souvent difficiles à mesurer (reproduction, comportement, tolérance au stress), dont la description chez les poissons n'en est encore qu'à ses prémises (Fontaine *et al.*, 2009).

## Nouvelles méthodes à développer

### Assignation de parenté par marqueurs en sélection

Les poissons étant trop petits pour pouvoir être marqués dès l'éclosion, les pionniers de la sélection aquacole ont soit travaillé avec des méthodes ne requérant pas l'usage de la généalogie (sélection individuelle), soit utilisé l'élevage séparé des familles jusqu'à une taille où les poissons peuvent être marqués (10-50 g). La possibilité, démontrée à l'échelle expérimentale dès 1995 (Herbinger, 1995), d'élever les animaux de familles différentes en un seul lot et de retrouver les parents *a posteriori* par génotypage de marqueurs génétiques (microsatellites) a été une véritable révolution dans la manière d'envisager la sélection aquacole. En effet, l'élevage séparé des familles a pour inconvénients majeurs des coûts d'investissement importants (200 à 400 bassins pour conduire un programme de sélection), une contrainte sur les plans de croisement utilisables (le nombre de familles étant limité au nombre de bassins disponibles) et, surtout chez les espèces ayant des phases larvaires délicates (poissons marins), le risque de confondre des effets « bassin » avec la valeur génétique des familles élevées dans ces bassins. La faisabilité de l'assignation de parenté par génotypage à l'échelle de la production est démontrée au moins chez le saumon, la carpe, la truite et le bar (Vandeputte *et al.*, 2004 ; Haffray *et al.*, 2004 ; Norris et Cunningham, 2004 ; Dupont-Nivet *et al.*, 2008). Les inconvénients potentiels de cette méthode sont une maîtrise imparfaite des effectifs par famille, le risque de persistance d'effets maternels non génétiques et d'amplification des écarts entre familles par des phénomènes de compétition. Ces différents aspects sont en cours d'étude pour permettre l'optimisation d'un nouveau type de programmes de sélection beaucoup plus souples que les programmes basés sur des structures d'élevage séparé.

### Intégrer les apports de la génomique

Depuis l'obtention de la séquence complète du génome humain, la génomique tant structurale (structure, organisation et évolution des génomes) que fonctionnelle (expression et fonction des gènes à l'échelle des génomes) a connu un essor considérable chez la plupart des organis-

mes vivants, y compris aquatiques, avec de nombreuses applications en cours ou attendues (Liu, 2007).

En ce qui concerne les poissons, des séquences complètes du génome sont déjà disponibles chez trois espèces modèles, le fugu, le tétraodon et le médaka, et bientôt chez le poisson zèbre et l'épinoche. La première espèce d'intérêt économique séquencée sera le tilapia du Nil, fin 2009, probablement suivie par le saumon, dont le séquençage présente, cependant, des difficultés techniques particulières (Quinn *et al.*, 2008). D'importantes ressources génomiques sont disponibles chez la plupart des espèces aquacoles majeures (<http://www.animalgenome.org/>), en particulier le saumon atlantique et la truite arc-en-ciel (Thorgaard *et al.*, 2002), le bar et la daurade, le poisson-chat et le bar rayé américain, la carpe herbivore, le flet et la sériole du Japon. Pour toutes ces espèces, des marqueurs (microsatellites et SNP, polymorphismes nucléotidiques simples) ont été développés en grand nombre. À partir de ces marqueurs, des cartes de liaison (cartes génétiques), des cartes physiques et parfois des cartes d'hybrides d'irradiation ont été produites. Ces cartes vont notamment permettre de localiser des QTL (locus à effet quantitatif – cf. paragraphe suivant), voire d'identifier les gènes à l'origine des phénotypes d'intérêt et de leur variation. Par ailleurs, les technologies de puces à ADN ou de PCR en temps réel permettent d'analyser l'expression (et sa modulation par différents facteurs biologiques ou environnementaux) de plusieurs dizaines de milliers de gènes simultanément dans une cellule, un tissu, un organe ou même un individu. L'étude de ces variations d'expression de gènes permet de beaucoup mieux décrire les bases des phénotypes. Par exemple, elle a permis de montrer que la sélection génétique et l'aliment agissent de façon différente sur le métabolisme hépatique pour conduire à un même niveau de lipides chez la truite (Kolditz *et al.*, 2008). L'existence de lignées clonales homozygotes dans certaines espèces de poissons (Komen et Thorgaard, 2007 ; Quillet *et al.*, 2007) est un atout pour ce type d'approches. Ces analyses permettent d'identifier des gènes (marqueur fonctionnel) ou des réseaux de gènes liés à des caractères d'intérêt ou encore de définir des patrons d'expression spécifiquement associés à certains états physiologiques ou pathologiques (Peatman et Liu, 2007 ; Rise *et al.*, 2007). Les retombées attendues de ces approches en matière de sélection sont,

