



## **UNIVERSITE de CAEN/BASSE-NORMANDIE**

U.F.R. : Institut de Biologie Fondamentale et Appliquée

ECOLE DOCTORALE : Chimie-Biologie

THESE

présentée par

**Mr Lionel DÉGREMONT**

et soutenue

le 16 décembre 2003

en vue de l'obtention du

**DOCTORAT de l'UNIVERSITE de CAEN**

Spécialité : Physiologie, Biologie des Organismes, Populations, Interactions

**Etude des bases génétiques de la mortalité estivale et des relations avec la croissance chez les juvéniles de l'huître creuse *Crassostrea gigas*.**

### **MEMBRES du JURY**

Mr Philippe Gouletquer	Directeur de recherche, Ifremer	Directeur de thèse
Mr Jean-François Samain	Directeur de recherche, Ifremer	Rapporteur
Mr Henk van Dijk	Professeur à l'Université de Lille I	Rapporteur
Mr Jean-Marc Lebel	Professeur à l'Université de Caen	Examineur
Mr Michel Mathieu	Professeur à l'Université de Caen	Examineur
Mr Pierre Boudry	Chargé de recherche, Ifremer	Responsable scientifique



## **Remerciements :**

*Tout d'abord, je tiens à remercier André Gérard et Philippe Gouletquer de m'avoir accueilli au sein du Laboratoire de Génétique et Pathologie de la station IFREMER de La Tremblade pendant les trois années de ma thèse. De la même manière, je remercie Philippe Gouletquer et Olivier Le Moine de m'avoir également accueilli au Laboratoire Conchylicole du Poitou-Charentes.*

*Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Michel Mathieu, Professeur à l'Université de Caen, de m'avoir permis d'intégrer le Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines, et d'avoir accepté de faire parti du jury de cette thèse .*

*Je suis très honoré que Monsieur Jean-François Samain, Docteur et coordinateur du programme MOREST à l'Ifremer, et Monsieur Henk van Dijk, Professeur à l'Université de Lille 1, aient accepté d'être rapporteur de cette thèse. Je leur en suis sincèrement reconnaissant.*

*Je voudrais également adresser mes sincères remerciements à Monsieur Jean-Marc Lebel, Professeur à l'Université de Caen, Monsieur Philippe Gouletquer, Docteur et directeur de la thèse, et Monsieur Pierre Boudry, Docteur et responsable scientifique de la thèse, pour leur participation à ce jury de thèse.*

*Je tenais également à remercier Philippe Gouletquer d'avoir été mon directeur de thèse. Pendant ces trois années, il m'a apporté ses conseils éclairés, ses encouragements et la confiance qu'il m'a accordé ont été pour moi une aide et un appui considérables.*

*Plus personnellement, la première personne que je tiens à remercier est un humoriste aguerri originaire d'une région magnifique (vive le NPDC), à savoir mon responsable scientifique Pierre Boudry. Je me rappelle l'avoir rencontré à deux reprises lors de mon stage de DEA. La première à Nantes pour une réunion concernant l'analyse de marqueurs moléculaires de 4 familles (c'était un signe), et la seconde dans son bureau du LGP qui était squatté à l'époque par une colonie de fourmis (aucun rapport avec le reste...). Lors de notre troisième rencontre, j'étais devenu son nouveau « petit » thésard en vue de remplacer son autre « petit » thésard Arnaud qui était sur le point de partir. Lors de ce périple de trois années, il m'a guidé dans la réalisation de mon travail en apportant ses nombreuses idées, et son expérience très impressionnante. Il m'a confié d'importantes responsabilités concernant le programme MOREST, et je lui en suis très reconnaissant. Ainsi, il m'a permis de prendre confiance en moi, de m'affirmer et de travailler en collaboration avec de nombreuses équipes. Merci beaucoup Pierre de ton expérience, ton implication, de tes encouragements et de ta confiance.*

*La seconde personne que je tiens à remercier est un barde « new age » jouant au ping-pong. Tout le monde pensait très justement à la pluie quand il chantait lors des « mises en poches » à Bouin mais personne ne lui en a fait la remarque. Il est toujours à fond à fond (ce n'est pas une répétition involontaire), et il est très susceptible sur son âge. Alors quand je lui ai dit qu'il pouvait être mon père, la vérité l'a cruellement frappé. Cette personne a été élue mister MOREST LCPC 2001, 2002 et 2003, et the winner is Patrick Soletchnik. Lors de la première réunion du COPIM, il avait exposé le gigantisme du plan expérimental avec les innombrables tables et la quantité monstrueuse de poches ostréicoles. Merci Pat de m'avoir éclairé sur de nombreux points concernant les testages sur estran des cheptels, sur les caractérisations précoces des cheptels et d'avoir trouvé ces charmants petits noms pour nos manip (CARES, LIDI, LICON et j'en passe...). Dernier point, fais attention que la sous tâche MOREST ne soit pas trop insignifiante dans le super-mega-giga-etc programme DYNAMOR.*

*Un grand merci aussi à Edouard Bédier pour son aide dans la désignation des plans de croisements et de m'avoir guidé dans le calcul des paramètres génétiques. Il était toujours disposé à répondre à mes nombreuses questions sur les calculs des héritabilités et des fameux et précieux écart-types. De même, un remerciement spécial à lui pour m'avoir initié aux joies de SAS et de m'avoir laissé les 10 tomes du manuel de ce charmant logiciel de stat (PROC GLM, PROC VARCOMP, PROC GENMOD, PROC UNIVARIATE, PROC COR, PROC REG et j'en passe des meilleurs...).*

*Dans le même sens, je souhaite remercier Mathilde Dupont-Nivet de m'avoir accueilli pendant une semaine dans son bureau à Jouy pour analyser sous SAS mes petits fichiers de 60 000 lignes et déterminer les héritabilités de la survie-croissance chez l'huître. J'espère que son modèle préféré, assez connu sous le pseudonyme de 'petit gris' est plus docile en terme de résultats. Enfin, un remerciement spécial à Bruno Ermande pour sa maîtrise de SAS et de ses nombreux modèles. Il a toujours répondu aux dizaines de questions sur l'analyse des données acquises dans le cadre de la thèse, et il a toujours pris le temps de répondre avec précision à toutes mes interrogations.*

*Un immense merci à toutes les personnes de l'équipe génétique qui étaient totalement mobilisées pour les croisements notamment à Sylvie Lapègue, Helen McCombie, Alexandra Leitao, Karine Bouilly, Florence Cornette, Pierre Boudry, Edouard Bédier, Raphaël Brizard, Christophe Ledu, Serge Heurtebise, Pascal Phélipot, Stéphane Bodin, Frédéric Blouin et Nicolas Taris.*

*La création d'une génération demande un travail conséquent dans de nombreuses étapes. Tout d'abord merci à Christophe Ledu puis Florence Cornette d'avoir dorloté les futurs parents. Merci à Pascal*

*Phélipot d'avoir pouponné les larves avec un petit record à battre de 14 jours après la fécondation pour l'obtention de larves pédivéligères à 23 °C. Pour une bonne croissance des larves, il faut du phytoplancton de bonne qualité. Par conséquent, un grand merci à Christophe Ledu et Frédéric Blouin d'avoir bichonné les souches phytoplanctoniques. En micronurserie, les naissains ont été soignés par Serge Heurtebise, toujours dévoué à trouver quelques cm<sup>2</sup> pour les dizaines de lots. Enfin toutes les salles de l'écloserie découvertes par les huitres MOREST sont alimentées en eau de mer par un système de pompes, tuyaux, bassins de décantation, etc... qui demande un entretien permanent et irréprochable. Ce bon déroulement est à mettre à l'actif de Raphaël Brizard, Stéphane Bodin, Pascal Schwerdtle ainsi qu'à Emile Planche. Après un petit séjour de 45 jours à l'écloserie de La Tremblade, tous les naissains étaient transférés par convoi exceptionnel à la nurserie du Laboratoire Conchylicole des Pays de Loire à Bouin pour l'étape de prégrossissement. Ainsi, pendant trois années de suite, Max Nourry a massé, puis porté avec courage au détriment de son dos des tonnes de naissains. Il s'est cassé la tête de savoir comment récupérer des cm<sup>3</sup>, des tamis et a surtout essayé de transformer la nurserie en site de demi-élevage pour la communauté MOREST. Un grand merci également à Mathias, Christian, Joël (si tu veux un bar de ligne, il faut passer commande), Hubert, Jean-Louis et Béatrice. Un grand merci également à Françoise qui s'est chargée pour les mises en poche d'organiser les fameux pique-niques.*

*Un grand merci à toutes les personnes des laboratoires côtiers, notamment Aimé Langlade, Jean-Pierre Joly, Edouard Bédier, Patrick Soletchnik et Michel Ropert, pour leur grande implication au bon déroulement lors des mises en poche, pour la gestion des cheptels sur les sites ateliers et enfin à l'acquisition des données pendant les deux années de ce travail. Un remerciement spécial à Michel Ropert pour les nombreux conseils et informations qu'il m'a transmis. J'attends avec impatience notre prochaine bouffe à « La Fromentine » avec lui et Charlotte pour déguster les fameuses glaces de « l'après mise en poche ». Bien sur, je n'oublie pas toutes les autres personnes des labos côtiers qui ont participé de près ou de loin à ce travail, et sans lesquelles nous n'aurions pas pu mettre en œuvre nos expériences.*

*A la station de La Tremblade, il existe une horde de souris, plus communément appelées les Mickeys (et les Mickettes, Nicole et Sylvie). Cette bande de joyeux lurons tente depuis plusieurs années de faire un « boys and girls band » afin de faire des concerts sous l'égide de l'Ifremer. Malgré leur inscription à la star-ac, aucune maison de disque ne leur a encore fait signer un contrat. A de nombreuses reprises, je leur ai fait découvrir les joies des croisements avec l'ouverture de centaines d'huitres suivie de la mast... , que dis-je, du stripping. A leur tour, ils m'ont fait découvrir les croisières sur le « Princesse Melosira », les bienfaits des bains de boue sur les bancs de Ronce-Perquis, d'Agnas et de La Mortane (c'est super bon pour la peau), les pratiques ostréicoles, et bien d'autres spécialités. Un grand merci à toute l'équipe du Laboratoire Conchylicole du Poitou-Charentes à savoir Philippe, alias « Gougou », Olivier, alias « Zolm », Patrick, alias*

« Pat le Russe », Stéphane, alias « l'œnologue attiré de la station », Daniel, alias « Zé », Philippe, alias « Fifi », Jean-Luc, alias « l'amiral », Patrice, alias « Cacou 1<sup>er</sup> », Nicole, alias « ex-Fantomette » et maintenant alias « Victor », Jean, alias « Jeannot » ou encore « Prout kk », selon certains de ces collègues, et Sylvie, alias « didi yaya », mais aussi la super chasseuse des fautes d'orthographe. Un grand merci également à « Jojo »...

Je voudrais aussi remercier particulièrement Jean-Luc Seugnet. Ses cuissardes étaient aussi longues que mes bottes. Il était souvent obligé de jeter sa raquette de ping-pong pour jouer une balle proche du filet. Dans tous les cas, un immense merci à lui de m'avoir toujours assisté lors des sorties « terrains », puis transporté mes milliards de poches ostréicoles, et aussi de m'avoir fait découvrir la luge sur vase via la commode, sans parler de la pêche au bar (je parle de poisson et non de boisson).

Un spécial remerciement aux drôles de dames que sont Delphine, Martine et Florence. La première se chargea d'effectuer mes ordres de mission hebdomadaires dont le titre était toujours « MOREST BOUIN : suivi croissance et mortalité », et d'organiser également les déplacements pour les colloques et séminaires. La seconde, alias « Picsou », fut régulièrement harcelée par des commandes du style 50 tables ostréicoles, 1000 poches ostréophiles, 2000 élastiques, 4000 crochets. Enfin la dernière a pu compléter la base bibliographique sous mes demandes incessantes et permanentes du genre : « FLO, il me faut ces ref, c'est super urgent ». Excepté ces taquineries, je tiens sincèrement à les remercier toutes les trois pour leur bonne humeur, leur gentillesse, leur grande disponibilité à chaque instant et enfin leur compétence irréprochable. Au fait Toche, j'aurais tant aimé un jour t'apporter un pin's pour tu sais quoi...

Un petit dicton concernant Mélanie Gay qui permet d'avertir toute personne souhaitant faire vivre une huître : « Là où Mélanie passe, les larves trépassent ». Pour ce dicton, chaque mot a un sens particulier. Le prénom « Mélanie » correspond à une thésarde du labo de Patho. Le verbe « passer » indique une action d'être visible pendant un laps de temps ultra court, inférieur à la microseconde. Le mot « larves » signifie autant larves que naissains, juvéniles, adultes ou tout autre nom désignant une huître à tout stade de vie. Enfin, le verbe « trépasser » signifie mort violente instantanée ou dans la semaine attenante au passage de la dite personne. Dernière info, ne jamais stocker de matériel vivant dans l'écloserie quand Mélanie est d'astreinte sous peine d'application du dicton.

C'est une grande chance d'avoir pu côtoyer pendant ces trois années l'équipe de la pathologie de La Tremblade ; notamment Maeva et son commentaire : « il est vraiment mauvais ton gâteau » à propos de ma tarte au fromage blanc ; à Bruno, pour sa délicatesse et son tact ; à Céline, pour ses petites catastrophes en cuisine et à sa ponctualité ; à Isabelle pour nos nombreuses prises de becs amicales à propos des analyses des

*lots MOREST ;-); à Nolwenn pour les « curly » et son savoir légendaire concernant les séries télé ; à Valérie, pour les pizzas et les bières ; Béatrice, pour ses histoires sur les mangas ; à Mélanie, pour les joies de la pêche selon Frank ; à Gaëlle, pour son sourire du matin et la petite phrase « grand manitou » ; à Yohann, pour notre escalade au sommet de la maison des stagiaires ; à Nathalie et Frede, pour leur exubérance ; à Tristan, pour sa gentillesse et ses tristannettes ; à Frank, pour sa sportivité légendaire ; à Denis, pour son sens inné du rangement... De même, merci à toutes les autres personnes (Laurence, Anne, Jean Pierre...) et stagiaires que j'ai rencontré pendant ces trois années. Enfin dernier point concernant la cafetière dans la cuisine, attention de ne pas oublier de rebrancher le four à micro-ondes sous peine de sabotage de la cafetière...*

*Pendant la thèse, les anciens grands thésards, Arnaud, alias « Calimero » ou « Nono », Isabelle, alias « Jeanne et Serge », Corinne, alias « Coco et ses fameux copépodes », m'ont apporté de nombreux conseils sur les joies et les malheurs du parfait petit thésard. Merci à eux de m'avoir montré le parcours du combattant du super thésard. Je peux ainsi maintenant faire découvrir ce merveilleux monde aux nouveaux petits thésards, tels Karine, alias « la super cuisinière », Mélanie, alias « Mel 31 et Mel 32 » (attention lorsque l'on l'appelle « MEL 3132 », son pouvoir destructeur est décuplé), à Béatrice, alias « le vampire des huîtres » car elle ne cesse de leur soutirer l'hémolymphe en leur transperçant le cœur, à Valérie, la pro du broyage des sorbets de larves MOREST, et à Nicolas, alias « le bourreau des larves » car il n'hésite pas à les priver de nourriture et à les laisser au froid pendant plus d'un mois (père indigne !!!).*

*Je voudrais également à remercier toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide en biologie moléculaire, et plus particulièrement Fréde, Serge, Pierre et Tim.*

*Un grand merci également à Jean-François (persévère et tu attraperas bientôt un bar avec ta canne à pêche), Jeanne et Arnaud du Laboratoire de Physiologie des Invertébrés Marins qui ont participé activement à l'élaboration du programme MOREST.*

*Pendant ces trois années, de nombreux stagiaires ont apporté leur aide dans la réalisation de ce travail, notamment Manu, Marie-Marie, Bénédicte, Chloé, Jean-Philippe, Sehen, Anne, Grégoire et Christopher. Un grand merci à vous et bonne continuation. De même un spécial remerciement à Adeline qui, par son intervention a pu surveiller la production et les caractérisations en laboratoire des 79 lots de la troisième génération produits en 2003.*

*Je tiens également à remercier les très nombreux stagiaires et CDD ayant participé aux croisements, aux suivis de la croissance et de la survie des huîtres en nurserie, aux « mises en poche » des cheptels et aux prélèvements de suivi in situ.*

*Enfin, je voudrais remercier tous les amis rencontrés au cours de ces 3 années, et avec lesquels j'ai passé d'agréables moments : Céline, Nolwenn, Védrana, Val, Maeva, Adeline, Delph, Isa, Béa, Mélanie, Karine, Gaëlle, Coco, Flo, Sarah, Stéphanie, Chris, Jean-Luc, Jean-Côme, Toto, JP, Nico, Frédérico, Tim... et tout ceux que j'oublie...*

*Un grand merci également:*

- *à mes coéquipiers de tennis de table, de badminton, d'ultimate,*
- *à mes coéquipiers de pêche à pied ou pêche au bar,*
- *aux crabes, crevettes, palourdes, huîtres, pétoncles et bars,*
- *à Caramel,*
- *et aux alligators :*

Ah ah... Si tu bouges Pierre, je n'hésiterai pas à lâcher mon alligator qui est beaucoup plus grand que le tien...

Oups !!! Faut vraiment pas que je la ramène sinon je risque de me faire croquer par son alligator qui est beaucoup plus grand que le mien...



**Relation d'allométrie entre l'homme et l'alligator !!!**



*A ma mère,  
A mon père décédé,  
A mes deux frères...*



**Table des matières :****SECTION 1 : INTRODUCTION**

<b>Introduction générale.....</b>	<b>21</b>
<b>PARTIE I : Présentation de l'espèce.....</b>	<b>31</b>
1. Systématique.....	31
2. Anatomie.....	32
2.1. Coquille.....	32
2.2. Manteau et cavité palléale.....	32
2.3. Masse viscérale.....	33
3. Répartition et culture.....	34
4. Historique de l'ostréiculture en France.....	35
5. Reproduction.....	36
6. Vie larvaire.....	37
7. Cycle d'élevage.....	38

**SECTION 2 : RESULTATS**

<b>Introduction : Synthèse des programmes de sélection chez les mollusques marins.....</b>	<b>43</b>
--	-----------

<b>PARTIE II : Première génération : bases génétiques de la survie, de la croissance et du rendement du naissain de l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i>.....</b>	<b>59</b>
---	-----------

<b>A. Introduction.....</b>	<b>59</b>
-----------------------------	-----------

<b>B. Phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie.....</b>	<b>60</b>
1. Introduction.....	60
2. Matériel et Méthodes.....	60
2.1. Echantillonnage des géniteurs (G0) .....	60
2.2. Réalisation des familles (G1) .....	61

2.2.1. Plan de croisement.....	61
2.2.2. Reproduction.....	63
2.3. Elevage larvaire.....	64
2.4. Micronurserie.....	67
2.5. Nurserie.....	68
2.6. Analyses statistiques.....	68
2.6.1. Comparaison des performances de survies et croissance aux phases précoces.....	68
2.6.2. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces.....	74
3. Résultats.....	76
3.1. Taux d'éclosion.....	76
3.2. Taux de survie larvaire.....	77
3.3. Croissance larvaire.....	80
3.4. Taux de fixation.....	83
3.5. Taux de survie en micronurserie.....	84
3.6. Nurserie.....	85
3.7. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces.....	87
4. Discussion.....	89
4.1. Elevage larvaire.....	89
4.2. Micronurserie.....	91
4.3. Nurserie.....	92
4.4. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces.....	93
5. Conclusion.....	95
<b>C. Caractérisation sur estran des lots de première génération en 2001.....</b>	<b>97</b>
1. Introduction.....	97
2. Matériel et méthodes.....	97
2.1. Sites expérimentaux.....	97
2.2. Suivi <i>in situ</i> .....	97
2.3. Analyses statistiques.....	100
2.3.1. Survie.....	100
2.3.2. Poids total individuel.....	103
2.3.3. Rendement.....	105

2.3.4. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance.....	106
3. Résultats.....	108
3.1. Suivi de la température.....	108
3.2. Survie.....	109
3.2.1. Survies des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements.....	109
3.2.2. Survie des familles de demi-frères après la période estivale.....	118
3.2.3. Héritabilité de la survie après la période estivale.....	118
3.3. Poids total individuel.....	120
3.3.1. Poids total individuel des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements.....	127
3.3.2. Croissance des familles de demi-frères.....	127
3.3.3. Héritabilité du poids total individuel.....	132
3.4. Rendement.....	133
3.4.1. Rendement des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements.....	133
3.4.2. Rendement journalier des familles de demi-frères.....	141
3.4.3. Héritabilité du rendement.....	143
3.5. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance.....	144
4. Discussion.....	147
4.1. Survie.....	147
4.2. Croissance.....	155
4.2.1. Familles de plein-frères.....	155
4.2.2. Familles de demi-frères.....	160
4.3. Rendement.....	162
5. Conclusion.....	166
<b>D. Caractérisation sur estran en 2002 des familles sélectionnées en première     génération : importance du parcours zootechnique.....</b>	<b>167</b>
1. Introduction.....	167
2. Matériel et méthodes.....	171
2.1. Choix des familles.....	171
2.2. Suivi <i>in situ</i> .....	171
2.3. Analyses statistiques.....	172