d'une part, l'identification plus facile des gènes et des mutations causales responsables des phénotypes aux caractères d'intérêt, d'autre part, *via* une meilleure connaissance des fonctions impliquées, la mise au point de phénotypes intermédiaires corrélés au caractère d'intérêt mais plus faciles à mesurer et/ou à sélectionner.

### Sélectionner sur le génotype

La sélection classique exploite les performances (phénotype) des candidats à la sélection ou de leurs apparentés. Les progrès de la biologie moléculaire permettent désormais d'avoir accès à des informations génétiques (génotype), également exploitables en sélection.

Les principales avancées dans ce domaine concernent la détection de QTL, ayant une contribution notable à la variabilité d'un caractère. Ils sont identifiés à l'aide de marqueurs génétiques (souvent des microsatellites) qui jouent le rôle de balises le long du génome (Le Roy et Elsen, 2000). Les candidats à la sélection peuvent ensuite être triés à la fois sur leur phénotype par le caractère et sur leur génotype par les marqueurs associés au QTL : on parle de sélection assistée par marqueurs (SAM). Les gains théoriques apportés par la SAM sont élevés pour les caractères peu héréditaires ou difficiles à mesurer, mais son usage est généralement limité par une densité insuffisante en marqueurs, qui impose de revalider les associations marqueur-phénotype dans chaque famille. L'identification du gène et de la mutation causale responsable du QTL peut lever cette contrainte mais n'a abouti que dans un nombre limité d'exemples. Alors que des centaines d'études ont été consacrées à la détection de QTL dans les espèces d'élevage terrestres (une vingtaine seulement chez les poissons (Liu, 2007 ; Lee et Kocher, 2007), la SAM n'est aujourd'hui mise en œuvre que chez les bovins laitiers et le porc (Sellner *et al.*, 2007).

Le séquençage des génomes devrait révolutionner ces approches. L'analyse simultanée de centaines de milliers de marqueurs de type SNP permettra d'établir les associations phénotype-génotype aux marqueurs pour de nombreux caractères à la fois et directement à l'échelle de la population. La valeur génétique d'un individu pourrait alors être estimée à partir de son seul génotype aux marqueurs dans un processus de sélection « génomique » (Sellner *et al.*, 2007).

Chez les poissons, aucune de ces approches n'est envisageable à court terme, le

principal point de blocage étant la connaissance insuffisante des génomes (Cossins et Crawford, 2005 ; Crollius et Weissenbach, 2005). Les travaux en cours dans ce domaine (séquençage génomique d'espèces d'intérêt économique notamment) sont donc aujourd'hui une priorité.

## Conclusion

Comme pour d'autres filières animales, de grands défis se posent aujourd'hui à la pisciculture. D'une part, la limitation des ressources exogènes disponibles, les menaces pesant sur les milieux aquatiques continentaux et côtiers et la nécessité malgré tout d'une croissance soutenue pour pallier l'incapacité programmée de la pêche à augmenter sa production vont nécessiter un accroissement important de l'efficacité des systèmes piscicoles. D'autre part, le changement global risque d'induire des modifications importantes des milieux d'élevage. Contrairement aux espèces terrestres, les poissons sont des animaux à sang froid (donc très influencés par la température du milieu) et très intimement dépendants de leur milieu d'élevage et de ses caractéristiques physicochimiques (oxygène, ions polluants) ou biologiques (pathogènes). Pour relever ce défi du nécessaire développement de la pisciculture, l'amélioration génétique a sans conteste un rôle important à jouer, car elle est porteuse de gains potentiels très importants, en particulier du fait que la domestication de la plupart des espèces est loin d'être achevée. Pour tirer tout le parti de ce potentiel, il faudra élargir le champ d'application des méthodologies « classiques » de sélection et s'approprier rapidement les nouvelles technologies d'analyse et de connaissance des génomes, en développant de nouveaux objectifs de sélection permettant de réellement inscrire dans la durée le développement piscicole. ■

## Références

- Baroiller JF, Chourrou D, Fostier A, Jalabert B. Temperature and sex chromosomes govern sex-ratios of the mouthbrooding Cichlid fish *Oreochromis niloticus*. *J Exp Zool* 1995 ; 273 : 216-23.
- Baroiller JF, D'Cotta H. Environment and sex determination in farmed fish. *Comp Biochem Physiol Part C Toxicol Pharmacol* 2001 ; 130 : 399-409.
- Benfey TJ. The physiology and behavior of triploid fishes. *Res Fish Sci* 1999 ; 7 : 39-67.
- Bentsen HB, Eknath AE, Palada-de-Vera MS, et al. Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel cross experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 1998 ; 160 : 145-73.
- Bentsen HB, Thodesen J. Genetic interactions between farmed and wild fish, with examples from the atlantic salmon case in Norway. In : Gjedrem T, ed. *Selection and breeding programs in aquaculture*. Dordrecht (Pays-Bas) : Springer, 2008.
- Bolivar RB, Newkirk GF. Response to within family selection for body weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model. *Aquaculture* 2002 ; 204 : 371-81.
- Breton B, Quillet E, Jalabert B. Contrôle de la reproduction et du sexe chez les poissons d'élevage. *Inra Prod Anim* 1996 (hors série) : 17-26.
- Chatain B, Chavanne H. La génétique du bar (*Dicentrarchus labrax* L.). *Cah Agric* 2009 ; 18 : 249-55. Doi : 10.1684/agr.2009.0296
- Chevassus B. Hybridization in salmonids: results and perspectives. *Aquaculture* 1979 ; 17 : 113-28.
- Chevassus B, Quillet E, Krieg F, et al. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the 'PROSPER' method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Genet Sel Evol* 2004 ; 36 : 643-61.
- Chourrou D, Guyomard R, Houdebine LM. High efficiency gene transfer in rainbow trout (*Salmo gairdnerii* Rich.) by microinjection into egg cytoplasm. *Aquaculture* 1986 ; 51 : 143-50.
- Cnaani A, Lee BY, Zilberman N, et al. Genetics of sex determination in tilapiine species. *Sex Dev* 2008 ; 2 : 43-54.
- Cossins AR, Crawford DL. Fish as models for environmental genomics. *Nat Rev Genet* 2005 ; 6 : 324-33.
- Crollius HR, Weissenbach J. Fish genomics and biology. *Genome Res* 2005 ; 15 : 1675-82.
- Devlin RH, Biagi CA, Yesaki TY, Smailus DE, Byatt JC. Growth of domesticated transgenic fish. *Nature* 2001 ; 409 : 781-2.
- Devlin RH, Yesaki TY, Biagi C, Donaldson EM. Extraordinary salmon growth. *Nature* 1994 ; 371 : 209-10.
- Drouin de Bouville R. Une réussite carpicole : le croisement Beauvoir n° 1. *B Fr Piscic* 1930 ; 20 : 169-76.
- Duarte CM, Marba N, Holmer M. Rapid domestication of marine species. *Science* 2007 ; 316 : 382-3.
- Dupont-Nivet M, Vandeputte M, Vergnet A, et al. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* 2008 : 81-7.
- Embry GC, Hayford CO. The advantage of rearing brook trout fingerlings from selected breeders. *Trans Am Fish Soc* 1925 ; 55 : 135-48.
- Felip A, Zanuy S, Carrillo M, Piferrer F. Induction of triploidy and gynogenesis in teleost fish with emphasis on marine species. *Genetica* 2001 ; 111 : 175-95.
- Fontaine P, Legendre M, Vandeputte M, Fostier A. Domestication de nouvelles espèces et développement durable de la pisciculture. *Cah Agric* 2009 ; 18 : 119-24. Doi : 10.1684/agr.2009.0293
- Francis F. *Fish culture: a practical guide to the modern system of breeding and rearing fish*. London : Routledge, Warne, and Routledge, 1863.
- Gjedrem T, Thodesen J. Selection. In : Gjedrem T, ed. *Selection and breeding programs in aquaculture*. Dordrecht (Pays-Bas) : Springer, 2005.
- Gjerde B, Gjedrem T. Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture* 1984 ; 36 : 97-110.
- Grima L, Quillet E, Boujard T, Chatain B, Mambrini M. Genetic variability in residual feed intake in rainbow trout clones and testing of indirect selection criteria. *Genet Sel Evol* 2008 ; 40 : 607-24.
- Gross MR. One species with two biologies: atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Can J Fish Aquat Sci* 1998 ; 55 (Suppl. 1) : 131-44.
- Gunnes K, Gjedrem T. Selection experiments with salmon. IV. Growth of atlantic salmon during two years in the sea. *Aquaculture* 1978 ; 15 : 19-33.
- Haffray P, Pincet C, Rault P, Coudurier B. Domestication et amélioration génétique des cheptels piscicoles français dans le cadre du SYSAAF. *Inra Prod Anim* 2004 ; 17 : 243-52.
- Havenstein GB, Ferket PR, Qureshi MA. Growth, livability, and feed conversion of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. *Poult Sci* 2003 ; 82 : 1500-8.
- Henryon M, Jokumsen A, Berg P, et al. Genetic variation for growth rate, feed conversion efficiency, and disease resistance exists within a farmed population of rainbow trout. *Aquaculture* 2002 ; 209 : 59-76.
- Herbinger CM. DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture* 1995 ; 137 : 245-56.
- Hulata G. Genetic manipulations in aquaculture: a review of stock improvement by classical and modern methodologies. *Genetica* 2001 ; 111 : 155-73.
- Hulata G. A review of genetic improvement of the common carp (*Cyprinus carpio* L.) and other cyprinids by crossbreeding, hybridization and selection. *Aquaculture* 1995 ; 129 : 143-55.
- Jackson TR, Ferguson MM, Danzmann RG, et al. Identification of two QTL influencing upper temperature tolerance in three rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) half-sib families. *Heredity* 1998 ; 80 : 143-51.
- Kause A, Paananen T, Ritola O, Koskinen H. Direct and indirect selection of visceral lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program. *J Anim Sci* 2007 ; 85 : 3218-27.
- Kause A, Tobin D, Dobly A, et al. Recording strategies and selection potential of feed intake measured using the X-ray method in rainbow trout. *Genet Sel Evol* 2006 ; 38 : 389-409.