3. Résultats.....	174
3.1. Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage <i>in situ</i> .....	174
3.2. Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage <i>in situ</i> .....	176
3.3. Comparaison des performances de survie entre les expériences 1 et 2.....	177
4. Discussion.....	179
4.1. Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage <i>in situ</i> .....	179
4.2. Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage <i>in situ</i> .....	181
4.3. Comparaison des performances de survie entre les expériences 1 et 2.....	182
5. Conclusion.....	184
<b>PARTIE III : Seconde génération : réponse à la sélection pour la survie du naissain de l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i>.....</b>	<b>187</b>
<b>A. Introduction.....</b>	<b>187</b>
<b>B. Sélection divergente : production et caractérisation sur estran en 2002.....</b>	<b>190</b>
1. Introduction.....	190
2. Matériel et méthodes.....	191
2.1. Choix des géniteurs.....	191
2.2. Parcours zootechniques des géniteurs.....	193
2.3. Plan de croisements.....	193
2.4. Elevage larvaire, micronurserie et nurserie.....	194
2.5. Caractérisation sur estran : suivi <i>in situ</i> .....	195
2.6. Analyses statistiques.....	196
2.6.1. Phase larvaire.....	196
2.6.2. Elevages en micronurserie et nurserie.....	197
2.6.3. Caractérisation sur estran.....	198
2.7. Réponse à la sélection pour la survie.....	200
3. Résultats.....	202
3.1. Elevage larvaire.....	202
3.2. Micronurserie.....	204
3.3. Nurserie.....	204
3.4. Caractérisation sur estran.....	206
3.4.1. Suivi de la température.....	206

3.4.2. Survie.....	207
3.4.3. Poids total individuel.....	213
3.4.4. Rendement.....	217
3.4.5. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier la survie et la croissance.....	219
3.4.6. Réponse à la sélection pour la survie.....	220
4. Discussion.....	223
4.1. Phases larvaire et micronurserie.....	223
4.2. Nurserie.....	224
4.3. Caractérisation sur estran.....	225
4.3.1. Survie.....	226
4.3.2. Croissance.....	232
4.3.3. Rendement.....	234
5. Conclusion.....	235
<b>C. Sélection divergente : caractérisation des mortalités en laboratoire en 2002.....</b>	<b>237</b>
1. Introduction.....	237
2. Matériel et méthodes.....	237
2.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois.....	237
2.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois.....	239
2.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage <i>in situ</i> .....	239
2.4. Analyses statistiques.....	240
3. Résultats.....	242
3.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois.....	242
3.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois.....	244
3.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage <i>in situ</i> .....	245
4. Discussion.....	246
4.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois.....	246
4.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois.....	248
4.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage <i>in situ</i> .....	249
4.4. Synthèse des trois expériences de caractérisation des performances de survie des lots de la sélection divergente et des témoins d'éclosion.....	250
5. Conclusion.....	251

<b>D. Croisements consanguins : de la production aux caractérisations sur estran et au laboratoire en 2002.....</b>	<b>253</b>
1. Introduction.....	253
2. Matériel et méthodes.....	254
2.1. Choix des parents.....	254
2.2. Plan de croisements.....	254
2.3. Elevages larvaires, micronurserie et nurserie.....	256
2.4. Caractérisation sur estran : suivi <i>in situ</i> .....	256
2.5. Caractérisation en laboratoire.....	256
2.6. Analyses statistiques.....	256
2.6.1. Phase larvaire.....	256
2.6.2. Micronurserie et nurserie.....	259
2.6.3. Caractérisation sur estran.....	259
2.6.4. Caractérisation en laboratoire.....	261
2.7. Réponse à la sélection de survie en période estivale.....	262
3. Résultats.....	263
3.1. Elevage larvaire.....	263
3.2. Micronurserie.....	267
3.3. Nurserie.....	268
3.4. Caractérisation sur estran.....	270
3.4.1. Survie.....	270
3.4.2. Poids total individuel.....	272
3.4.3. Rendement.....	272
3.4.4. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance.....	273
3.4.5. Réponse à la sélection de la survie en période estivale.....	274
3.5. Caractérisation en laboratoire.....	276
3.5.1. Survie entre les 05 et 17 septembre 2002.....	276
3.5.2. Poids total individuel entre les 05 et 17 septembre 2002.....	277
3.5.3. Analyses pathologiques du virus de type herpès.....	278
3.5.4. Survie entre le 08 août et le 17 septembre 2002.....	278
3.5.5. Poids total individuel entre les 08 août et le 17 septembre 2002.....	279
4. Discussion.....	281



4.1. Phase précoces de l'élevage larvaire à la nurserie.....	281
4.2. Caractérisation sur estran.....	285
4.3. Caractérisation en laboratoire.....	288
5. Conclusion.....	291
<b>CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....</b>	<b>295</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>301</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>325</b>
Répertoires des tableaux.....	325
Répertoires des figures.....	329



# ***SECTION 1 :***

## ***Introduction***



***Vue panoramique de l'écloserie Ifremer de La Tremblade***



# *Introduction générale*



*Parcs ostréicoles, élevages en surélévés*



---

## Introduction générale

---

Après la production d'algues brunes (4,9 millions de tonnes en 2001), les huîtres constituent le deuxième groupe d'espèces marines le plus cultivé dans le monde avec une production de 4,2 millions de tonnes, pour une valeur de 3,47 milliards de dollars. Actuellement, 14 espèces d'huîtres sont cultivées dans le monde, l'huître japonaise *Crassostrea gigas* représentant près de 98 % de cette production (FAO, 2003a,b). Originaires d'Asie, elles ont été progressivement implantées dans de nombreuses régions du monde, soit de façon accidentelle comme en Nouvelle-Zélande (Dinamani, 1991), soit pour développer une industrie comme à Malte (Agius *et al.*, 1978), en Tasmanie et au sud de l'Australie (Ayres, 1991), soit comme en France pour remplacer d'autres espèces décimées par des mortalités massives, et ainsi faire face aux chutes de la production ostréicole qui en résultent. Il est à noter que *C. gigas* a également été testée en Baie de Chesapeake pour les mêmes raisons qu'en France, mais l'utilisation de cette espèce a été abandonnée au profit des essais avec *C. ariakensis* (Chew, 1991 ; Goulletquer et Héral, 1991 ; Mann *et al.*, 1991). En France, l'huître japonaise a été introduite à partir de 1966 (Grizel et Héral, 1991) pour testage dans un premier temps afin de déterminer les performances de croissance de cette espèce face à l'huître portugaise *C. angulata* qui présentait des difficultés de croissance (Goulletquer, com. pers.). Finalement à partir des années 1970, *C. gigas* a totalement remplacé l'huître portugaise, décimée par deux maladies d'origine virale (maladie des branchies, Comps et Duthoit, 1976 ; Comps *et al.*, 1976 ; maladie hémocytaire, Comps, 1983). Actuellement, elle est cultivée dans 27 pays et cette position donne à l'industrie ostréicole un rôle important du point de vue économique et social, mais aussi écologique et environnemental. Les caractères les plus importants pour l'ostréiculture sont la croissance, la survie et le rendement, qui est la résultante des deux caractères précédents. La plupart des principales zones de production dans le monde ont subi des mortalités massives d'huîtres (tableau 1). Elles ont entraîné de nombreuses reprises des réductions sensibles des populations exploitées et dans certains cas, une chute ou une stagnation de la production. Dès 1961, Mackin évoquait les principales causes responsables des mortalités chez les huîtres :

- Conditions environnementales extrêmes (tempête, température trop chaude ou trop froide, dessalure...),
- Agents pathogènes (virus, bactéries, champignons, protozoaires ...),

**Tableau 1 : Principaux épisodes de mortalités massives reportés chez les huîtres entre 1877 et 1972** (d'après Sindermann (1976) et modifié).

Années des mortalités <sup>1</sup>	Espèces touchées	Zones touchées	Cause probable
1877-	<i>Ostrea edulis</i>	France	'Maladie du pied' (probablement due au champignon <i>Ostracoblabe implexa</i> )
1915-	<i>Crassostrea gigas</i>	Japon (Kanasawa Bay)	Inconnue
1915-1957	<i>C. virginica</i>	Canada (Golf du St Laurent)	'Malpeque Bay disease', cause inconnue
1919-1923	<i>O. edulis</i>	Europe	Inconnue
1924-	<i>Saccostrea commercialis</i>	Australie (NSW)	Inconnue
1927-1937	<i>C. gigas</i>	Japon (Péninsule Miura)	Inconnue
1930-	<i>O. edulis</i> et <i>Crassostrea angulata</i>	Europe	'Maladie de la coquille' : champignon <i>Ostracoblabe implexa</i>
1945-1955	<i>C. gigas</i>	Japon (Hiroshima Bay)	Inconnue (infection bactérienne suspectée)
1949-	<i>C. virginica</i>	USA (Golf du Mexique)	Protozoaire <i>Perkinsus marinus</i>
1959-	<i>C. virginica</i>	USA (côte Atlantique)	Haplosporidium : <i>Haplosporidium nelsoni</i> et <i>H. costale</i>
1961-	<i>C. gigas</i>	Japon (Baie de Matsushima)	Inconnue (facteurs physiologiques et environnementaux suspectés)
1963-1969	<i>C. gigas</i>	USA (côte Pacifique)	Inconnue
1967-1973	<i>O. edulis</i>	Europe	'maladie de la glande digestive' : <i>Martelia refringens</i>
1967-1973	<i>C. angulata</i>	Europe	'Maladie des branchies' : <i>Iridovirus</i>
1972-	<i>S. commercialis</i> (= <i>S. glomerata</i> )	Australie (Queensland)	<i>Haplosporidium</i> sp.

1- Le tiret (-) après une date de mortalité indique que l'année exacte de la fin de l'épisode de mortalité n'est pas rapportée (citée dans la littérature disponible (sous entendu en 1976).



- Manque de nourriture dans le milieu (lié ou non à la compétition trophique ou à des stocks en élevage trop importants),
- Compétition spatiale avec d'autres organismes marins filtreurs (crépidule...),
- Prédateurs (poissons, crabes, bigorneaux perceurs, échinodermes, vers...),
- Prolifération d'algues toxiques,
- Compétition métabolique (les organismes dominant dans un milieu produisent des substances qui exercent un contrôle sur d'autres organismes).

Malgré cette liste de facteurs pouvant induire des mortalités, de nombreux épisodes de mortalité massive d'huîtres restent inexpliqués (Sindermann, 1976). Les mortalités estivales observées chez *C. gigas* illustrent ce constat car ce phénomène est connu depuis de nombreuses années sans que les facteurs déclenchant et/ou responsables de ces épisodes ne soient clairement identifiés.

Dès 1940, des mortalités estivales ont été signalées au Japon, avec des pertes qui ont atteint, à partir de 1961, 50 à 70 % de la population dans la Baie de Matsushima (Imai *et al.*, 1965 ; Koganezawa, 1975). Durant les années 50, des mortalités estivales ont été observées pour la première fois aux Etats-Unis (Glude, 1975). En France, l'apparition de ces mortalités a été signalée dès l'introduction de *C. gigas* dans les années 1970-1971 (Maurer et Comps, 1986). Ces mortalités affectent les adultes et le naissain (Glude, 1975 ; Maurer *et al.*, 1986 ; Cheney *et al.*, 2000). His et Robert (1985) ont également rapporté des mortalités massives de larves, notamment dans le bassin d'Arcachon au cours de l'été 1976. Plusieurs études (Maurer et Comps, 1986 ; Sholz *et al.*, 1973) montrent une grande variabilité des taux de mortalité dans des zones de culture très proches, les taux variant de quelques % à plus de 60% pour des lots voisins, ainsi qu'une grande variabilité inter-annuelle. Enfin, certains auteurs ont même démontré une mortalité différentielle entre sexes, avec une mortalité préférentielle des mâles (Glude, 1975), ou au contraire des femelles (Perdue, 1983 ; Friedman *et al.*, 1991).

Les causes exactes de ce phénomène sont souvent non identifiées, mais plusieurs facteurs susceptibles d'être impliqués dans ces mortalités ont été incriminés :

- le facteur environnemental le plus largement cité dans la littérature est la **température** élevée de l'eau, avec des valeurs supérieures à 20°C (Sparks et

Chew, 1960 ; Koganezawa, 1975 ; Glude, 1975 ; Ventilla, 1984 ; Maurer *et al.*, 1986 ; Gouletquer *et al.*, 1998 ; Cheney *et al.*, 2000).

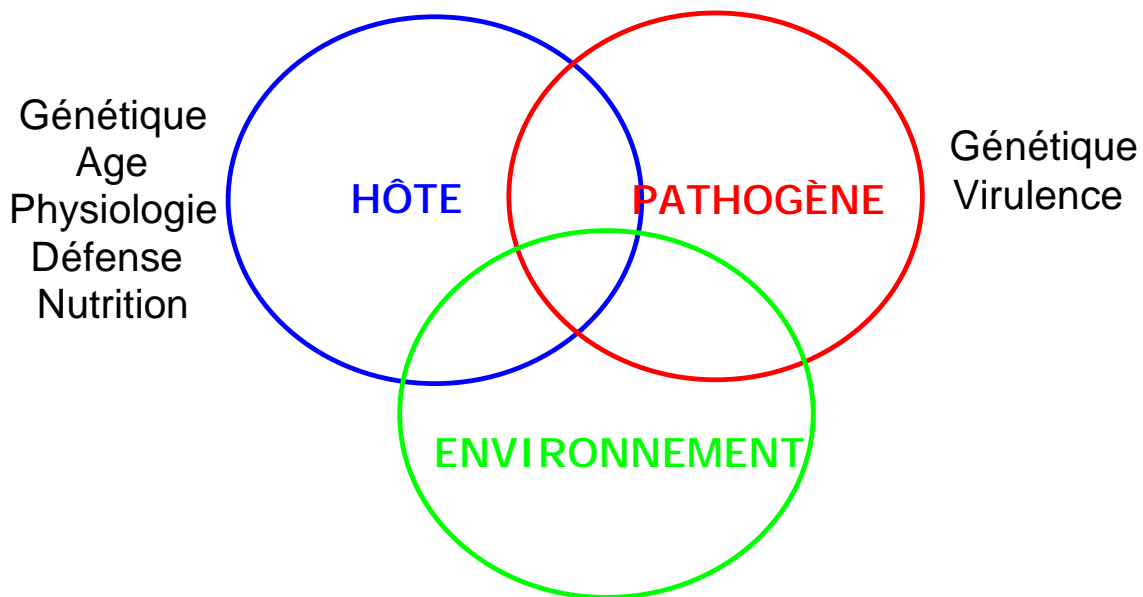
- **l'état physiologique des huîtres** en période estivale a permis d'avancer l'hypothèse d'un déséquilibre métabolique entraînant des perturbations physiologiques en relation avec les facteurs environnementaux (Tamate *et al.*, 1965 ; Imai *et al.*, 1968 ; Koganezawa, 1975 ; Perdue *et al.*, 1981 ; Maurer et Comps, 1986 ; Shafee et Sabatie, 1986). Il s'agit d'un phénomène complexe où pour l'essentiel intervient le processus de reproduction chez *C. gigas*, que ce soit chez les juvéniles lors de leur première maturation ou bien chez les adultes (Perdue, 1983 ; Soletchnik *et al.*, 1996 ; Gouletquer *et al.*, 1998 ; Heude-Berthelin *et al.*, 2000). Le plus souvent, les mortalités estivales sont constatées à une période où l'animal est en pleine gamétogenèse et l'hypothèse d'un effort de reproduction trop 'coûteux' est avancée (Heude-Berthelin, 2000), constat qui a également été observé chez *Mytilus edulis* (Myrand *et al.*, 2000). Ainsi, la majorité de l'énergie acquise est allouée au compartiment germinale et la demande métabolique est à ce moment à son maximum. Or l'énergie nécessaire à la reproduction est fournie essentiellement par les réserves en glycogène qui sont au plus bas lors de la ponte (Mori *et al.*, 1965 ; Perdue *et al.*, 1981 ; Allen et Downing, 1986). Par conséquent, la sensibilité des huîtres contre une agression quelconque provenant du milieu (excès de température, nourriture déficiente, zootechnie contraignante, attaque parasitaire, milieu hypoxique...) augmente en raison de moyens énergétiques réduits pour lutter contre ces stress.
- Sur le plan de la **génétique**, il existe un déterminisme génétique lié à ces mortalités (Beattie *et al.*, 1980). Aux Etats-Unis, un programme de sélection a été mis en place afin d'obtenir des stocks d'huîtres plus résistantes aux mortalités estivales. Des familles issues de parents sélectionnés pour leur résistance au phénomène ont permis de montrer une amélioration de la survie (Beattie *et al.*, 1980) mais une baisse des performances de croissance a été constatée (Beattie, 1985). Au niveau expérimental, des différences significatives en terme de croissance et survie ont été mises en évidence entre familles bi-parentales (Pajot *et al.*, 1998 ; Ernande *et al.*, sous presse). Des mortalités différentielles entre familles (élevées en mélange) ont également été observées grâce à l'utilisation de marqueurs microsatellites (Boudry *et al.*, 2002).

- A ce jour, aucun **agent pathogène** n'a été associé de façon systématique aux épisodes de mortalité estivale. Il a été montré que les températures élevées favorisaient le développement des infections de type herpès (Farley *et al.*, 1972 ; Le Deuff *et al.*, 1996), mais la pathogénicité de ce virus n'a pu être expérimentalement démontrée qu'au stade larvaire (Le Deuff *et al.*, 1994). Certains épisodes de mortalité estivale ont pu être associés, ou même attribués, à des infections bactériennes (Elston *et al.*, 1987a ; Friedman *et al.*, 1991 ; Le Roux *et al.*, 2002). Ainsi différentes souches bactériennes pathogènes appartenant au genre *Vibrio* ont été associées à des épisodes de mortalité de naissain d'huître creuse en France (Lacoste *et al.*, 2001 ; Le Roux *et al.*, 2002 ; Waechter *et al.*, 2002). Il en est de même pour des mortalités estivales observées dans l'état de Washington (USA) et en Colombie Britannique (Canada), qui ont été attribuées à une infection bactérienne par *Norcardia crassostrea* chez des huîtres âgées de 2 ans (Friedman *et al.*, 1991 ; Friedman et Hedrick, 1991). Le fait que les huîtres moribondes présentent des infections bactériennes semble résulter de l'état d'affaiblissement des animaux plutôt qu'être la cause première des mortalités (Imai *et al.*, 1965 ; Tamate *et al.*, 1965 ; Lipovsky et Chew, 1972).
- Les **pratiques culturelles** influencent les taux de mortalité estivale. Confirmant les observations de Lodato (1997), Soletchnik *et al.* (1999) ont ainsi montré que les taux de mortalité en 7 mois de culture pour les élevages à plat atteignaient 23 % à 33 % contre 8 % à 19 % pour les élevages sur tables dans le bassin de Marennes-Oléron. En complément à ce point, la manipulation des huîtres en période estivale pourrait les fragiliser et les rendre plus sensibles aux mortalités.

De nombreux paramètres sont donc impliqués dans les mortalités estivales, et plusieurs facteurs peuvent être concomitants à l'apparition de ces mortalités. Ainsi, les facteurs environnementaux (trophique, physico-chimique, toxique), l'aspect zootechnique (pratiques culturelles), le patrimoine génétique, l'état physiologique et le rôle des agents infectieux constituent un ensemble qui détermine la survie des animaux en élevage. Pour comprendre ce phénomène complexe, il est nécessaire d'entreprendre une approche pluridisciplinaire. C'est pourquoi l'Ifremer a initié en 2001 le programme « MOREST » (MORTalité ESTivale chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*) qui aborde les thématiques de la génétique, de la physiologie, de l'écophysiologie, de l'écotoxicologie, de l'immunologie et de la pathologie afin de comprendre les phénomènes de mortalité estivale affectant les juvéniles

de *C. gigas* en France. Les hypothèses de travail retenues dans ce programme sont de trois types :

- il n'a pas été possible d'expliquer les mortalités estivales par un seul facteur. Elles résultent à la fois de conditions environnementales, de l'état physiologique, et de paramètres génétiques et pathologiques. **La mortalité résulte en conséquence des interactions entre trois compartiments : l'environnement, l'hôte et les agents pathogènes.** La figure 1 illustre ces interactions avec les facteurs intrinsèques constitutifs de chaque compartiment susceptible d'intervenir dans le phénomène des mortalités estivales.
- **il existe une très forte implication de la reproduction** et de son intensité chez l'hôte.
- **il existe une base génétique de la variabilité pour l'aptitude à la survie en période estivale chez l'hôte.**



Température, Salinité, O<sub>2</sub> dissous, disponibilité trophique, Pollution  
**Figure 1 : Interactions entre les trois compartiments intervenant dans le phénomène des mortalités estivales (D'après Sniezko, 1974).**

Dans le cadre de la troisième hypothèse de travail du défi « MOREST », la présente thèse vise à déterminer si la survie du naissain de *Crassostrea gigas* en période estivale est

héritable, et donc sélectionnable. Les principales questions amenées par cette problématique sont :

- Existe-t-il une base génétique de la survie du naissain en période estivale ?
- Quelle est l'importance de cette base génétique si elle existe ?
- Quelle est la réponse à la sélection lorsque la survie est sélectionnée ?
- Quelle est la nature des corrélations entre la survie et d'autres caractères à intérêt (croissance et rendement) ?