- Kause A, Tobin D, Houlihan DF, *et al.* Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: different genetic potential on alternative diets. *J Anim Sci* 2006 ; 84 : 807-17.
- Kause A, Ritola O, Paananen T, Mantysaari E, Eskelinen U. Coupling body weight and its composition: a quantitative genetic analysis in rainbow trout. *Aquaculture* 2002 ; 211 : 65-79.
- Kocour M, Mauger S, Rodina M, Gela D, Linhart O, Vandeputte M. Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using a molecular pedigree. *Aquaculture* 2007 ; 270 : 43-50.
- Kolditz CL, Paboeuf G, Borthaire M, *et al.* Changes induced by dietary energy intake and divergent selection for muscle fat content in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), assessed by transcriptome and proteome analysis of the liver. *BMC GENOMICS* 2008 ; 9 : 506.
- Komen J, de Boer P, Richter CJJ. Male sex reversal in gynogenetic XX females of common carp (*Cyprinus carpio* L.) by a recessive mutation in a sex-determining gene. *J Hered* 1992 ; 83 : 431-4.
- Komen J, Thorgaard GH. Androgenetic and gynogenetic clones of fish: a review. *Aquaculture* 2007 ; 269 : 150-73.
- Le Roy P, Elsen JM. Principe de l'utilisation des marqueurs génétiques pour la détection de gènes influençant les caractères quantitatifs. *Inra Prod Anim* 2000 (hors série) : 211-5.
- Lee BY, Kocher TD. Comparative genomics and positional cloning. In : Liu ZJ, ed. *Aquaculture genome technologies*. Oxford : Blackwell Publishing, 2007.
- Liu ZJ. Fish genomics and analytical genetic technologies, with examples of their potential applications in management of fish genetic resources. In : Bartley DM, Harvey BJ, Pullin RS, eds. *FAO Fisheries Proceedings*. Volume 5. Rome : FAO, 2007.
- Mambrini M, Medale F, Sanchez MP, *et al.* Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. *J Anim Sci* 2004 ; 82 : 2865-75.
- McGinnity P, Prodhöl P, Ferguson A, *et al.* Fitness reduction and potential extinction of wild populations of atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 2003 ; 270 : 2443-50.
- Muir WM, Howard RD. Possible ecological risks of transgenic organism release when transgenes affect mating success: sexual selection and the Trojan gene hypothesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 1999 ; 96 : 13853-6.
- Nam Y, Noh J, Cho Y, *et al.* Dramatically accelerated growth and extraordinary gigantism of transgenic mud loach *Misgurnus mizolepis*. *Transgenic Res* 2001 ; 10 : 353-62.
- Naylor RL, Goldberg RJ, Primavera JH, *et al.* Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature* 2000 ; 405 : 1017-24.
- Norris AT, Cunningham EP. Estimates of phenotypic and genetic parameters for flesh color traits in farmed atlantic salmon based on multiple trait animal model. *Livest Prod Sci* 2004 ; 89 : 209-22.
- Olesen I, Gjedrem T, Bentsen HB, Gjerde B, Rye M. Breeding programs for sustainable aquaculture. *J Appl Aquacult* 2003 ; 13 : 179-204.
- Palti Y, Silverstein JT, Wieman H, Phillips JG, Barrows FT, Parsons JE. Evaluation of family growth response to fishmeal and gluten-based diets in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 2006 ; 255 : 548-56.
- Peatman E, Liu ZJ. Microarray fundamentals: basic principles and application in aquaculture. In : Liu ZJ, ed. *Aquaculture genome technologies*. Oxford : Blackwell Publishing, 2007.
- Pierce LR, Palti Y, Silverstein JT, Barrows FT, Hallerman EM, Parsons JE. Family growth response to fishmeal and plant-based diets shows genotype x diet interaction in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 2008 ; 278 : 37-42.