Afin de répondre à ces questions, un protocole expérimental basé sur la réalisation de deux générations a été mis en œuvre afin d'estimer la composante génétique de la survie du naissain de l'huître en période estivale. Après la description de la biologie de l'huître *C. gigas* dans la première partie de cette thèse, la seconde partie rapporte l'expérience utilisée pour estimer la base génétique de la survie par l'intermédiaire de la première génération. La croissance et le rendement ont également été suivis pour déterminer la nature des corrélations entre ces caractères. Enfin, la troisième partie aborde la réponse à la sélection via une première génération de sélection. Ces animaux, constituant la seconde génération, ont été produits en faisant intervenir ou non le facteur consanguinité. La croissance et le rendement ont également été suivis afin de déterminer les effets de la sélection pour la survie sur ces deux caractères.

**Ces travaux permettent de déterminer si la survie du naissain de l'huître creuse en période estivale est héritable et donc sélectionnable. Ils fournissent également les connaissances nécessaires à la définition d'une stratégie de sélection génétique pour améliorer la survie, et à sa mise en œuvre en lien avec l'ensemble des acteurs de la filière.**



*Partie I :*  
*Présentation de l'espèce*



*Larve d'huître creuse pédivéligère*





---

## PARTIE I : Présentation de l'espèce

---

### 1. Systématique

Selon Grassé (1960), la classification complète à laquelle appartient l'huître creuse est la suivante :

- (1) Embranchement : *Mollusques*
- (2) Classe : *Bivalves – Lamellibranches*
- (3) Ordre : *Filibranchia*
- (4) Sous-Ordre : *Anisomyaria*
- (5) Super-Famille : *Ostreoidea*
- (6) Famille : *Ostreidae*
- (7) Genre : *Crassostrea*
- (8) Espèce : *gigas*

- (1) Un mollusque est un animal à corps mou avec ou sans coquille.
- (2) Un bivalve est défini comme étant un mollusque aquatique à symétrie bilatérale en général, à corps protégé par deux valves presque toujours externes reliées dorsalement par un ligament élastique qui tend à les écarter, et souvent engrenées par des dents constituant une charnière. La fermeture des valves est assurée par deux muscles adducteurs qui les relient l'une à l'autre et dont l'antérieur peut s'atrophier ou disparaître. Les valves de nombreuses formes ne peuvent se clore et restent baïllantes.
- (3) Un filibranche possède des branchies formées chacune de deux lames comportant des filaments réfléchis à jonctions ciliaires, conjonctives ou parfois vasculaires. Le manteau est soit ouvert, soit il possède une suture palléale. Le muscle adducteur antérieur est souvent réduit ou absent, et la charnière est de type taxodonte, dysodonte ou isodonte. De même, le sinus palléal est absent.
- (4) Le sous ordre des *Anisomyaria* présente comme particularité un muscle adducteur antérieur absent ou plus petit que le postérieur. Les dents sont aussi absentes ou remplacées par de petits denticules. La prodissoconque possède une charnière crénelée et le manteau est ouvert. L'absence de siphon est à signaler, et les feuillets branchiaux sont lisses à filaments uniformes ou plissés à filaments non uniformes.
- (5) Les *Ostreoidea* sont caractérisés par une coquille inéquivalve irrégulière, à valve gauche fixée. Le cartilage ligamentaire est logé dans une fossette triangulaire, et la charnière est

édentulée. Les lobes palléaux sont libres, le pied et le byssus sont atrophiés, et les feuillets branchiaux possèdent de forts filaments principaux. Les feuillets ascendants de la lame externe sont reliés au manteau.

- (6) Les *Ostreidae* ont une valve gauche en général plus profonde que la droite avec des formes et des sculptures très variables, et les bords des valves sont assez plissés. La grande variabilité des huîtres ne permet guère d'utiliser les caractères de la coquille pour leur identification.
- (7) Le genre *Crassostrea* indique que la larve a une prodissoconque inéquivalve à charnière munie de deux crénelures à chacune de ses extrémités et le ligament est interne. Pour l'adulte, la coquille dissoconque est allongée et les dépôts crayeux sont feuilletés. La valve inférieure est subplissée ou plissée ce qui correspond à la valve creuse (équivalent à la valve gauche ou inférieure), alors que la valve supérieure est très rarement plissée.

## 2. Anatomie

### 2.1. Coquille

Elle est formée de trois parties distinctes, de l'extérieur vers l'intérieur :

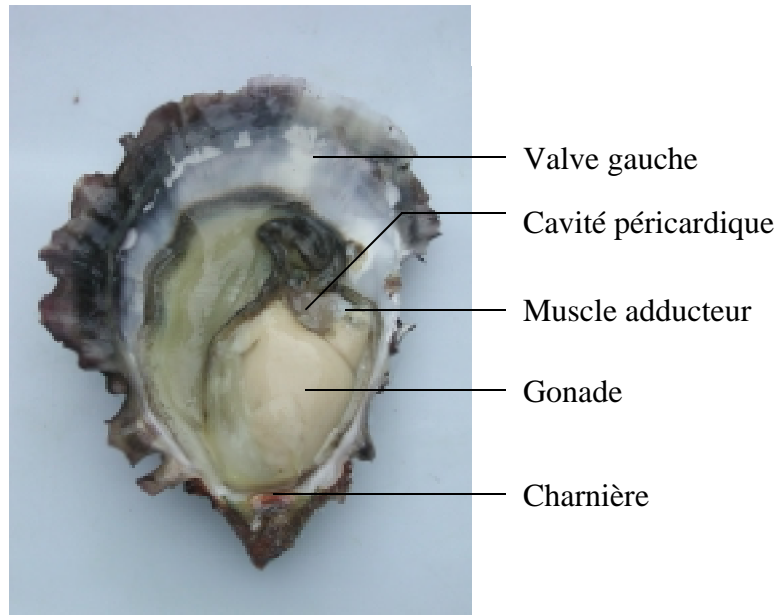
- le périostracum : membrane organique très mince et colorée.
- les couches prismatiques : prismes verticaux de carbonate de calcium (calcite) enrobés par une matrice protéique de conchyoline.
- la nacre : structure feuilletée constituée de cristaux d'aragonite.

### 2.2. Manteau et cavité palléale

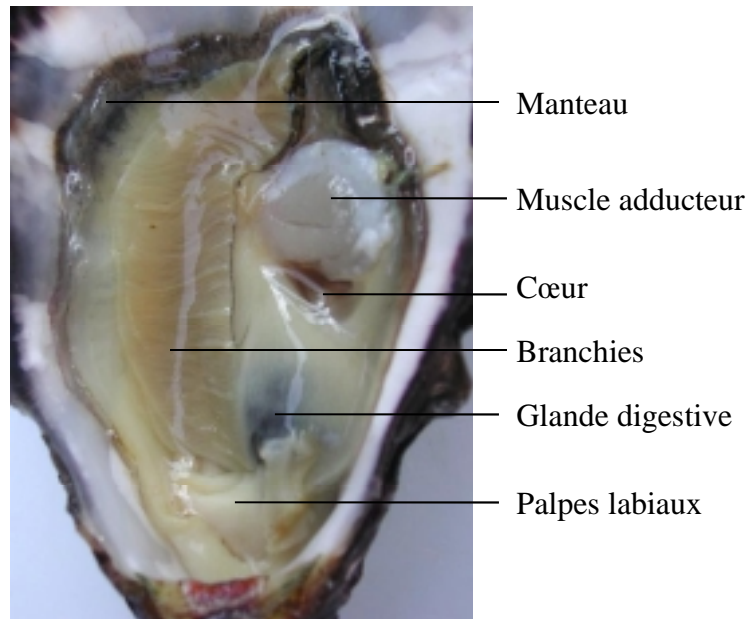
Le manteau assure la genèse de la coquille. Il s'agit d'une formation tégumentaire qui adhère étroitement au corps dans les régions dorsales et latéro-dorsales, puis se dilate au niveau de la base des branchies en deux lobes minces très élargis qui délimitent la cavité palléale. Cette cavité contient l'anus, les orifices rénaux et génitaux et les branchies (ou cténidies). Les branchies sont constituées de deux paires de rangées longitudinales de filaments, et elles sont soudées au manteau à leur base. Elles constituent le principal organe de la respiration et servent également à la filtration et à la rétention des particules en suspension.

### 2.3. Masse viscérale

La masse viscérale renferme les organes de la digestion, de l'excrétion et de la reproduction. Dans la partie antérieure des branchies, deux paires de palpes labiaux permettent le tri et l'orientation des nutriments vers la bouche. Un œsophage cilié très court donne sur un estomac contenant un stylet cristallin et dans lequel s'ouvre des conduits provenant de la glande digestive. L'intestin fait suite à l'estomac, et forme une large boucle pour se terminer par le rectum situé derrière le muscle adducteur. A proximité de ce muscle se trouve le cœur qui est situé dans une cavité péricardique. Il est formé de deux oreillettes et d'un ventricule, qui par des artères et des artérioles distribuent le sang aux différentes parties du corps. L'appareil circulatoire est dit de type lacunaire car le sang n'est plus canalisé à proximité des organes, et il circule dans des espaces libres dans le tissu conjonctif. Le système nerveux est formé de plusieurs paires de ganglions nerveux (cérébroïdes et viscéraux). En période de reproduction, la gonade se développe pour envelopper à maturité l'appareil digestif. La figure 2 représente l'anatomie d'une huître mature avec la gonade hypertrophiée, alors que la figure 3 représente l'anatomie d'une huître hors période de maturation.



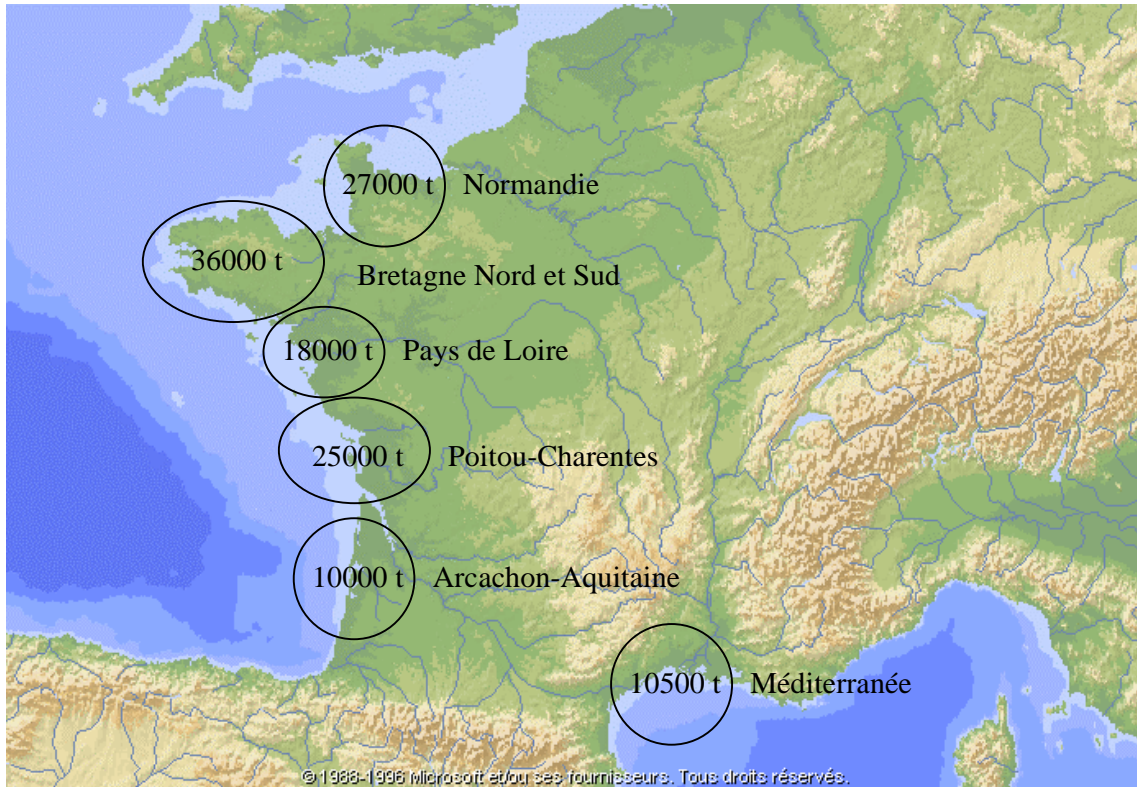
**Figure 2 : Anatomie d'une huître en maturation.**



**Figure 3 : Anatomie d'une huître non mature.**

### 3. Répartition et culture

Originnaire d'Asie, l'huître creuse *Crassostrea gigas* (connue aussi sous les noms d'huître du Pacifique ou d'huître japonaise) a été progressivement implantée aux Etats-Unis et au Canada dès 1902, suivi de l'Australie à partir de 1947 et de la Nouvelle-Zélande en 1958. Son introduction en France a été effectuée à partir de 1966, et elle a également été introduite au Chili en 1982 (Shatkin *et al.*, 1997 ; Grizel et Héral, 1991 ; Barret, 2002). De nos jours, *C. gigas* est présente dans 27 pays à travers le monde, et elle représente le mollusque le plus cultivé avec une production mondiale supérieure à 4,1 millions de tonnes en 2001. La Chine constitue le premier producteur mondial avec près de 3,5 millions de tonnes, suivi du Japon avec 231 000 tonnes, de la Corée avec 174 000 tonnes. La France vient en 4<sup>ème</sup> position avec un peu plus 126 000 tonnes en 2001 (FAO, 2003a), dont la répartition par région ostréicole est donnée en figure 4 (CNC, 2003). Cette activité exploite une superficie de 14 180 hectares du littoral français et concerne 3329 entreprises (Agréste Primeur, 2003).

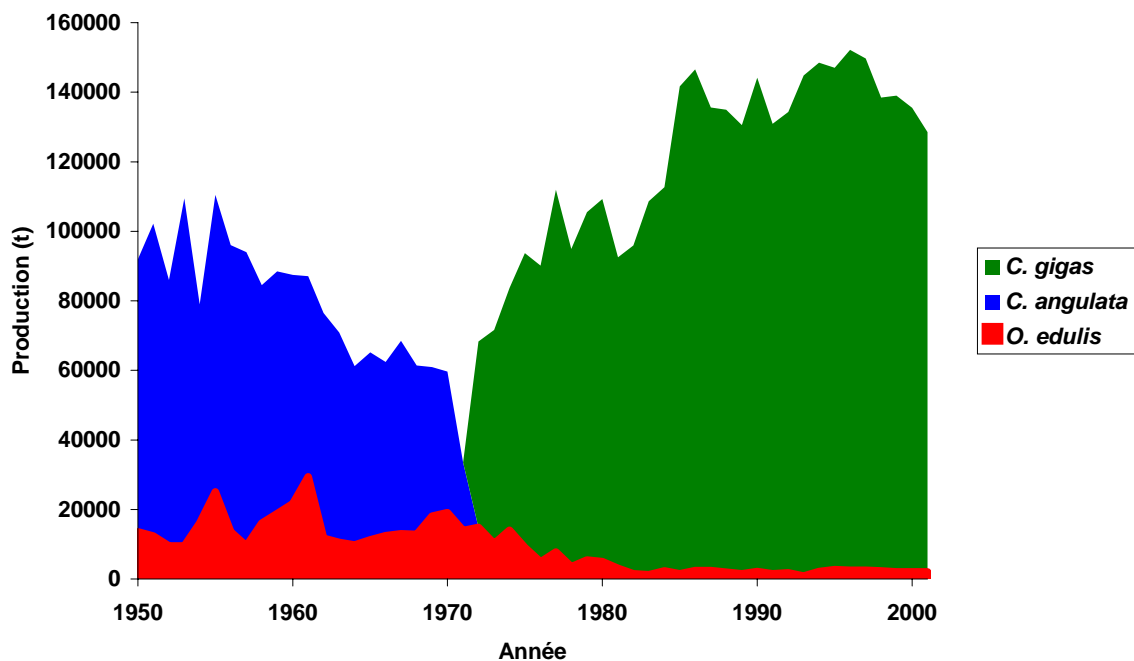


**Figure 4 : Production française d’huître creuse en 2001-2002 dans les principaux sites d’élevage (CNC, 2003).**

#### 4. Historique de l’ostréiculture en France

Dès l’époque romaine, l’exploitation des huîtres provenant de gisements naturels d’huître plate *Ostrea edulis* est rapportée sur les côtes françaises. A partir du XVII<sup>ème</sup> siècle, la culture de ce bivalve se développe avec des techniques d’élevage après collectage des naissains sur les gisements naturels, mais l’intensification de la pêche à laquelle s’ajoutent des années de faible recrutement contribue au déclin des stocks. Pour faire face à une pénurie d’huîtres plates, des huîtres creuses *Crassostrea angulata* (ou huître portugaise) sont importées à partir de 1860 dans le bassin d’Arcachon. En 1868, au cours d’un de ces transports, le bateau le « Morlaisien » rejette sa cargaison d’huître portugaise dans l’embouchure de la Gironde suite à une tempête. Cette espèce rustique prolifère alors très rapidement et colonise le littoral français du bassin d’Arcachon jusqu’au sud des côtes de la Vendée (Barré, 1981 ; Héral, 1989). L’ostréiculture se développe intensivement jusqu’en 1960 puis décroît brutalement entre 1969 et 1973 suite à un épisode de mortalité massive qui affecte l’huître portugaise. Cette mortalité fait suite à la maladie des branchies qui provient d’une infection virale engendrée par un agent pathogène de type iridovirus (Comps *et al.*,

1976). L'importation à partir du Japon de naissains d'huître creuse *Crassostrea gigas*, déjà initiée dès 1966 pour testage, fut entreprise massivement au début des années 1970 pour soutenir les entreprises conchylicoles. Connu sous le nom de l'opération « Résur », des adultes sexuellement matures provenant de Colombie Britannique sont importés en France afin de créer des sanctuaires pour faciliter le captage de larves de *C. gigas* dès juillet 1971. La reconstitution des stocks se poursuit en 1972, 1973 et 1975 (Grizel et Héral, 1991). Pendant cette même période, l'huître plate est atteinte successivement par deux maladies parasitaires : *Marteilia refringens* à partir de 1974 et *Bonamia ostreae* à partir de 1979 (Héral, 1989). En 2001, la production française d'huîtres est constituée à 98% par la culture de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. La figure 5 illustre les variations de la production ostréicole française depuis les années 1950 jusqu'en 2001.



**Figure 5 : Evolution de la production ostréicole en France depuis 1950 : tonnage par espèce (FAO, 2003).**

## 5. Reproduction

L'huître creuse est une espèce ovipare à hermaphrodisme successif protandrique (Buroker, 1983). Les sexes sont donc séparés même si quelques hermaphrodites peuvent être observés, et une sexualité alternative entraîne un changement de sexe chaque année,

changement qui a lieu en période hivernale (Quayle, 1969). Pendant l'hiver, le volume et l'activité de la gonade sont très réduits, et la gamétogenèse (mitoses goniales, prévitellogénèse) se déroule à un rythme très lent. Les cellules germinales se développent de façon active à la fin de l'hiver pour s'accélérer au printemps et arriver à la maturité sexuelle en juillet (Lubet, 1991). D'un point de vue biochimique, ce cycle se caractérise par une phase de stockage en glycogène dès le réchauffement thermique printanier, qui sera rapidement métabolisé en lipides (vitellogénèse) dans le mois qui précède la ponte (Gabbot, 1975 ; Deslous-Paoli, 1980 ; Maurer et Borel, 1986). A maturité, le poids des gamètes atteint 7% du poids sec de chair pour des huîtres âgées d'un an, puis cette valeur augmente pour atteindre 60% puis 80% du poids sec à 2 ans et 3 ans respectivement (Deslous-Paoli et Héral, 1988). La fécondité chez *C. gigas* est donc dépendante de l'âge des animaux mais aussi des paramètres environnementaux trophiques et thermiques (Gouletquer, 1995). Pour les femelles adultes, le nombre d'ovocytes peut atteindre 100 millions d'œufs (Quayle, 1969 ; Walne, 1974). La maturité est suivie de l'expulsion des gamètes, qui peut être partielle ou totale, et la fécondation est externe.

En France, la ponte a lieu en période estivale avec une ponte principale dans le bassin de Marennes-Oléron, alors que dans le bassin d'Arcachon, plusieurs évènements de ponte sont possibles pendant l'été (His et Robert, 1985 ; Héral et Deslous-Paoli, 1991). Dans des régions ostréicoles où la température de l'eau est plus froide, Bretagne ou Normandie, l'émission des gamètes n'est que partielle ou absente, et de nombreux produits génitaux sont observés après la période estivale dans la gonade. Les gamètes sont alors résorbés en automne par cytolysse (atrésie) et phagocytose (Lubet, 1991).