- Punnett RC. Merism and sex in 'Spinax niger'. *Biometrika* 1904 ; 3 : 313-62.
- Quillet E, Aubard G, Quéau I. Mutation in a sex-determining gene in rainbow trout: detection and genetic analysis. *J Hered* 2002 ; 93 : 91-9.
- Quillet E, Boudry P, Lapègue S. Variabilité génétique de la réponse aux organismes pathogènes : un outil pour améliorer la santé des mollusques et des poissons d'élevage. *Inra Prod Anim* 2007 ; 20 : 239-52.
- Quillet E, Le Guillou S, Aubin J, Fauconneau B. Two-way selection for muscle lipid content in pan-size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 2005 ; 245 : 49-61.
- Quinn N, Levenkova N, Chow W, *et al.* Assessing the feasibility of GS FLX Pyrosequencing for sequencing the atlantic salmon genome. *BMC Genomics* 2008 ; 9 : 404.
- Rise ML, von Schalburg KR, Cooper GA, Koop BF. Salmonid DNA microarrays and other tools for functional genomics research. In : Liu ZJ, ed. *Aquaculture genome technologies*. Oxford : Blackwell Publishing, 2007.
- Saillant E, Fostier A, Haffray P, Menu B, Thimonier J, Chatain B. Temperature effects and genotype-temperature interactions on sex determination in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *J Exp Zool* 2002 ; 292 : 494-505.
- Schaeffer J, Ryan A. Developmental plasticity in the thermal tolerance of zebrafish *Danio rerio*. *J Fish Biol* 2006 ; 69 : 722-34.
- Schmidt J. Racial studies in fishes. III. Diallel crossings with trout (*Salmo trutta* L.). *J Genet* 1919 ; 9 : 61-7.
- Sellner EM, Kim JW, McClure MC, Taylor KH, Schnabel RD, Taylor JF. Applications of genomic information in livestock. *J Anim Sci* 2007 ; 85 : 3148-58.
- Streelman JT, Kocher TD. Microsatellite variation associated with prolactin expression and growth of salt-challenged tilapia. *Physiol Genomics* 2002 ; 9 : 1-4.
- Sundström LF, Lohmus M, Johnsson JI, Devlin RH. Growth hormone transgenic salmon pay for growth potential with increased predation mortality. *Proc R Soc B Biol Sci* 2004 ; 271 (Suppl. 5) : S350-2.
- Sundström LF, Lohmus M, Tymchuk WE, Devlin RH. Gene-environment interactions influence ecological consequences of transgenic animals. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007 ; 104 : 3889-94.
- Swarup H. Production of triploidy in *Gasterosteus aculeatus*. *J Genet* 1959 ; 56 : 129-42.
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 1999 ; 180 : 237-46.
- Thorgaard GH, Gall GAE. Adult triploids in a rainbow trout family. *Genetics* 1979 ; 93 : 961-73.
- Thorgaard GH, Bailey GS, Williams D, *et al.* Status and opportunities for genomics research with rainbow trout. *Comp Biochem Physiol B* 2002 ; 133 : 609-46.
- Vandeputte M. L'amélioration génétique de la carpe commune (*Cyprinus carpio* L.). *Cah Agric* 2009 ; 18 : 256-61. Doi : 10.1684/agr.2009.0278
- Vandeputte M, Kocour M, Mauger S, *et al.* Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* 2004 ; 235 : 223-36.
- Vandeputte M, Launey S. Quelle gestion génétique de la domestication chez les poissons ? *Inra Prod Anim* 2004 ; 17 : 237-42.
- Vandeputte M, Dupont-Nivet M, Chavanne H, Chatain B. A polygenic hypothesis for sex determination in the European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Genetics* 2007 ; 176 : 1049-57.
- Zhu Z, Li G, He L, Chen S. Novel gene transfer into the fertilized eggs of goldfish (*Carassius auratus* L. 1758). *Z Angew Ichthyol* 1985 ; 1 : 31-4.