## 6. Vie larvaire

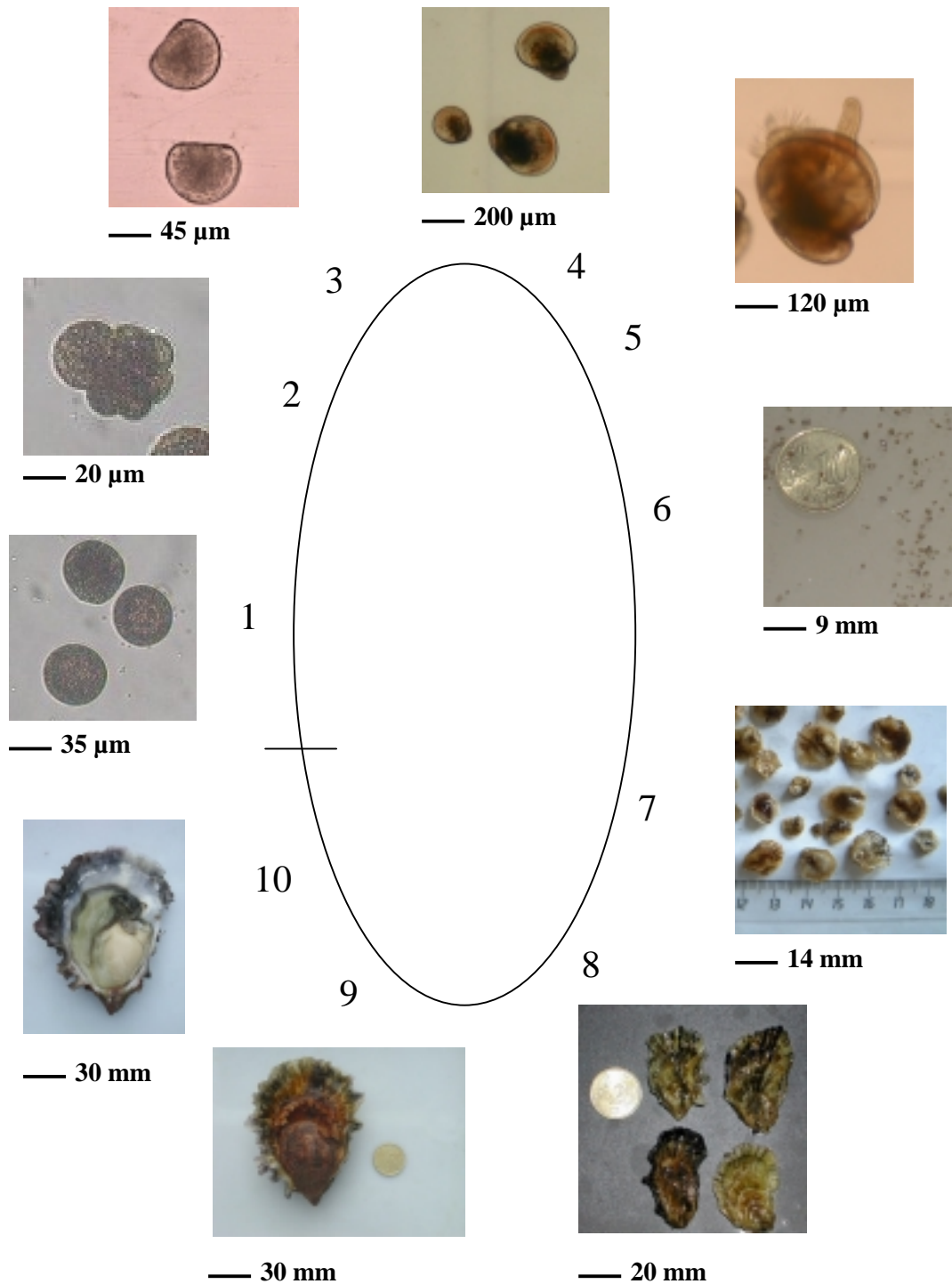
Le développement embryonnaire précoce, de la fécondation (figure 6, photo 1) au stade 4 cellules, est très bien connu chez l'huître creuse (Gérard *et al.*, 1995). Les divisions cellulaires sont rapides et aboutissent à la formation d'un embryon de type morula (figure 6, photo 2), puis trochophore pour obtenir 24 heures après la fécondation une larve véligère en forme de D dont la taille est alors de 70  $\mu\text{m}$  (figure 6, photo 3). A ce stade, la larve possède une coquille (Prodissochonche I) et un velum, organe de nutrition et de locomotion. La forme des larves évolue parallèlement à leur croissance avec l'apparition d'une extension en forme de crochet qui correspond à l'umbo (figure 6, photo 4). Quelques jours avant la fin de la vie larvaire, l'organe sensoriel principal apparaît sous forme d'un point noir donnant à ce stade le

nom de larve oeillée. Lorsque la larve atteint une taille comprise entre 300 et 380  $\mu\text{m}$ , un pied se développe (figure 6, photo 5) d'où le nom de larve pédivéligère pour ce stade. Cet organe indique la fin de la phase pélagique et il permet la recherche d'un substrat propice pour la fixation de la larve. La métamorphose s'achève par la disparition du pied et du velum et donne place à une huître appelée naissain (figure 6, photo 6). Au final, la phase larvaire dure de 15 à 28 jours pour des températures comprises entre 20 et 26°C (Héral et Deslous-Paoli, 1991). Dans des conditions thermiques et trophiques moins optimales pour la croissance, la phase larvaire peut durer beaucoup plus longtemps jusqu'à 76 jours en éclosérie (Taris, com. pers.).

## 7. Cycle d'élevage

Dans le milieu naturel, le littoral charentais et le bassin d'Arcachon permettent un recrutement annuel régulier sur lequel 90 % de la production française est basée (Gouletquer et Héral, 1991). Pendant la période de reproduction, les professionnels disposent sur les parcs ostréicoles des collecteurs (tuiles chaulées, tubes ou coupelles plastiques, coquilles d'huîtres...) afin de procéder au captage des larves. Six à 18 mois après la fixation, les naissains sont « détroqués » (séparés de leur substrat) puis mis en poche ostréicole pour être placés sur estran sur des tables en surélevé. La seconde source d'obtention du naissain provient des écloséries privées qui fournissent aux professionnels du naissain individualisé et calibré. D'autres pratiques culturelles consistent à semer (« éparer ») les huîtres à plat ou à les disposer en eaux profondes. Concernant la culture en surélevé, le travail consiste à retourner les poches sur les tables pour empêcher la prolifération des algues, de changer la maille des poches et de les dédoubler en fonction de la croissance des huîtres. Lorsque les huîtres ont atteint une taille commerciale (à partir de 40 g), un affinage en claire peut être effectué en respectant les différents critères qualités qui dépendent des appellations commerciales (Fines, Spéciales de claires et Pousse en claires).



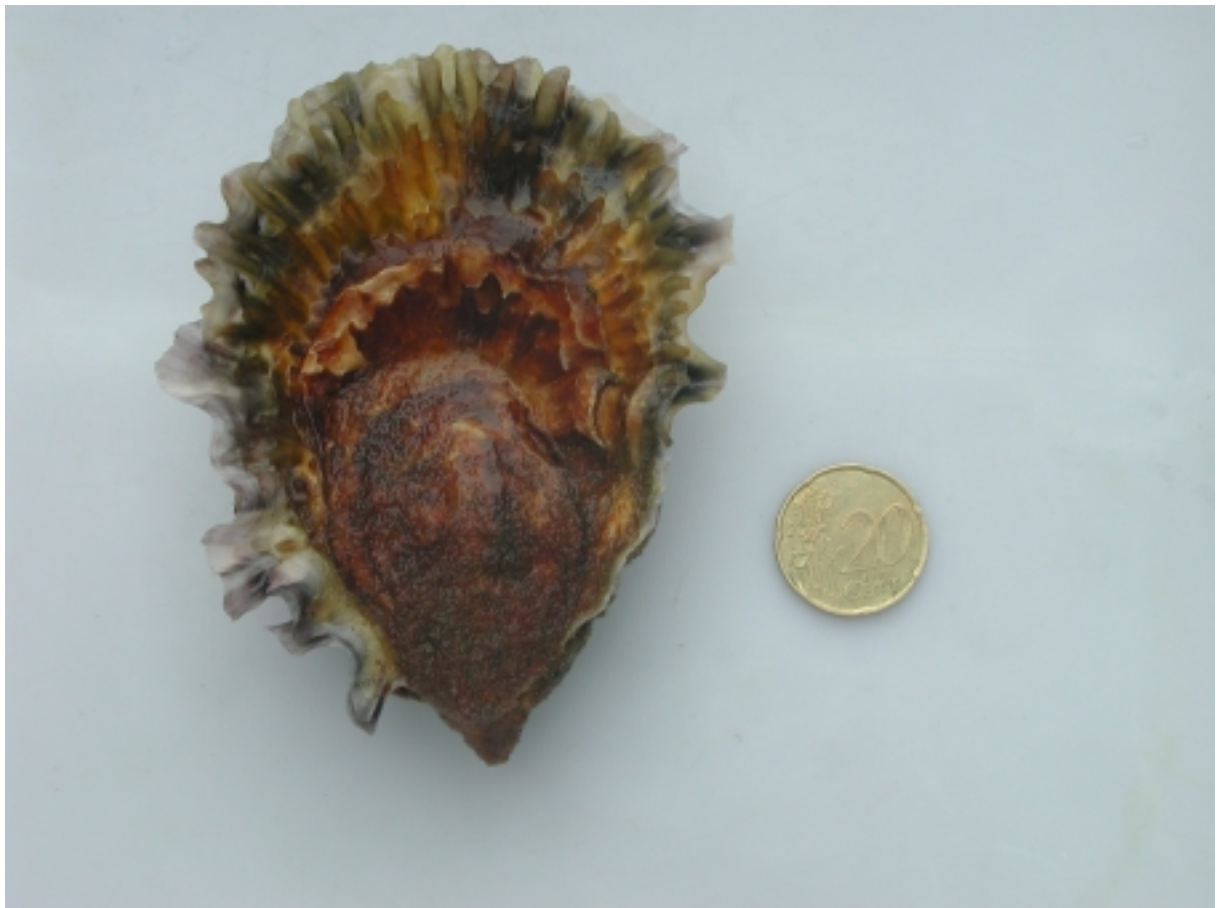


**Figure 6 : Cycle de vie de l'huître creuse.** 1-Fécondation : ovocytes en présence de spermatozoïdes (points noirs ou réfringents). 2-Embryon stade morula (2-3 heures). 3-Larves D (24 heures). 4-Larves véligères umbonées (14 jours). 5-Larve pédivéligère (18 jours). 6-Naissains post-fixation (1 mois). 7-Naissains (2 mois). 8-Naissains (6 mois). 9-Adulte (10 mois). 10-Géniteur mature (10 mois). *Nb : l'âge indiqué pour les photos 7 à 10 est représentatif d'huîtres élevées en nurserie et en claire ostréicole, mais pas pour des huîtres du milieu naturel.*



## ***SECTION 2 :***

### ***Résultats***



***Huître creuse Crassostrea gigas produite à l'écluserie Ifremer de La Tremblade et élevée en claire ostréicole (âge 12 mois)***



## **Introduction : Synthèse des programmes de sélection chez les mollusques marins**

La domestication d'une espèce utilisée en aquaculture ne peut être complète que lorsque tous les aspects de sa biologie sont contrôlés ce qui inclut l'aspect génétique (Newkirk, 1980). L'amélioration génétique a fait l'objet de nombreuses synthèses dans le domaine de l'aquaculture mondiale (Longwell et Stiles, 1973a ; Longwell, 1976 ; Moav, 1976 ; Numachi, 1978 ; Newkirk, 1980 ; Stiles, 1981 ; Wilkins, 1981 ; Doyle, 1983 ; Gall, 1983 ; Mahon, 1983 ; Malecha, 1983 ; Newkirk, 1983 ; Wohlfarth, 1983 ; Gjedrem, 1985 ; Purdom, 1986 ; Shultz, 1986 ; Wada, 1986b ; Fjalestad *et al.*, 1993 ; Sheridan, 1997 ; Boudry *et al.*, 1998 ; Davis et Hetzel, 2000 ; Knibb, 2000 ; Lymbery, 2000 ; Nell *et al.*, 2000 ; Ward *et al.*, 2000 ; Arai, 2001 ; Hulata, 2001) avec des études plus importantes chez certaines espèces comme la carpe commune, le saumon atlantique, la truite arc-en-ciel, le poisson chat, le tilapia du Nil et l'huître du Pacifique. Moav (1976) a décrit l'amélioration génétique incluant une large gamme d'activités et de disciplines comme pouvant être divisée selon les principaux thèmes :

- (i) programme de sélection et génétique quantitative
- (ii) estimation des interactions génotype environnement
- (iii) hybridation
- (iv) utilisation des marqueurs génétiques
- (v) gynogenèse, polyploïdie et mutagenèse

Enfin, l'amélioration génétique aborde également l'étude des ressources génétiques au sein des populations.

Concernant les programmes de sélection, le but est de déterminer si le (ou les) caractère(s) étudié(s) peut(vent) être sélectionné(s) afin d'améliorer les performances des individus en élevage. Pour ce faire, des plans de croisements prédéfinis sont réalisés à partir de parents choisis soit d'une fraction aléatoire de la population, soit de parents sélectionnés afin d'obtenir des familles de plein-frères et/ou de demi-frères ou des groupes sélectionnés. Ceci permet d'estimer des paramètres génétiques tels que **l'héritabilité** ou **les corrélations génétiques** des caractères étudiés. La présence de corrélations génétiques implique que l'altération d'un des caractères entraîne un changement pour le caractère associé (Falconer, 1981). Ce changement peut être positif ou négatif, et son intensité dépend du degré de la corrélation entre les deux caractères. L'héritabilité peut-être de 2 types. On appelle héritabilité

au sens large ('broad sense heritability') le rapport entre la variance génétique ( $V_g$ ) et la variance phénotypique ( $V_p$ ), et l'héritabilité au sens strict ('narrow sense heritability') le rapport entre la variance génétique additive ( $V_a$ ) et la variance phénotypique ( $V_p$ ) dans une population donnée avec :

$$V_p = V_g + V_e = V_a + V_d + V_i + V_e$$

$V_e$  étant la variance environnementale,  $V_i$  la variance d'interaction et  $V_d$  la variance de dominance.

L'héritabilité au sens strict est un concept fondamental en génétique quantitative qui a une très grande utilité dans la pratique de l'amélioration des plantes et des animaux (Verrier *et al.*, 2001). Cette valeur est théoriquement comprise entre 0 et 1 avec comme signification que :

- 0 indique que le caractère n'est en aucun cas sélectionnable car la totalité de la variance phénotypique est entièrement due aux facteurs environnementaux,
- 1 permet de garantir la sélection du caractère étudié car toute la variance est due à la variance génétique additive.

Verrier *et al.* (1991) précisent également que les caractères quantitatifs chez les animaux peuvent être regroupés en trois principales catégories qui sont des caractères peu héritable ( $h^2 < 0,2$ ), des caractères moyennement héritable ( $0,2 < h^2 < 0,4$ ) et des caractères fortement héritable ( $h^2 > 0,4$ ). L'héritabilité d'un caractère fournit donc une indication sur la capacité d'une population à répondre à la sélection (Falconer et Mackay, 1996 ; Lynch et Walsh, 1998). Gjedrem (1983) synthétise les résultats d'héritabilité obtenus dans 60 expériences de sélection chez les poissons et les mollusques entre 1972 et 1983. Nombre de ces expériences ont été basées à partir d'un faible nombre de familles excepté chez les salmonidés. Par conséquent, il en résulte une estimation biaisée de l'héritabilité et un écart type important. Or les programmes de sélection ont besoin de la meilleure estimation possible des paramètres génétiques pour des caractères économiquement importants.

Chez les mollusques, les estimations d'héritabilité pour divers caractères ont été largement documentées notamment chez les bivalves (tableau 2). En effet, ces derniers sont de très bons candidats pour des programmes de sélection compte tenu de leur importance économique, du contrôle du cycle biologique de certaines espèces, en particulier les huîtres,

de la grande variabilité génétique et d'une fécondité importante (Gosling, 2003). D'après le tableau 2, la variance génétique additive est importante pour de nombreux caractères analysés dans ces populations, laquelle indique que les programmes de sélection sont parfaitement envisageables. Il est à noter que la grande majorité de ces études chez les mollusques marins concerne la croissance, alors que seulement 8 caractères parmi les 134 présentés abordent la survie (tableau 2). En effet, ce caractère est considéré comme étant très difficile à améliorer par l'intermédiaire de la sélection génétique (Gjedrem, 1985), alors que la croissance est généralement considérée comme étant un caractère présentant une héritabilité faible à modérée (Toro et Newkirk, 1990).

Les estimations de l'héritabilité pour la longueur de la coquille au stade larvaire chez *Mytilus chilensis* ont des valeurs comprises entre  $0,2 \pm 0,1$  et  $0,9 \pm 0,3$  (Toro et Parades, 1996). Les interactions significatives entre « environnement » (site) et « groupe génétique » trouvées dans cette étude indiquent que la sélection doit être faite pour chaque site de culture. En supplément, la proportion de la variance additive peut varier au cours du temps. Certaines études indiquent une augmentation de l'héritabilité avec l'âge notamment pour l'ormeau (Jónasson *et al.*, 1999), chez les huîtres (Longwell, 1976 ; Newkirk *et al.*, 1977 ; Losee, 1978) et chez les moules (Innes et Haley, 1977 ; Newkirk, 1980). Même si ces études concernant les bivalves sont basées sur un faible nombre de familles, ce constat a été également relevé chez les salmonidés pour un plus grand nombre de familles (Refstie, 1980 ; Gjerde et Schaeffer, 1989 ; Jónasson, 1993 ; Jónasson *et al.*, 1997). Il n'est donc pas rare que les héritabilités estimées pour les stades précoces (larvaire et naissain) soient plus faibles qu'à la taille commerciale. Mais dans certains cas, l'héritabilité peut diminuer avec l'âge des individus. Ainsi chez *Mercenaria mercenaria*, l'héritabilité de la longueur de la coquille a été déterminée à partir d'un croisement ayant produit 31 familles de demi-frères et 95 familles de plein-frères. Les valeurs obtenues sont comprises entre  $0,51 \pm 0,10$  et  $1,28 \pm 0,25$  lors de la phase larvaire (Hilbish *et al.*, 1993) et entre  $-0,06 \pm 0,06$  et  $0,52 \pm 0,10$  à 15 mois (Rawson et Hilbish, 1991). Ce même constat a été effectué chez *Crassostrea gigas* avec des estimations d'héritabilité fortes comprises entre 0,31 et 1,17 pour tous les caractères analysés chez du naissain âgé de 12 mois ; puis une diminution importante de ces valeurs a été observée 6 mois plus tard avec des estimations d'héritabilité comprises entre 0 et 0,37 (Lannan, 1972). C'est pourquoi il est nécessaire pour chaque espèce de connaître à quel stade, pour quel caractère et dans quel environnement la sélection est la plus efficace.

Chez les huîtres, les principaux objectifs des programmes de sélection ont été décrits par Mahon (1983) en quatre groupes principaux visant à améliorer des caractères d'intérêt commerciaux : (a) caractères liés à la ponte et au développement larvaire ; (b) amélioration de la survie et de la croissance de la fixation à la taille commerciale ; (c) résistance à des facteurs environnementaux défavorables ; et (d) morphométrie de l'huître. Parmi ces quatre groupes, le second est le plus fréquemment cité par les scientifiques et les professionnels même si les objectifs peuvent différer entre les pays, entre les espèces et éventuellement entre différentes régions d'un pays. De nos jours, la survie et la croissance sont toujours les deux caractères prioritaires étudiés dans les programmes de sélection (Lymbery, 2000).

En Australie, plusieurs programmes de sélection ont débuté dans les années 1990 visant à améliorer la croissance chez les huîtres. A partir de 1990, un programme de sélection massale a été initié par le NSW Fisheries pour *Saccostrea commercialis* à partir d'individus présentant les meilleures croissances. Les résultats acquis après deux générations de sélection confirment ceux obtenus en première génération à savoir que la croissance peut être améliorée via une stratégie de sélection (Nell *et al.*, 1996 ; Nell *et al.*, 1999). Pour *Crassostrea gigas*, un programme de sélection a débuté depuis 1996 en collaboration entre le CSIRO Marine Research (Commonwealth Scientific & Industrial Research Organisation), le TAFI (Tasmanian Aquaculture et Fisheries Institute), le FRDC (Fisheries Research et Development Corporation), le Aquaculture CRC et l'industrie ostréicole australienne. Les principaux objectifs de ce programme visent à améliorer la croissance, la qualité de la chair et la forme de la coquille par l'intermédiaire de plusieurs stratégies de sélection (sélection individuelle et/ou familiale, croisements consanguins). Les premiers résultats indiquent un gain de performance pour tous les caractères étudiés avec les meilleurs résultats via la sélection familiale (CSIRO, 2002).