**Annexe 1****Dénomination des espèces citées**

<b>Nom vernaculaire</b>	<b>Nom scientifique</b>
Carpe (commune)	<i>Cyprinus carpio</i> L.
Saumon de fontaine	<i>Salvelinus fontinalis</i> Mitchill
Saumon (atlantique)	<i>Salmo salar</i> L.
Tilapia (du Nil)	<i>Oreochromis niloticus</i> L.
Panga	<i>Pangasianodon hypophthalmus</i> Sauvage
Bar	<i>Dicentrarchus labrax</i> L.
Daurade	<i>Sparus aurata</i> L.
Turbot	<i>Psetta maxima</i> L.
Barramundi	<i>Lates calcarifer</i> Bloch
Ombrine (ocellée)	<i>Sciaenops ocellatus</i> L.
Milkfish	<i>Chanos chanos</i> Forsskål
Brème chinoise	<i>Megalobrama amblycephala</i> Yih
Truite (arc-en-ciel)	<i>Oncorhynchus mykiss</i> Walbaum
Tilapia bleu	<i>Oreochromis aureus</i> Steindachner
Epinoche	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.
Saumon coho	<i>Oncorhynchus kisutch</i> Walbaum
Loche de vase	<i>Misgurnus mizolepis</i> Günther
Carassin	<i>Carassius auratus</i> L.
Fugu	<i>Takifugu rubripes</i> Temminck & Schlegel
Tétraodon	<i>Tetraodon nigroviridis</i> Marion de Procé
Médaka	<i>Oryzias latipes</i> Temminck & Schlegel
Poisson zèbre	<i>Danio rerio</i> Hamilton
Poisson-chat	<i>Ictalurus punctatus</i> Rafinesque
Bar rayé américain	<i>Morone saxatilis</i> Walbaum
Carpe herbivore	<i>Ctenopharyngodon idella</i> Valenciennes
Flet du Japon	<i>Paralichthys olivaceus</i> Temminck & Schlegel
Sérieole du Japon	<i>Seriola quinqueradiata</i> Temminck & Schlegel