Aux USA, le « MBP » ('Molluscan Broodstock Program' : <http://www.hmsc.orst.edu/projects/mbp>), programme de sélection ayant pour objectif d'améliorer le rendement en culture, soit le produit croissance x survie, a été initié en collaboration avec les écloséries américaines sur la côte ouest des U.S.A. Les résultats de ce programme, basé sur un nombre important de familles (>400), montrent une héritabilité assez forte pour ce caractère (Langdon *et al.*, 2000), la composante «survie» participant pour une part importante dans cette valeur (Langdon, com. pers.). Dernièrement, Langdon *et al.* (2003)



ont obtenu des héritabilités pour le rendement comprises entre  $0,01 \pm 0,04$  et  $0,52 \pm 0,16$  après une génération de sélection encourageant ainsi l'application de programme de sélection à plus long terme pour ce caractère.

En France, des croisements de type hiérarchique (chaque mâle étant croisé avec plusieurs femelles, générant des familles de plein- et demi-frères) ont été réalisés à partir de 15 familles de plein-frères et 5 familles de demi-frères afin de tester les effets génétiques sur la croissance, la survie et l'effort reproducteur (Ernande, 2001). Les bases génétiques de la plasticité de ces caractères ont également été étudiées (Ernande *et al.*, sous presse). L'analyse des données obtenues en milieu contrôlé (LCPL-Bouin) et milieu naturel (CREMA-L'Houmeau) montre des différences significatives entre familles pour l'ensemble des caractères étudiés. Parmi les 3 caractères étudiés, la survie présente la plus forte héritabilité ( $0,28 \pm 0,18$ ). Pour ce qui concerne la plasticité de ces caractères, l'effort reproducteur présente une forte héritabilité ( $0,58 \pm 0,33$ ). L'étude des corrélations génétiques et phénotypiques (en milieu contrôlé) entre les caractères de croissance, effort reproductif et survie est particulièrement intéressante. Les corrélations phénotypiques entre (1) croissance et survie et (2) croissance et effort reproductif sont négatives. A l'inverse, la corrélation phénotypique entre croissance et effort reproductif est positive. Le signe des corrélations génétiques entre ces caractères change en fonction des environnements dans lesquels les huîtres sont élevées. Par exemple, la corrélation génétique entre survie et effort reproducteur est significativement positive en milieu « riche » mais significativement négative en milieu « pauvre ». De plus, une forte corrélation génétique positive entre survie et plasticité de l'effort reproducteur a également été montrée. Ces résultats démontrent la grande flexibilité des « mécanismes » physiologiques sous-jacents et l'importance des interactions animal-environnement dans les études génétiques chez les huîtres.

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Haliotis rufescens</i>	Survie (4 mois)	0,11 <sup>NP</sup>	Jónasson <i>et al.</i> , 1999
	Longueur coquille (8 mois)	0,08 <sup>NP</sup>	
	Longueur coquille (10 mois)	0,06 <sup>NP</sup>	
	Longueur coquille (18 mois)	0,27 <sup>NP</sup>	
	Longueur coquille (24 mois)	0,34 <sup>NP</sup>	
<i>Crassostrea gigas</i>	Survie larvaire	0,31 ± 0,06 <sup>FS</sup>	Lannan, 1972
	Succès à la fixation	0,09 ± 0,08 <sup>FS</sup>	
	Longueur (12 mois)	0,81 ± 0,07 <sup>FS</sup>	
	Longueur (18 mois)	0 <sup>FS</sup>	
	Largeur (12 mois)	1,17 ± 0,05 <sup>FS</sup>	
	Largeur (18 mois)	0,10 ± 0,12 <sup>FS</sup>	
	Hauteur (12 mois)	0,81 ± 0,27 <sup>FS</sup>	
	Hauteur (18 mois)	0,19 ± 0,00 <sup>FS</sup>	
	Taille (12 mois)	0,93 ± 0,28 <sup>FS</sup>	
	Taille (18 mois)	0,15 ± 0,14 <sup>FS</sup>	
	Ratio longueur / hauteur (12 mois)	0,31 ± 0,18 <sup>FS</sup>	
	Ratio longueur / hauteur (18 mois)	0,13 ± 0,12 <sup>FS</sup>	
	Poids de chair (18 mois)	0,37 ± 0,20 <sup>FS</sup>	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Crassostrea gigas</i>	Poids coquille (18 mois)	$0,32 \pm 0,30^{\text{FS}}$	Lannan, 1972
	Poids total (18 mois)	$0,33 \pm 0,19^{\text{FS}}$	
	Ratio poids chair / poids total	$0,46 \pm 0,22^{\text{FS}}$	
	Taille finale	$\approx 0,20^{\text{N}}$	Hedgecock <i>et al.</i> , 1991
	Rendement	$0,01 \pm 0,04 - 0,52 \pm 0,16^{\text{R}}$	Langdon <i>et al.</i> , 2003
	Survie larvaire	$0,55 \pm 0,40^{\text{N}} / 0,81 \pm 0,29^{\text{B}}$	Ernande <i>et al.</i> , 2003
	Croissance larvaire	$0,24 \pm 0,57^{\text{N}} / 0,91 \pm 0,65^{\text{B}}$	
	Taux de développement	$0,10 \pm 0,17^{\text{N}} / 0,37 \pm 0,19^{\text{B}}$	
	Taille à la fixation	$0,41 \pm 0,29^{\text{N}} / 0,41 \pm 0,16^{\text{B}}$	
	Taux de métamorphose	$0,10 \pm 0,17^{\text{N}} / 0,31 \pm 0,14^{\text{B}}$	
	Survie juvénile	$-0,02 \pm 0,07^{\text{N}} / 0,24 \pm 0,09^{\text{B}}$	
	Poids après métamorphose	$0,19 \pm 0,18^{\text{N}} / 0,30 \pm 0,13^{\text{B}}$	
	Croissance juvénile	$0,05 \pm 0,18^{\text{N}} / 0,32 \pm 0,20^{\text{B}}$	
	Poids final	$-0,01 \pm 0,02^{\text{N}} / -0,04 \pm 0,03^{\text{B}}$	
<i>C. virginica</i>	Croissance larvaire (6 jours)	$0 - 0,24^{\text{HS}} / 0,10 - 0,46^{\text{FS}}$	Haley <i>et al.</i> , 1975
	Croissance larvaire (16 jours)	$0,08^{\text{HS}} / 0,13 - 0,25^{\text{FS}}$	
	Longueur (2 ans)	$0,2^{\text{NP}}$	
	Poids (2 ans)	$0,25^{\text{NP}}$	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>C. virginica</i>	Largueur coquille (2 ans)	0 <sup>NP</sup>	Haley <i>et al.</i> , 1975
	Croissance larvaire	0,24 <sup>HS</sup>	Longwell, 1976
	Croissance naissain (33 jours post fixation)	0,93 <sup>R</sup>	
	Croissance larvaire (6 jours)	0,09 – 0,51 <sup>FS</sup> / 0,26 – 0,39 <sup>HS</sup>	Newkirk <i>et al.</i> , 1977
	Croissance larvaire (16 jours)	0,50 <sup>HS</sup> – 0,60 <sup>FS</sup>	
	Croissance larvaire (7 jours)	0,07 ± 0,09 – 0,90 ± 0,59 <sup>HS</sup>	Losee, 1978
	Croissance larvaire (14 jours)	0,27 ± 0,29 – 0,62 ± 0,46 <sup>HS</sup>	
	Croissance larvaire (21 jours)	0,30 ± 0,31 – 0,85 ± 0,56 <sup>HS</sup>	
	Longueur coquille (6 semaines post fixation)	0,29 ± 0,30 – 0,71 ± 0,50 <sup>HS</sup>	
	Largeur coquille (6 semaines post fixation)	0,20 ± 0,23 – 0,89 ± 0,59 <sup>HS</sup>	
	Longueur coquille larvaire	0,14 ± 0,07 – 0,44 ± 0,14 <sup>N</sup>	Davis, 2000
	Poids total (7 mois)	0,10 ± 0,05 – 0,51 ± 0,15 <sup>N</sup>	
<i>Saccostrea cucullata</i>	Poids total (15 mois)	0,28 ± 0,01 <sup>R</sup>	Jarayabhand et Thavornyutikarn, 1995
<i>Ostrea chilensis</i>	Hauteur de la coquille (30 mois)	0,34 ± 0,12 <sup>R</sup>	Toro et Newkirk, 1991
	Poids total (8 mois)	0,35 ± 0,08 – 0,69 ± 0,11 <sup>R</sup>	Toro <i>et al.</i> , 1995
	Poids total (14 mois)	0,24 ± 0,06 – 0,55 ± 0,10 <sup>R</sup>	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Ostrea chilensis</i>	Poids total (27 mois)	$0,29 \pm 0,13 - 0,43 \pm 0,18^R$	Toro <i>et al.</i> , 1995
	Longueur totale (8 mois)	$0,27 \pm 0,06 - 0,70 \pm 0,10^R$	
	Longueur totale (14 mois)	$0,36 \pm 0,07 - 0,63 \pm 0,09^R$	
	Longueur totale (27 mois)	$0,31 \pm 0,11 - 0,45 \pm 0,12^R$	
<i>O. edulis</i>	Poids total (6 mois)	$0,14 \pm 0,12^R$	Toro et Newkirk, 1990
	Hauteur de la coquille (6 mois)	$0,11 \pm 0,04^R$	
	Poids total (18 mois)	$0,24 \pm 0,20^R$	
	Hauteur de la coquille (18 mois)	$0,19 \pm 0,07^R$	
<i>Crepidula</i>	Croissance larvaire	$0,35^B$	Hilbish <i>et al.</i> , 1999
<i>forficata</i>	Vitesse de natation	$0,37^B$	
<i>Pinctada fucata</i>	Largeur de la coquille (3 ans – 2 <sup>nde</sup> génération)	$0,31^R$	Wada, 1984
<i>martensii</i>	Concavité de la coquille (3 ans – 2 <sup>nde</sup> génération)	$0,32^R$	Wada, 1986a
	Largeur de la coquille (3 ans – 3 <sup>ème</sup> génération)	$0,47^R$	
	Concavité de la coquille (3 ans – 3 <sup>ème</sup> génération)	$0,35^R$	
	Croissance larvaire (5 jours)	$0,34^S - 0,45^D$	
	Croissance larvaire (10 jours)	$0,18^S - 0,11^D$	
	Croissance larvaire (15 jours)	$0,08^S - 0,28^D$	
	Largeur coquille (2 ans – 1 <sup>ère</sup> génération)	$0,01 - 0,46^R$	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

Espèce	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Pinctada fucata</i>	Largeur coquille(3 ans - 1 <sup>ère</sup> génération)	0,25 <sup>R</sup>	Wada, 1994
<i>martensii</i>	Largeur de la coquille (3 ans– 2 <sup>nde</sup> génération)	0,13 – 0,35 <sup>R</sup>	
	Concavité de la coquille (3 ans – 2 <sup>nde</sup> génération)	0,13 – 0,37 <sup>R</sup>	
	Concavité de la coquille (3 ans – 3 <sup>ème</sup> génération)	0,10 – 0,74 <sup>R</sup>	
<i>Mercenaria</i>	Longueur de la coquille (Prodissoconque I)	0,51 ± 0,10 <sup>B</sup> / 0,58 ± 0,16 <sup>N</sup>	Hilbish <i>et al.</i> , 1993
<i>mercenaria</i>	Longueur de la coquille (2 jours)	0,67 ± 0,14 <sup>B</sup> / 1,08 ± 0,29 <sup>N</sup>	
	Longueur de la coquille (10 jours)	1,28 ± 0,25 <sup>B</sup> / 0,82 ± 0,28 <sup>N</sup>	
	Longueur de la coquille (9 mois)	0,91 ± 0,13 <sup>B</sup> / 0,85 ± 0,22 <sup>N</sup>	
	Longueur de la coquille (9 mois)	0,57 ± 0,12 – 2,09 ± 0,31 <sup>B</sup>	Rawson et Hilbish, 1990
		0,72 ± 0,32 – 0,91 ± 0,17 <sup>N</sup>	
	Longueur de la coquille (15 mois)	-0,07 ± 0,03 – 0,52 ± 0,10 <sup>B</sup>	Rawson et Hilbish, 1991
		-0,06 ± 0,06 – 0,37 ± 0,12 <sup>N</sup>	
	Taux de croissance (2 ans)	0,42 ± 0,10 – 0,43 ± 0,06 <sup>R</sup>	Hadley <i>et al.</i> , 1991
	Taux de croissance (18 mois)	0,42 <sup>R</sup>	Crenshaw <i>et al.</i> , 1996
<i>Mytilus chilensis</i>	Longueur de la coquille (6 jours)	0,3 ± 0,1 – 0,6 ± 0,2 <sup>S</sup>	Toro et Parades, 1996
		0,5 ± 0,3 – 0,8 ± 0,3 <sup>D</sup>	
	Longueur de la coquille (12 jours)	0,2 ± 0,1 – 0,6 ± 0,1 <sup>S</sup>	
		0,4 ± 0,3 – 0,7 ± 0,1 <sup>D</sup>	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Mytilus chilensis</i>	Longueur de la coquille (20 jours)	$0,4 \pm 0,2 - 0,5 \pm 0,2^S$	Toro et Parades, 1996
		$0,6 \pm 0,2 - 0,9 \pm 0,3^D$	
<i>M. edulis</i>	Longueur de la coquille (16 jours)	$0,16^{HS} / 0,29^{FS}$	Innes et Haley, 1977
	Croissance larvaire	$0,12^{HS} / 0,62^{FS}$	Newkirk, 1980
	Longueur de la coquille au stade larvaire	$0,11 \pm 0,02^S / 0,19 \pm 0,04^D$	Mallet <i>et al.</i> , 1986
	Longueur de la coquille au stade juvénile	$0,62 \pm 0,06^{HS}$	
	Longueur de la coquille au stade adulte	$0,22 \pm 0,07^{HS} / 0,92 \pm 0,27^{FS}$	
	Survie larvaire	$0^{HS}$	
	Survie adulte	$0 - 0,15 \pm 0,44^{HS}$	
	Longueur coquille (14 jours)	$0,8 \pm 0,5^S / 0,9 \pm 0,3^D$	Strömngren et Nielsen, 1989
	Longueur coquille (28 jours)	$0,5 \pm 0,3^S / 0,6 \pm 0,2^D$	
	Longueur coquille (3,5 mois)	$0,2 \pm 0,1^S / 0,9 \pm 0,4^D$	
	Longueur coquille (4,5 mois)	$0,6 \pm 0,2^S / 0,6 \pm 0,2^D$	
	Croissance juvénile (4,5 mois)	$0,9 \pm 0,7^S / 1,2 \pm 0,5^D$	
	Croissance juvénile (13 mois)	$0,5 \pm 0,2^S / 0,8 \pm 0,3^D$	
<i>M. galloprovincialis</i>	Longueur (1 an)	$0,01 - 0,10^N$	Brichette <i>et al.</i> , 2001
	Surface coquille (1 an)	$0,01 - 0,22^N$	
	Longueur (16 mois)	$0,03 - 0,23^N$	

**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>M. galloprovincialis</i>	Surface (16 mois)	0,03 – 0,23 <sup>N</sup>	Brichette <i>et al.</i> , 2001
<i>Argopecten</i>	Poids total (1 an)	0,33 ± 0,08 – 0,59 ± 0,13 <sup>R</sup>	Ibarra <i>et al.</i> , 1999
<i>ventricosus</i>	Largeur de la coquille (1 an)	0,10 ± 0,07 – 0,18 ± 0,08 <sup>R</sup>	
<i>A. irradians</i>	Taux de croissance (1 an)	0,21 <sup>R</sup>	Crenshaw <i>et al.</i> , 1991
<i>Littorina saxatilis</i>	Hauteur de la coquille	0,31 – 0,67 <sup>B</sup> / -0,00 – 0,07 <sup>N</sup>	Carballo <i>et al.</i> , 2001
	Hauteur de l'ouverture de la coquille(SM3)	0,37 – 0,65 <sup>B</sup> / 0 – 0,14 <sup>N</sup>	
	Largeur de l'ouverture de la coquille (SM4)	0,19 – 0,67 <sup>B</sup> / -0,01 – 0,12 <sup>N</sup>	
	Largeur de la première spirale de la coquille	0,27 – 0,58 <sup>B</sup> / 0,00 – 0,16 <sup>N</sup>	
	Distance entre la fin de la 1 <sup>ère</sup> spirale et l'apex	0,19 – 0,42 <sup>B</sup> / -0,00 – 0,06 <sup>N</sup>	
	Longueur maximale de l'ouverture de la coquille	0,24 – 0,57 <sup>B</sup> / 0,01 – 0,10 <sup>N</sup>	
	Distance entre le centre de la spirale et l'apex (Y)	0,09 – 0,45 <sup>B</sup> / 0,01 – 0,09 <sup>N</sup>	
	Ratio de la première spirale (R)	0,10 – 0,60 <sup>B</sup> / 0,03 – 0,14 <sup>N</sup>	
	Diamètre de la coquille au sommet	0,41 – 0,72 <sup>B</sup> / 0,01 – 0,12 <sup>N</sup>	
	Largeur de l'ouverture au sommet de la coquille	0,07 – 0,52 <sup>B</sup> / -0,01 – 0,07 <sup>N</sup>	
	Ratio Y/R	-0,09 – 0,20 <sup>B</sup> / -0,17 – 0,20 <sup>N</sup>	
	Ratio SM4/SM3	-0,06 – 0,24 <sup>B</sup> / -0,24 – 0,22 <sup>N</sup>	
<i>Euvola ziczac</i>	Longueur de la coquille (77 jours)	0,13 ± 0,05 <sup>R</sup>	Perez et Alfonsi, 1999



**Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.** (FS : à partir des plein-frères ; HS : à partir des demi-frères ; S : à partir des mâles ; D : à partir des femelles ; N : héritabilité au sens strict ; B : héritabilité au sens large ; R : héritabilité réalisée ; NP : non précisé).

<i>Espèce</i>	Caractère	$h^2$	Référence
<i>Euvola ziczac</i>	Longueur de la coquille (109 jours)	$0,13 \pm 0,05^R$	Perez et Alfonsi, 1999
	Longueur de la coquille (143 jours)	$0,25 \pm 0,07^R$	
	Longueur de la coquille (172 jours)	$0,42 \pm 0,09^R$	
	Longueur de la coquille (201 jours)	$0,65 \pm 0,12^R$	
	Longueur de la coquille (253 jours)	$0,59 \pm 0,12^R$	
	Longueur de la coquille (294 jours)	$0,54 \pm 0,11^R$	
	Largeur de la coquille (77 jours)	$0,10 \pm 0,03^R$	
	Largeur de la coquille (109 jours)	$0,12 \pm 0,04^R$	
	Largeur de la coquille (143 jours)	$0,33 \pm 0,08^R$	
	Largeur de la coquille (172 jours)	$0,55 \pm 0,10^R$	
	Largeur de la coquille (201 jours)	$0,67 \pm 0,13^R$	
	Largeur de la coquille (253 jours)	$0,48 \pm 0,09^R$	
	Largeur de la coquille (294 jours)	$0,47 \pm 0,09^R$	
<i>Placopecten magellanicus</i>	Croissance larvaire (4 jours)	$1,10 \pm 0,17^B$	Jones <i>et al.</i> , 1996
	Croissance larvaire (14 jours)	$1,24 \pm 0,40^B$	
	Croissance larvaire (21 jours)	$1,21 \pm 0,38^B$	



Partie II :  
Première génération : bases  
génétiques de la survie, de la  
croissance et du rendement du  
naissain de l'huître creuse  
*Crassostrea gigas*



*Chaland Ifremer « Melosira »*



---

## **PARTIE II : Première génération : bases génétiques de la survie, de la croissance et du rendement du naissain de l’huître creuse *Crassostrea gigas***

---

### **A. Introduction**

Aux USA, les travaux menés chez *Crassostrea gigas* dans les années 1970-1980, suite aux problèmes de mortalités estivales survenus dès les années 1960, ont montré que ces mortalités affectaient différenciellement des familles bi-parentales (Beattie *et al.*, 1980). Un schéma de sélection, basé sur (1) des « challenges » thermiques appliqués aux géniteurs et (2) la sélection des meilleures familles issues de ces géniteurs fut alors proposé (Beattie *et al.*, 1980). Les résultats obtenus en troisième génération ont montré une diminution significative des mortalités (Hershberger *et al.*, 1984) mais le schéma de croisement et de sélection utilisée n’ont apparemment pas permis de calculer l’héritabilité du caractère ni de poursuivre à plus long terme ce programme. De la même manière, des différences significatives en terme de survie entre familles bi-parentales ont été mises en évidence en France (Pajot *et al.*, 1998 ; Le Borgne, com. pers.). Les différences observées entre familles restent cependant parfois difficiles à interpréter du fait (1) des biais possibles liés à la confusion entre effet « famille » et effet « environnement précoce » et (2) à la possible transmission verticale d’agents pathogènes (notamment le virus de type herpes). Pour ce qui concerne les effets environnementaux, il est la plupart du temps impossible de disposer des infrastructures d’élevage suffisantes pour réaliser des réplicats de chaque famille. De plus, des mortalités différentielles ont été observées entre familles élevées en mélange, l’identification familiale étant réalisée *a posteriori* grâce à l’utilisation de marqueurs microsatellites (Boudry *et al.*, 1998 ; Boudry *et al.*, 2002), ce qui permet alors d’exclure tout biais environnemental.

Malgré ces études, l’estimation des paramètres génétiques de la survie en période estivale chez *C. gigas* n’a jamais été obtenue. C’est pourquoi par l’intermédiaire du même plan de croisement utilisé par Ernande *et al.* (2003), des familles de plein- et demi-frères ont été réalisées. Pendant la phase d’élevage larvaire, la micronurserie et la nurserie, des suivis rigoureux de la survie et de la croissance ont été effectués en conservant à toutes les étapes de la production la totalité de la variance phénotypique. Dès que la taille du naissain a été suffisante, les familles ont été disposées pendant la période estivale selon un dispositif multi-sites sur le littoral français. A la fin de l’été, la survie des familles a été estimée afin de

calculer les paramètres génétiques de la survie. De la même manière, la croissance et le rendement de ces familles ont été enregistrés, et l'estimation de l'héritabilité pour ces 2 caractères a également été obtenue.

Pour des raisons de compréhension, la première génération a été divisée en deux parties. La première partie aborde les phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie, et la seconde partie présente l'expérience de la caractérisation sur estran (CARES : CARactérisation sur EStran) des cheptels.

## **B. Phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie**

### **1. Introduction**

Trois séries de croisements hiérarchisés par les mâles ont été réalisées chez *Crassostrea gigas* afin d'obtenir 72 familles de plein-frères et 18 familles de demi-frères. Les suivis des taux d'éclosions, taux de survies larvaires, taux de fixations (ou taux de métamorphoses), taux de survies en micronurserie et nurserie, et les croissances larvaires ont été effectués. Les résultats acquis sont présentés dans cette partie.

### **2. Matériel et méthodes**

#### **2.1. Echantillonnage des géniteurs (G0)**

300 huîtres (calibre n°3 = 66–85g) ont été échantillonnées en novembre 2000 par le Laboratoire de Génétique et Pathologie, puis maintenues dans des bassins extérieurs jusqu'à leur entrée en maturation. Ces géniteurs potentiels sont originaires d'une population d'huîtres du bassin de Marennes-Oléron issues de captage naturel de Seudre. Aucun transfert entre bassins ostréicoles n'a été effectué : ils ont donc la même origine et le même parcours zootechnique.

## 2.2. Réalisation des familles (G1)

### 2.2.1. Plan de croisement

Le plan de croisement utilisé est de type hiérarchisé par les mâles, c'est à dire que chaque mâle a été croisé avec plusieurs femelles différentes, les mâles et les femelles étant choisis aléatoirement dans la population, ce qui permet d'obtenir des familles de plein- et demi-frères. Ainsi par l'analyse des fratries, ce croisement permet de calculer les paramètres génétiques (héritabilité et corrélations) et de distinguer la variance génétique additive ( $V_a$ ). La variance phénotypique est alors séparée en composantes d'observations attribuables (Falconer et Mackay, 1996) :

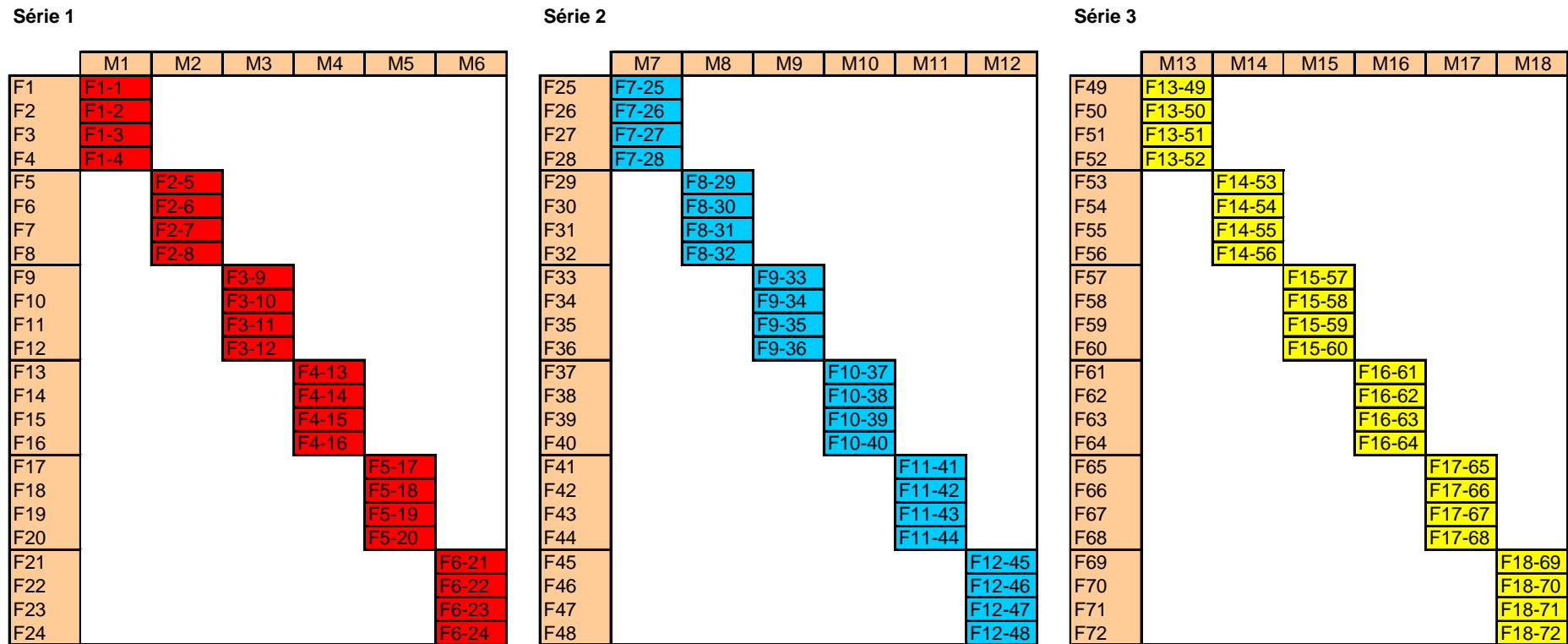
- aux différences entre les enfants des différents mâles (composante inter-mâle :  $\sigma^2_s$ )
- aux différences entre les enfants des femelles accouplées au même mâle (composante inter-femelle et intra-mâle :  $\sigma^2_d$ )
- aux différences entre les enfants d'une même femelle (composante intra-femelle :  $\sigma^2_w$ )

L'écloserie de La Tremblade ne disposant que de 24 bacs de 30 litres en salle d'élevage larvaire et afin de disposer d'un nombre important de familles pour une meilleure estimation des paramètres génétiques, 3 séries de croisements successifs ont été réalisées les 02 février 2001, 02 mars 2001 et 18 avril 2001 respectivement pour les séries 1, 2 et 3. Pour chaque série, 6 mâles ont été utilisés et chaque mâle a été croisé avec quatre femelles afin d'obtenir 6 familles de demi-frères et 24 familles de plein-frères (figure 7).

La numérotation des géniteurs utilisés pour les différentes séries est la suivante :

- Série 1 : femelles 1 à 24 et mâles 1 à 6
- Série 2 : femelles 25 à 48 et mâles 7 à 12
- Série 3 : femelles 49 à 72 et mâles 13 à 18

Pour chaque série de croisements, un témoin d'écloserie nommé 'pool' a été produit avec les géniteurs ayant servi à l'élaboration des 24 familles de la série correspondante.



**Figure 7 : Plan de croisement hiérarchisé par les mâles des 3 séries pour la constitution des familles de première génération.** F m-f représente une famille issue du mâle M croisé avec la femelle F (exemple : F 1-2 est la famille issue du mâle 1 croisé avec la femelle 2). Une famille est constituée d'individus plein-frères, alors que les individus des quatre familles ayant le même mâle pour parent sont des individus demi-frères.



### 2.2.2. Reproduction

Pour chaque série de croisement, 100 huîtres G0 ont été placées en salle de maturation à l'écloserie du LGP (figure 9-A). Après une période de maturation de deux mois induite par une augmentation de la température et un apport phytoplanctonique, les huîtres sont en majorité sexuellement matures. La détermination du sexe est alors effectuée pour retenir, parmi les 100 individus, 24 femelles et 6 mâles en fonction de l'état de maturité des gamètes (mobilité du sperme, développement des ovocytes). L'obtention des gamètes a été faite par stripping afin de contrôler les croisements, et produire les familles selon le plan de croisement défini. Pour les mâles, le sperme collecté a été préalablement filtré sur 45 µm pour éliminer les débris alors que pour les femelles, les ovocytes ont été tamisés sur 60 µm. Ensuite, la concentration des gamètes a été déterminée par l'intermédiaire de l'analyseur d'image SAMBA™. Pour les 30 parents retenus, les gamètes mâles colorés à l'éosine ont été comptés sur une cellule de Thoma (grossissement x 40 ; taille objet 5 à 100 ; profondeur 0,1) et les gamètes femelles ont été dénombrés sur une cellule de Malassez (grossissement x 4 ; taille objet 50 à 400 ; profondeur 0,2). Pour la constitution des familles bi-parentales, la fécondation a requis trois millions d'ovocytes qui ont été mélangés avec la laitance mâle dans la proportion de 200 spermatozoïdes par ovocyte. Pour les pools, réalisés en duplicata, 650 000 ovocytes de chaque femelle ont été utilisés (soit 15 millions au total) puis fécondés avec un mélange de 500 millions de spermatozoïdes de chaque mâle pour chacun des réplicats. Pour optimiser la fécondation, celle-ci a eu lieu dans un bûcher contenant au préalable 200 ml d'eau de mer, puis après 15 minutes, le volume a été complété à 800 ml. Une heure après la fécondation, un contrôle de l'embryogenèse a été effectué au microscope. Lorsque les premiers globules polaires étaient visibles et/ou que les premières divisions cellulaires étaient observées, les embryons ont été disposés dans les jarres d'élevages larvaires. Les fécondations des trois séries de croisement ont été effectuées un lundi afin de standardiser le protocole zootechnique appliqué en élevage larvaire.

Dans le cadre du programme MOREST, chaque individu ayant servi à la reproduction a été conservé pour la détermination :

- des constantes d'affinités d'enzymes digestives (i.e., amylase, laminarinase) (Moal *et al.*, 2000),
- des génotypes soit en marqueurs neutres microsatellites (i.e., L10, L48, BV59, BY56, AMY), soit en marqueurs fonctionnels (i.e., amylase A et B, phosphoglucomutase) (Sellos *et al.*, 2003 ; Tanguy *et al.*, soumis),

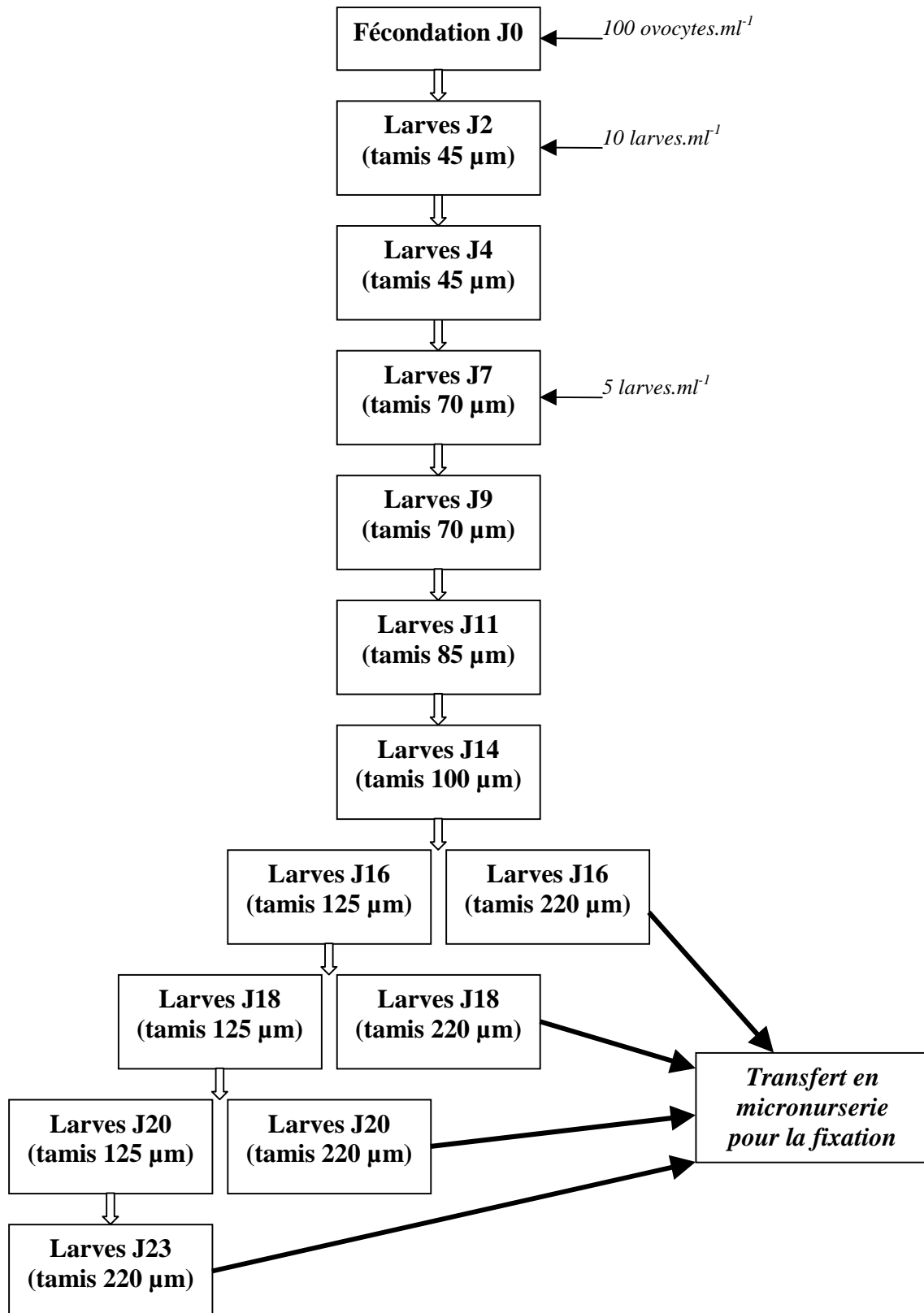
- du statut infectieux concernant l'herpès virus (Renault *et al.*, 1995).

### 2.3. Elevage larvaire

En élevage larvaire, les familles ne sont représentées qu'en un seul exemplaire, alors que les pools des 3 séries sont formés par deux réplicats chacun. L'élevage larvaire a été effectué dans des bacs cylindro-coniques d'un volume de 30 et 150 litres respectivement pour les familles bi-parentales et les pools, soit une densité de 100 embryons par ml (figure 8) (figure 9-B). L'eau de mer a été filtrée par 2 filtres à poches FSI de diamètre nominal 10  $\mu\text{m}$  et 1  $\mu\text{m}$ , puis par 1 filtre CUNOD de diamètre nominal de 1  $\mu\text{m}$ . A partir de la première filtration, un apport trophique quotidien constitué de *Isochrysis galbana* (30 cellules. $\mu\text{l}^{-1}$ ), *Chaetoceros pumilum* (20 cellules.  $\mu\text{l}^{-1}$ ), *Pavlova lutheri* (10 cellules. $\mu\text{l}^{-1}$ ) et *Tetraselmis suecica* (2 cellules. $\mu\text{l}^{-1}$ ) a été distribué à chaque lot. Ceci correspond à un régime alimentaire en excès (Nascimento, 1983), condition indispensable pour éviter la compétition pour la ressource trophique entre les larves. Pendant l'élevage larvaire, les températures ont été comprises entre 23,4°C et 26,5°C, et les salinités entre 25,8 et 30,7. Un bullage permanent permet d'une part de maintenir le taux en oxygène dissous dans le milieu et d'autre part d'homogénéiser les larves et la nourriture dans chaque jarre.

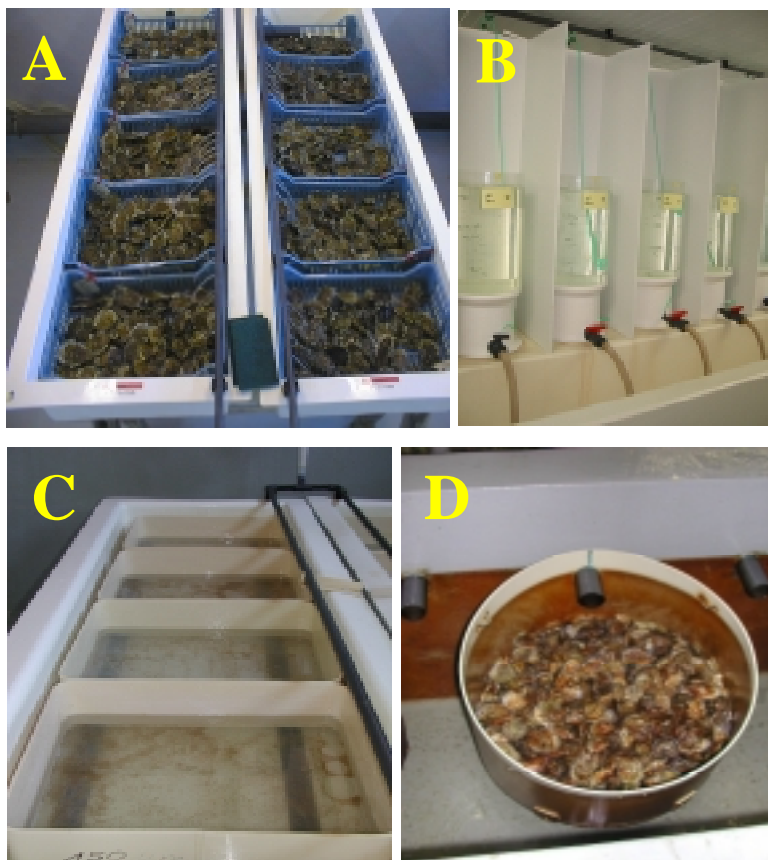
La première filtration a été réalisée deux jours après la fécondation le mercredi matin, et une remise à densité a été effectuée pour les lots présentant des taux d'éclosions supérieurs à 10% afin de ne conserver que 10 larves par ml (figure 8). Une semaine après la fécondation, les effectifs ont été réajustés à 5 larves par ml par élimination d'une partie de la population sans tamisage sélectif. A chaque filtration, l'eau a été renouvelée tous les lundi, mercredi et vendredi jusqu'au début de la fixation des larves, puis tous les 2 jours à partir de cette étape afin d'éviter la fixation des larves dans les jarres d'élevages larvaires (figure 8). Le tamis utilisé pour chaque filtration dépendait de la taille des larves avec comme objectif principal de conserver toute la variabilité phénotypique.

Lors de chaque filtration, une estimation de l'effectif des différents lots a été effectuée. Les larves ont été récupérées sur le tamis utilisé pour la filtration, puis remises en suspension dans une éprouvette. A l'aide d'un agitateur, les larves ont été homogénéisées, et 3 prélèvements ont été effectués. Pour chaque échantillon, les larves ont été comptées, et en fonction des volumes de l'éprouvette (150 ml à 2000 ml) et des prélèvements (50  $\mu\text{l}$  à 200  $\mu\text{l}$ ), l'effectif a été estimé. De la même manière, un suivi de la croissance a été réalisé à chaque filtration. Pour chaque lot, un prélèvement, dont le volume dépendait de la densité larvaire, a



**Figure 8 : Schéma de production en phase larvaire.** J correspond au nombre de jour après la fécondation. Des remises à densités ont été effectuées à J2 ( $10 \text{ larves.ml}^{-1}$ ) et à J7 ( $5 \text{ larves.ml}^{-1}$ ).

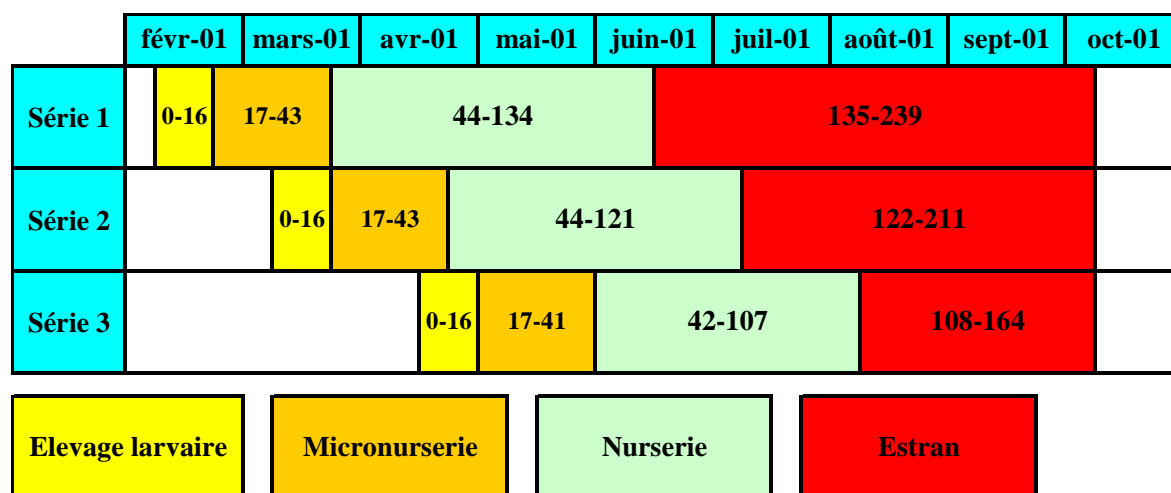
été effectué. Les larves prélevées ont été ensuite formolées, et la taille moyenne des larves a été estimée par mesure du diamètre maximum, soit à l'aide d'un projecteur de profil V-12A Nikon, soit avec le logiciel IPS de l'analyseur d'image Samba™ sur un échantillon de 30 à 100 larves. Lorsque les larves les plus grosses atteignent 250  $\mu\text{m}$ , un double tamisage sur 125  $\mu\text{m}$  et 220  $\mu\text{m}$  a été effectué lors de la filtration suivante. Les larves retenues sur le tamis de 125  $\mu\text{m}$  ont été remises en élevage larvaire après l'estimation de l'effectif, alors que les larves pédivéligères retenues sur le tamis de 220  $\mu\text{m}$  ont été transférées en micronurserie pour l'étape de la métamorphose (figure 8). Cette double filtration a été répétée tous les 2 jours jusqu'à la fixation totale des lots, c'est à dire tête, corps et queue de lot. Ce protocole zootechnique utilisé en élevage larvaire permet donc d'optimiser les estimations des effectifs, par conséquent de mieux estimer la survie, de conserver toute la variabilité phénotypique pour la croissance et mettre en fixation la totalité des lots. Le figure 10 indique la période de l'élevage larvaire pour les différentes séries.



**Figure 9 : Etapes de production des trois séries de la maturation des parents à la nurserie.** A : Bacs de maturation ; B : Jarres d'élevage larvaire (30 litres) ; C : Bac de micronursage ; D : Tamis de nursage.

## 2.4. Micronurserie

Les larves pédivéligères ont été disposées dans des tamis de 150 µm avec de la microbrisure de coquille d’huître (*Crassostrea gigas*) avec un effectif maximal de 50 000 larves par tamis. Pour optimiser la fixation des larves sur la microbrisure, une couche de paraffine a été appliquée sur les bords des tamis afin de diminuer la fixation des larves sur les parois. De même, pendant la première semaine de la phase de micronursage, une faible épaisseur d’eau a été maintenue dans les bacs contenant les tamis. Ces bacs ont une capacité de 120 litres (figure 9-C), et sont alimentés en eau de mer enrichie en phytoplancton à raison d’un débit de 400 litres par heure. La température de l’eau en micronurserie est régulée pour atteindre une température de  $21 \pm 1^\circ\text{C}$ . A J31 ou J32 après la fécondation, la microbrisure a été éliminée par tamisage sur un tamis de 350 µm ou 500 µm en fonction de la taille des naissains. Le naissain a été ensuite pesé, et l’effectif estimé par trois comptages pour déterminer le taux de fixation. L’effectif a été alors réajusté en conservant au maximum 30 000 individus par lot pour les familles bi-parentales réparti dans 2 tamis, et 60 000 individus par lot pour les pools réparti dans 4 tamis. Entre J41 et J43, l’effectif est de nouveau estimé par pesée pour ne conserver que 15 000 individus par famille et 50 000 individus par pool. Les naissains d’une taille d’environ 2 mm, ont été transférés à la nurserie de Bouin du Laboratoire Conchylicole des Pays de Loire (LCPL) pour grossissement. Une semaine avant le transfert en nurserie, la température de l’eau a été progressivement diminuée de  $21^\circ\text{C}$  pour atteindre la température de l’eau du milieu extérieur.



**Figure 10 : Calendrier de production des trois séries de la première génération de l’élevage larvaire à la fin du suivi *in situ*.** Les chiffres indiquent l’âge en jours des huîtres.

## 2.5. Nurserie

Les naissains ont été transférés dans des tubes de 500 mm de maille 1 mm puis maintenus en condition d'élevage intensif avec un apport trophique riche en *Skeletonema costatum* pendant toute la phase de nursage (figure 10) (Bacher et Baud, 1992). L'eau circule dans le tamis selon un système « d'upwelling », c'est à dire que l'eau arrive par le fond du tamis puis est évacuée par un tube situé dans la partie supérieure du tamis (figure 9-D). Les températures de l'eau de mer ont été enregistrées 2 fois par jour par des mesures discrètes. Au fur et à mesure de la croissance des lots, chaque famille bi-parentale a été répartie dans deux tamis de 500 mm de maille 3 mm. De même, les pools ont été répartis dans 4 à 6 tamis. La croissance et la mortalité ont été suivies à J94 après la fécondation par l'estimation de l'effectif par pesée. Une semaine avant la mise sur site, soit à J129, J115 et J102 respectivement pour les séries 1, 2 et 3, chaque lot a été tamisé sur une grille de 8 mm pour éliminer les individus ayant une taille inférieure à la maille, et conserver les individus retenus par la maille pour la mise en élevage sur estran. Lors de ce tamisage, une estimation par pesée a été effectuée pour les deux classes de taille. L'apport trophique a été alors diminué pour « préparer » les huîtres au passage sur estran.

## 2.6. Analyses statistiques

### 2.6.1. Comparaison des performances de survies et croissance aux phases précoces

Les tests statistiques pour tous les caractères étudiés pendant les phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie, ont été construits en intra- et/ou inter-séries afin de comparer les performances entre :

- la qualité des cheptels, c'est à dire la comparaison entre les familles et les pools,
- les familles de demi-frères.

### 2.6.1.1. Phase larvaire

#### *Taux d'éclosion :*

Les comparaisons des taux d'éclosions, rapport entre le nombre de larve D à la première filtration (J2) sur le nombre d'ovocytes utilisés pour les croisements, entre les familles bi-parentales et les pools, et entre les familles de demi-frères ont été traitées par des régressions logistiques pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit qui correspond selon Littell *et al.* (2002) à :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \log(\text{taux d'éclosion}/(1-\text{taux d'éclosion}))$$

#### (a) Modèle qualité des cheptels - inter-séries :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{série} + \text{qualité} + \text{série} * \text{qualité}$$

« série » = effet de la série (1, 2, 3) sur le taux d'éclosion, « qualité » = effet de la qualité (familles bi-parentales versus pools) sur le taux d'éclosion, « série\*qualité » = effet d'interaction entre les séries et la qualité des cheptels.

#### (b) Modèle familles de demi-frères - intra-série :

Pour la série 1, un comptage unique a été effectué pour déterminer le taux d'éclosion. Par conséquent, deux modèles ont été utilisés en fonction des séries à cause de la perte d'un degré de liberté en série 1:

#### *Série 1 :*

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{mâle}$$

#### *Séries 2 et 3 :*

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)}$$

#### (c) Modèle familles de demi-frères - inter-séries :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{série} + \text{mâle(série)}$$

**Taux de survie larvaire :**

Pour l'analyse du taux de survie, les familles n'ayant pas présenté de larves D à la première filtration ont été exclues des analyses à savoir les familles F3-10, F4-14, F6-23, F6-24, F8-30, F13-49 et F14-53. De même, seule une partie des pools a été transférée en micronurserie pour la fixation à cause du manque de place à cette phase de production. L'élevage larvaire des pools a donc été stoppé avant que l'ensemble des larves n'ait atteint le stade pédivéligère. Par conséquent, la comparaison de la survie larvaire entre les familles et les pools a été effectuée jusqu'au 16<sup>ème</sup> jour après la fécondation, c'est à dire avant le début de la fixation des différents lots. Les données de survies larvaires ont été traitées par la procédure GENMOD avec une transformation log des données, et traitement selon une distribution de Poisson (McCullagh et Nelder, 1989 pour les détails) par le modèle suivant :

(a) Modèle qualité des cheptels - inter-séries :

$$\text{Log (survie larvaire)} = \text{série} + \text{qualité} + \text{série} * \text{qualité} + \text{temps} * \text{série} + \text{temps} * \text{qualité} + \text{temps} * \text{série} * \text{qualité}$$

Le facteur « temps » représente les effectifs à J2, J7 et J16 après la fécondation, sachant que les effectifs ont été corrigés par les remises à densité effectuées au cours de l'élevage larvaire.

La survie larvaire des familles de demi-frères, depuis J2 jusqu'à ce que la totalité des larves pédivéligères des 3 séries ait été envoyée en fixation, soit à J23, a été également traitée par la procédure GENMOD et une transformation logit des données selon une distribution binomiale et selon les modèles suivants :

(b) Modèle familles de demi-frères intra-série :

$$\text{Logit (survie larvaire)} = \text{mâle}$$

(c) Modèle familles de demi-frères inter-séries :

$$\text{Logit (survie larvaire)} = \text{série} + \text{mâle(série)}$$



**Taux de croissance larvaire :**

Pour augmenter la normalité et l'homoscédasticité des variances, une transformation log du diamètre maximum a été réalisée (Neter *et al.*, 1985). Les données de croissance acquise à J2, J7, J11, J14, et J16 ont été analysées par une ANCOVA par l'intermédiaire de la procédure GLM de SAS® (SAS Institute Inc., 1989) selon les modèles suivants :

(a) Modèle qualité des cheptels - inter-séries :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{série} + \text{qualité} + \text{série} * \text{qualité} + \text{jour} + \text{jour} * \text{série} + \text{jour} * \text{qualité} + \text{jour} * \text{série} * \text{qualité} + \text{résiduelle.}$$
(b) Modèle familles de demi-frères – intra-série :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)} + \text{jour} + \text{jour} * \text{mâle} + \text{jour} * \text{femelle(mâle)} + \text{résiduelle.}$$
(c) Modèle familles de demi-frères - inter-séries :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle série)} + \text{jour} + \text{jour} * \text{série} + \text{jour} * \text{mâle(série)} + \text{jour} * \text{femelle(mâle série)} + \text{résiduelle.}$$

Les effets « qualité » (famille ou pool) et « série » (1, 2, 3) sont définis en effets fixes, alors que les effets « mâle » et « femelle » sont définis en effet aléatoire, et enfin « jour » comme facteur continu (covariable).

Les tests automatiques de SAS sont toujours construits en calculant la statistique F comme le ratio entre la moyenne des carrés des écarts de l'effet concerné (numérateur) et la moyenne des carrés des écarts des erreurs (dénominateur) (SAS Institute Inc., 1989). Or, la réelle définition du test F est de mettre au numérateur la variance intergroupe et au dénominateur la variance intragroupe. Donc pour les interactions ou les effets hiérarchisés des différents modèles, la variance intragroupe n'est plus celle des erreurs du modèle mais celle de l'interaction ou de l'effet de niveau inférieur (Littell *et al.*, 2002 ; Ernande, com. pers). Les effets corrigés pour les différents modèles utilisés ont été réalisés par l'intermédiaire de l'option TEST de la PROC GLM (tableau 3).

**Tableau 3 : Effets corrigés dans la procédure GLM pour les différents modèles utilisés pour l'analyse de la croissance larvaire.** h = effet à corriger (numérateur) e =interaction ou niveau inférieur (dénominateur).

Modèle	h	e
a	série	série*qualité
a	qualité	série*qualité
a	jour*série	jour*série*qualité
a	jour*qualité	jour*série*qualité
b	mâle	femelle(mâle)
b	jour*mâle	jour*femelle(mâle)
c	série	mâle(série)
c	mâle(série)	femelle(mâle série)
c	jour*série	jour*mâle(série)
c	jour*mâle(série)	jour*femelle(mâle série)

#### 2.6.1.2. Micronurserie

##### *Taux de fixation :*

Le taux de fixation correspond au rapport entre le nombre de larves fixées à J32 et le nombre total de larves pédivéligères mises en fixation à J23. Le mâle 6 n'étant représenté que par la famille F6-21, celle-ci n'a pas été prise en compte dans les analyses. Les données ont été traitées par la procédure GENMOD et la fonction logit selon les modèles suivants :

(a) Modèle qualité des cheptels inter-séries :

$$\text{Logit (taux de fixation)} = \text{série} + \text{qualité} + \text{série*qualité}$$

(b) Modèle familles de demi-frères intra-série :

$$\text{Logit (taux de fixation)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)}$$

(c) Modèle familles de demi-frères inter-séries :

$$\text{Logit (taux de fixation)} = \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle série)}$$

**Taux de survie en micronurserie :**

Le taux de survie en micronurserie correspond au rapport entre le nombre de naissain compté avant le transfert en nurserie, c'est à dire à J44, et le nombre de naissain remis à densité à J32. De la même façon que pour le taux de fixation, la famille F6-21 n'a pas été retenue pour les analyses du taux de survie entre les familles de demi-frères :

(a) Modèle qualité des cheptels inter-séries :

$$\text{Logit (survie micronurserie)} = \text{série} + \text{qualité} + \text{série} * \text{qualité}$$

(b) Modèle familles de demi-frères intra-série :

$$\text{Logit (survie micronurserie)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)}$$

(c) Modèle familles de demi-frères inter-séries :

$$\text{Logit (survie micronurserie)} = \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle série)}$$

**2.6.1.3. Nurserie**

La survie pendant cette phase de production correspond à la période entre le transfert en micronurserie (J43) et le comptage final précédant la mise sur site des animaux. Les pools ont été éliminés des analyses à cause d'une estimation partielle de la survie pour ces lots.

(a) Modèle familles de demi-frères intra-série :

$$\text{Logit (survie nurserie)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)}$$

(b) Modèle familles de demi-frères inter-séries :

$$\text{Logit (survie nurserie)} = \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle série)}$$

### 2.6.2. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces

*Héritabilités des taux d'éclosion et de fixation, et des taux de survie en élevage larvaire, micronurserie, nurserie en intra- et inter-séries :*

Les données de survie ont été transformées en valeurs binaires à savoir que chaque huître morte prend la valeur 0 et chaque huître vivante prend la valeur 1. Il s'agit donc d'un caractère qui suit une distribution binomiale de variance  $p(1-p)$ , où  $p$  est la fréquence du caractère. Une modélisation plus rigoureuse d'un caractère binaire consiste à utiliser un modèle à seuil qui suppose que ce caractère dépend d'une variable sous-jacente continue, et que l'expression phénotypique, 0 ou 1, résulte alors du dépassement d'un seuil de la variable sous-jacente (Rupp, 2000). Les composantes de la variance, déterminées par la procédure VARCOMP et la méthode REML ('Restricted Maximum Likelihood') (SAS Institute Inc., 1989), se font donc sur l'échelle observée selon la même méthode que pour un caractère continu selon les modèles suivants :

*(a) Modèle familles de demi-frères intra-série :*

Binaire = mâle + femelle(mâle) + répliat(femelle mâle) + résiduelle

*(b) Modèle familles de demi-frères inter-séries :*

Binaire = série + mâle(série) + femelle(mâle série) +répliat(femelle mâle série) + résiduelle

L'héritabilité au sens strict ( $h^2_{ons}$ ) est alors calculée sur l'échelle observée comme étant :

$$h^2_{ons} = 4\sigma^2_s / V_p$$

et l'écart-type est déterminé selon la formule de Becker (1984) :

$$\text{écart-type} = \sqrt{V(h^2_{ons})} \text{ et } V(h^2_{ons}) = 16 \text{ var}(\sigma^2_s) / (V_p)^2$$

avec  $\sigma^2_s$  la variance mâle,  $V_p$  la variance totale,  $V(h^2_{ons})$  la variance de l'héritabilité et  $\text{var}(\sigma^2_s)$  la covariance mâle.

Ensuite, les estimations des héritabilités ( $h^2$  sjns) ont été effectuées sur l'échelle sous-jacente selon la transformation décrite dans l'appendice de Robertson dans Dempster et Lerner (1950) (pour davantage de détails, voir également Bull *et al.*, 1982 ; Roff, 1986 ; Lynch et Walsh, 1998).

***Héritabilités du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire en intra- et inter-séries :***

Le mâle 6 n'est représenté que par une famille de plein-frères à partir du 4<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire. Il a donc été exclu des analyses. Les composantes de la variance ont été déterminées par la procédure VARCOMP et l'option REML sous SAS<sup>®</sup> (SAS Institute Inc., 1989) en intra- et inter-séries à J2, J7, J11, J14 et J16. Les modèles utilisés sont :

(a) Modèle familles de demi-frères intra-série :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{mâle} + \text{femelle(mâle)} + \text{résiduelle}$$

(b) Modèle familles de demi-frères inter-séries :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle série)} + \text{résiduelle}$$

L'effet « série » a été défini en effet fixe, et les effets « mâle » et « femelle » en effet aléatoire.

L'héritabilité au sens strict ( $h^2_{ns}$ ) de la croissance larvaire est calculée selon la formule du Falconer et Mackay (1996) :

$$h^2_{ns} = 4\sigma^2_s / V_p$$

et l'écart-type a été déterminé par la formule du Becker (1984) :

$$\text{écart-type} = \sqrt{V(h^2_{ns})} \text{ et } V(h^2_{ns}) = 16 \text{ var}(\sigma^2_s) / (V_p)^2$$

avec  $\sigma^2_s$  la variance mâle,  $V_p$  la variance totale,  $V(h^2_{ns})$  la variance de l'héritabilité et  $\text{var}(\sigma^2_s)$  la covariance mâle.

### 3. Résultats

Pour des raisons de simplicité dans la présentation des résultats, les effets « femelles » ne sont pas présentés.

#### 3.1. Taux d'éclosion

##### *Comparaison entre les familles bi-parentales et les pools :*

Lors de la première filtration à J2, des larves D ont été obtenues pour 20 des 24 familles et dans les deux réplicats du pool en série 1. Pour les familles F3-10, F4-14, F6-23 et F6-24, la reproduction a été un échec. Pour la série 2, des larves D ont été obtenues pour toutes les familles et les pools, à l'exception de la famille F8-30. Enfin pour la série 3, des larves D ont été observées pour 22 des 24 familles et les pools. La fécondation a été un échec pour les familles F13-49 et F14-53.

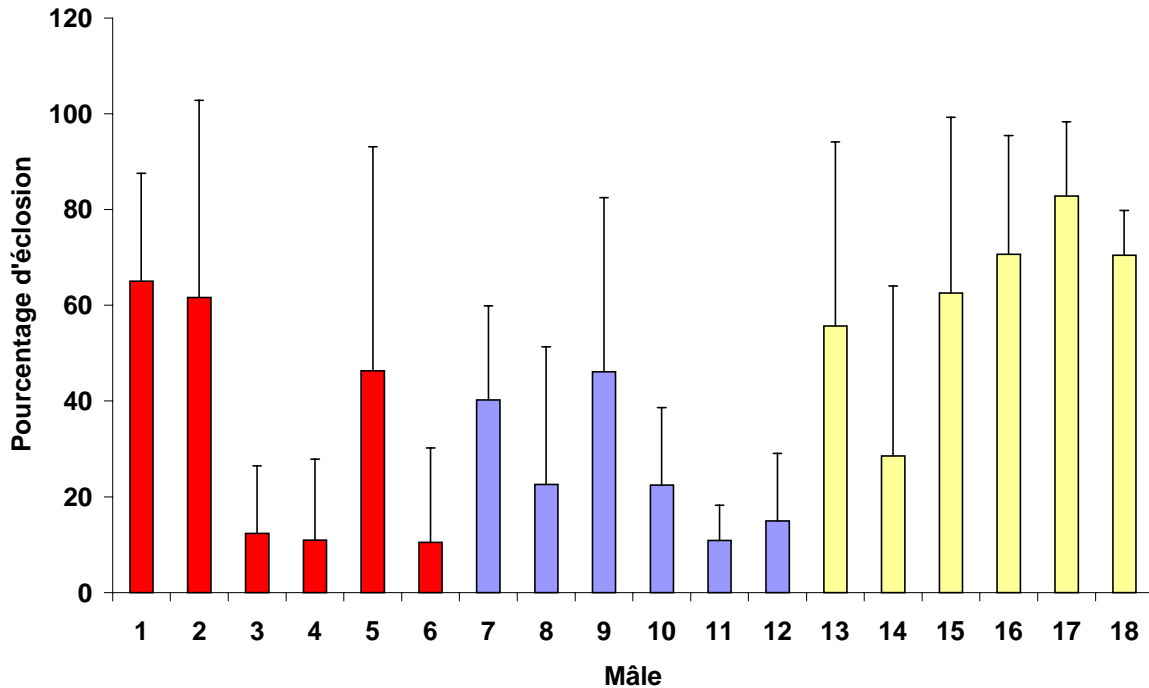
Les taux moyens d'éclosion en intra- et inter-séries sont compris entre  $26,2 \pm 23,6$  % et  $62,1 \pm 31,5$  % pour les familles, et entre  $40,7 \pm 6,3$  % et  $79,2 \pm 10,9$  % pour les pools (tableau 4). Des différences significatives de taux d'éclosion entre les séries ( $\chi^2 = 62,26$  ;  $p < 0,0001$ ), et entre les pools et les familles bi-parentales ( $\chi^2 = 24,38$  ;  $p < 0,0001$ ) ont été mises en évidence. Les taux d'éclosion ont été significativement plus importants en série 3 comparé aux 2 autres séries. De même, les pools ont présenté des taux d'éclosion significativement plus importants comparé aux familles bi-parentales. Enfin, aucune interaction « série-qualité » n'a été observée ( $\chi^2 = 0,99$  ;  $p = 0,61$ ).

##### *Comparaison entre les familles de demi-frères :*

Les taux d'éclosion des familles de demi-frères sont compris entre  $10,5 \pm 19,8$  % et  $65,0 \pm 22,5$  % en série 1, entre  $10,9 \pm 7,3$  % et  $46,1 \pm 36,3$  % en série 2 et entre  $28,6 \pm 35,5$  % et  $82,8 \pm 15,5$  % en série 3 (figure 11).

Pour les 3 séries de croisements, des différences significatives de taux d'éclosion ont été mises en évidence entre les mâles : série 1 :  $\chi^2 = 14,49$  ;  $p = 0,0128$  ; série 2 :  $\chi^2 = 1311,33$  ;  $p < 0,0001$  ; série 3 :  $\chi^2 = 251,13$  ;  $p < 0,0001$ .

De la même manière en inter-séries, des différences significatives de taux d'éclosion ont été obtenues entre les séries ( $\chi^2 = 61,40$  ;  $p < 0,0001$ ) et entre les 18 familles de demi-frères ( $\chi^2 = 65,80$  ;  $p < 0,0001$ ). Les meilleurs taux d'éclosion ont été obtenus en série 3, et les taux d'éclosions des séries 1 et 2 ne sont pas significativement différents.



**Figure 11 : Pourcentages moyens d'éclosion en élevage larvaire (%) et écart-types pour les 18 familles de demi-frères.** En rouge : série 1 ; en bleu : série 2 ; en jaune : série 3.

### 3.2. Taux de survie larvaire

#### *Comparaison entre les familles bi-parentales et les pools :*

Les taux de survies larvaires sont indiqués en tableau 4. Pendant l'élevage larvaire, 6 familles de la série 1 sont mortes : F1-2, F3-11, F4-13, F5-18, F5-19 et F6-22. Pour la série 2, seule la famille F11-44 est morte. Enfin pour la série 3, aucune larve des familles F14-56, F16-63, F16-64 et F17-66 n'a atteint le stade de la métamorphose. A la fin de l'élevage larvaire, il restait pour les séries 1, 2 et 3 respectivement 14, 22 et 18 familles bi-parentales ainsi que les pools.

Pour la période comprise entre le 2<sup>ème</sup> et le 16<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire, la comparaison des survies larvaires montre une différence significative entre les familles bi-

**Tableau 4 : Pourcentages moyens (%) et écart-types des caractères se rapportant à la survie de l'élevage larvaire à la nurserie des familles bi-parentales et des pools en intra- et inter-séries.** nd : données non déterminées.

Qualité	Séries	Taux d'éclosion	Taux de survie	Taux de survie	Taux de fixation	Taux de survie	Taux de survie
			larvaire (J2-J16)	larvaire (J2-J23)		micronurserie	nurserie
Familles bi-parentales	1	34,9 ± 36,5	32,3 ± 23,8	24,6 ± 21,9	71,3 ± 18,0	78,5 ± 17,8	84,6 ± 14,1
	2	26,2 ± 23,6	32,9 ± 14,7	22,8 ± 12,0	77,3 ± 19,8	91,7 ± 13,8	81,2 ± 10,5
	3	62,1 ± 31,5	38,7 ± 23,3	28,3 ± 19,7	69,3 ± 21,9	82,2 ± 12,2	97,4 ± 4,9
	3 séries	41,0 ± 34,1	34,7 ± 20,7	25,2 ± 18,0	73,3 ± 19,0	84,8 ± 13,9	88,1 ± 12,3
Pools	1	66,5 ± 5,7	51,4 ± 21,7	nd	61,8 ± 13,5	83,3 ± 18,6	nd
	2	40,7 ± 6,3	59,7 ± 23,2	nd	97,1 ± 6,3	97,7 ± 5,7	nd
	3	79,2 ± 10,9	89,1 ± 23,9	nd	68,5 ± 9,6	87,5 ± 11,5	nd
	3 séries	62,1 ± 19,6	66,7 ± 19,8	nd	75,8 ± 18,3	89,5 ± 12,7	nd

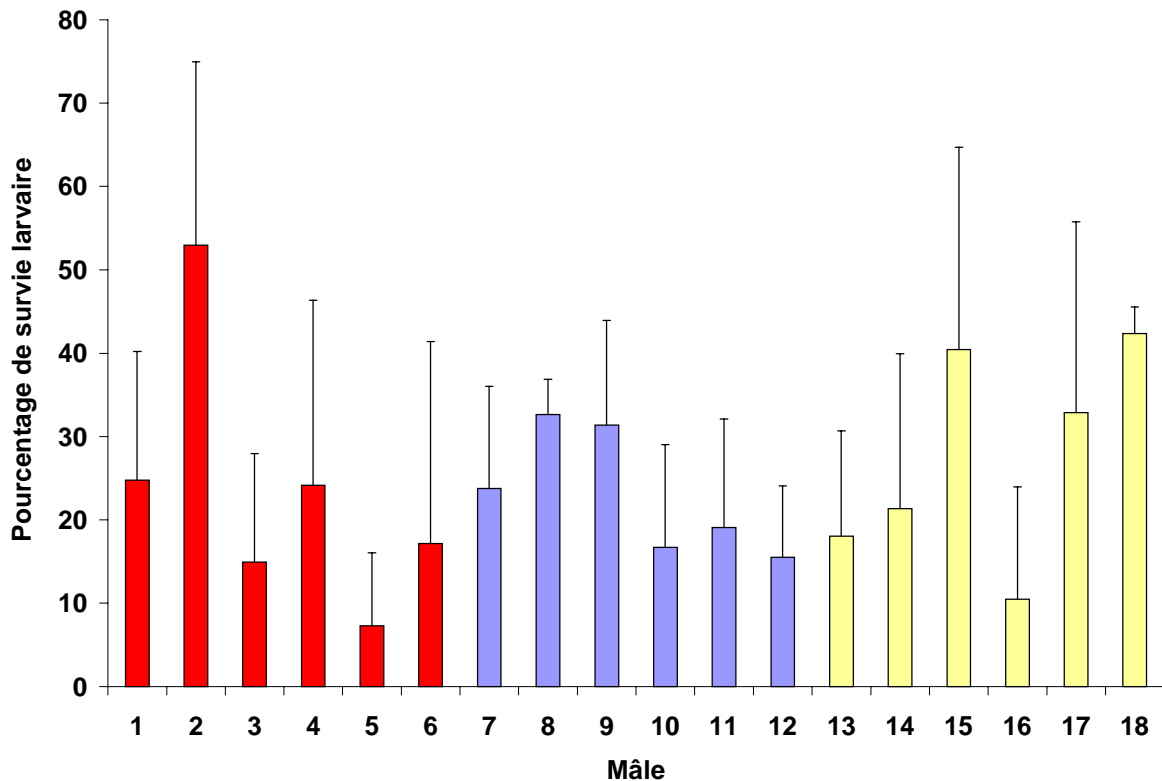


parentales et les pools ( $\chi^2 = 5,12$  ;  $p = 0,02$ ). Les meilleures performances de survie ont été obtenues pour les pools (tableau 4). Par contre, aucune différence significative de survie larvaire entre les séries ( $\chi^2 = 1,38$  ;  $p = 0,50$ ) n'a été observée. Enfin, l'interaction « série-qualité » est non significative ( $\chi^2 = 0,59$  ;  $p = 0,74$ ).

Pour la période comprise entre le 2<sup>ème</sup> et le 23<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire, la survie moyenne larvaire était de  $25,2 \pm 18,0$  % en inter-séries (tableau 4).

### **Comparaison entre les familles de demi-frères :**

Les taux de survie larvaire des familles de demi-frères correspondent également au rendement des larves ayant atteint le stade pédivéligère. La figure 12 représente les taux de survie larvaire au 23<sup>ème</sup> jour après la fécondation.



**Figure 12 : Pourcentages moyens de survie en élevage larvaire (%) et écart-types pour les 17 familles de demi-frères. En rouge : série 1 ; en bleu : série 2 ; en jaune : série 3.**

Des différences significatives de survie entre mâles ont été trouvées pour les séries 1 ( $\chi^2 = 13,91$  ;  $p = 0,0162$ ) et 2 ( $\chi^2 = 16,21$  ;  $p = 0,006$ ). A l'inverse, aucune différence de survie entre les mâles n'a été obtenue pour la série 3 ( $\chi^2 = 9,85$  ;  $p = 0,08$ ).

En inter-séries, aucune différence significative de survie n'a été mise en évidence entre les séries ( $\chi^2 = 0,82$  ;  $p = 0,66$ ). Au contraire, une différence significative de survie entre les mâles a été observée ( $\chi^2 = 36,32$  ;  $p = 0,0016$ ). Les meilleures survies ont été obtenues en série 3, et les séries 1 et 2 ont montré des performances similaires.

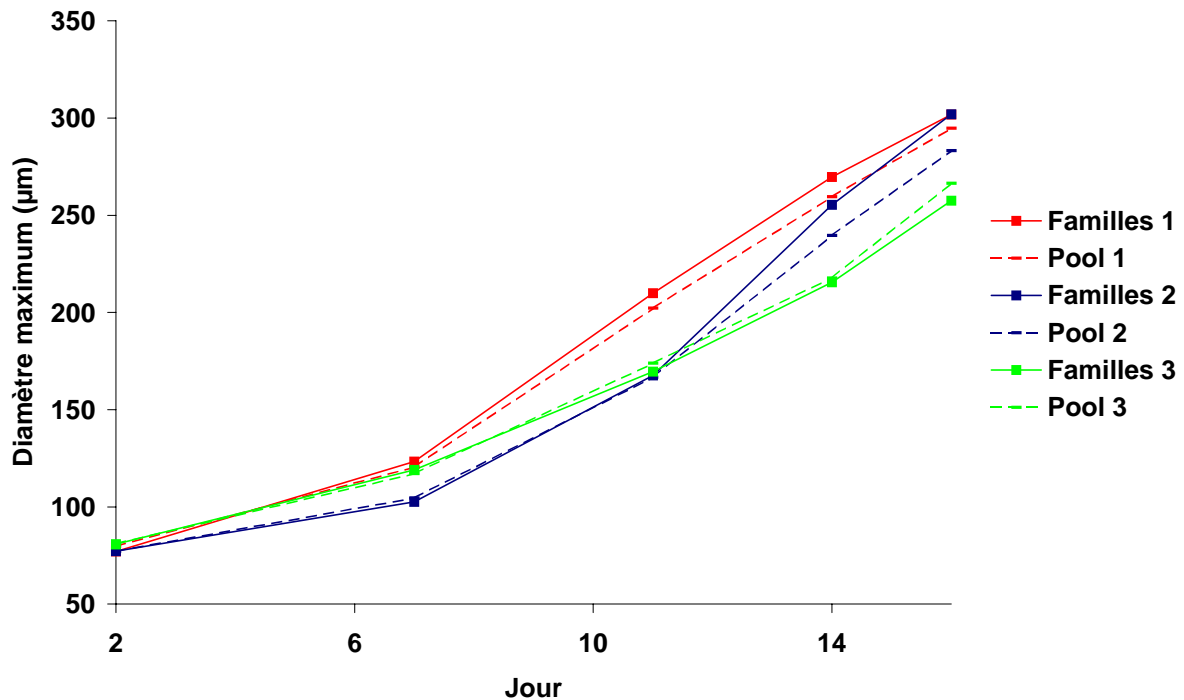
### 3.3. Croissance larvaire

#### *Comparaison entre les familles bi-parentales et les pools :*

Les évolutions du diamètre maximum de la coquille pour les familles et les pools de chaque série sont représentées en figure 13. L'ANCOVA effectuée nous indique une différence significative de diamètre maximum à l'origine entre les séries ( $F = 30,97$  ;  $p = 0,03$ ), avec un diamètre plus important pour les lots de la série 3 comparée aux deux autres séries. Par contre, il n'y a pas de différence significative de diamètre de la coquille entre les familles et les pools pour le premier point de croissance à J2 ( $F = 1,51$  ;  $p = 0,34$ ) quelle que soit la série. Enfin, l'interaction « série-qualité » est non significative à J2 ( $F = 1,98$  ;  $p = 0,14$ ).

Pour tous les lots des 3 séries, les premières larves oeillées et pédivéligères sont apparues 16 jours après la fécondation sauf pour la famille F18-69 où 2 % des larves ont été mises en fixation dès le 14<sup>ème</sup> jour, et le pool de la série 2 qui n'a commencé à fixer qu'à partir de J18. La fin de l'élevage larvaire a eu lieu à J18, J20 et J23 respectivement pour les familles des séries 1, 2 et 3. La totalité des larves des familles a été mise en fixation afin de conserver toute la variabilité génétique des lots. Par contre, seuls la tête et le corps de lot ont été mis en fixation pour les pools à cause des effectifs très importants de ces lots. Les mises en fixation ont eu lieu uniquement à J16 en série 1, J18 et J20 en série 2 et J16, J18 et J20 en série 3.

Aucune différence significative de croissance entre les séries ( $F = 17,00$  ;  $p = 0,56$ ), et entre les familles et les pools ( $F = 0,71$  ;  $p = 0,49$ ) n'a été démontrée. Par contre, l'effet « jour\*série\*qualité » indique que les descendants des différentes qualités réagissent de façon différente aux séries en terme de croissance ( $F = 8,22$  ;  $p = 0,0003$ ). En effet, pour les séries 1 et 2, les familles présentent des croissances plus importantes comparées aux pools, alors qu'en série 3, les pools montrent des meilleures croissances comparées aux familles.



**Figure 13 : Evolutions du diamètre maximum de la coquille ( $\mu\text{m}$ ) pour les familles biparentales et les pools de chaque série. Série 1 : couleur rouge, série 2 : couleur bleue, série 3 : couleur verte.**

#### *Comparaison entre les familles de demi-frères :*

Le tableau 5 indique les résultats de l'ANCOVA effectuée en intra- et inter-séries pour les familles de demi-frères. Une différence significative de diamètre maximum de la coquille à l'origine entre les mâles est constatée pour les séries 1 et 3, mais pas en série 2. En inter-séries, une différence significative de diamètre maximum entre les mâles et entre les séries a également été mise en évidence (tableau 5). Les lots de la série 3 ont montré un diamètre maximum significativement plus important comparé aux 2 autres séries.

Concernant la croissance entre les mâles (temps\*mâles), elle n'est pas significativement différente en intra- et inter-séries. Par contre, une différence significative de croissance entre les séries a été obtenue avec une croissance significativement plus faible pour la série 3 en comparaison des séries 1 et 2.

**Tableau 5 : ANCOVA pour la croissance du diamètre maximum ( $\mu\text{m}$ ) de la coquille pendant la phase larvaire entre J2 et J16 en intra- et inter-séries. S = série.**

S	Source	ddl	F	p
1	Mâle	4	4,05	0,0332
	Femelle (mâle)	10	5,49	<0,0001
	Temps	1	27602,5	<0,0001
	Temps * mâle	4	2,65	0,0964
	Temps * femelle(mâle)	10	10,54	<0,0001
	Erreur	2380		
	2	Mâle	5	1,11
Femelle (mâle)		17	1,75	0,0285
Temps		1	32279,9	<0,0001
Temps * mâle		5	1,18	0,3594
Temps * femelle(mâle)		17	4,76	<0,0001
Erreur		3315		
3		Mâle	5	6,47
	Femelle (mâle)	15	10,24	<0,0001
	Temps	1	47574,1	<0,0001
	Temps * mâle	5	0,68	0,6461
	Temps * femelle(mâle)	15	19,71	<0,0001
	Erreur	9398		
	Inter-séries	Série	2	8,40
Mâle (série)		14	5,43	<0,0001
Femelle (mâle série)		42	5,64	<0,0001
Temps		1	95190,0	<0,0001
Temps * série		2	43,02	<0,0001
Temps * mâle (série)		14	1,24	0,2815
Temps * femelle(mâle série)		42	11,41	<0,0001
Erreur		15093		

### 3.4. Taux de fixation

#### *Comparaison entre les familles bi-parentales et les pools :*

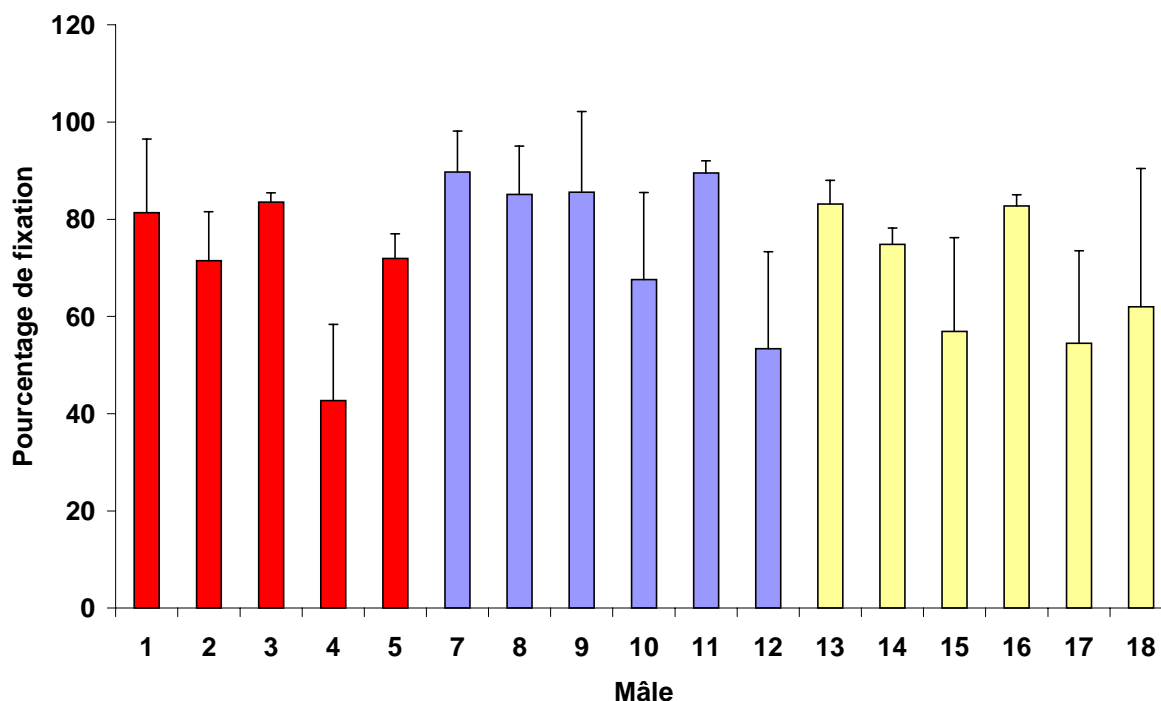
Au 32<sup>ème</sup> jour après la fécondation, les taux moyens de fixation étaient respectivement de  $70,0 \pm 17,6$  %,  $79,0 \pm 19,8$  % et  $69,2 \pm 20,9$  % pour les séries 1, 2 et 3 montrant une différence significative entre les séries ( $\chi^2 = 53,24$  ;  $p < 0,0001$ ). Les performances de fixation ont été significativement plus importantes pour les lots de la série 2, et aucune différence de fixation n'a été relevée entre les séries 1 et 3. Une différence significative de taux de fixation entre les familles bi-parentales et les pools ( $\chi^2 = 6,72$  ;  $p = 0,0095$ ), ainsi qu'une interaction significative entre les séries et la qualité des cheptels ( $\chi^2 = 20,41$  ;  $p < 0,0001$ ) ont été observées. En détail, les taux de fixation ont été plus importants pour les familles comparées au pool pour la série 1, et le résultat contraire a été observé pour la série 2 (tableau 4). Enfin, les taux de fixation ont été identiques pour les familles et les pools en série 3.

#### *Comparaison entre les familles de demi-frères :*

Les taux de fixation pour chaque famille de demi-frères sont compris entre  $42,7 \pm 15,7$  % pour la famille de demi-frères issue du mâle 4 et  $89,8 \pm 8,4$  % pour la famille de demi-frères issue du mâle 7 (figure 14).

Des différences significatives de taux de fixation entre les mâles ont été trouvées pour les 3 séries (série 1 :  $\chi^2 = 68,47$  ;  $p < 0,0001$  ; série 2 :  $\chi^2 = 28,79$  ;  $p < 0,0001$  ; série 3 :  $\chi^2 = 38,05$  ;  $p < 0,0001$ ).

En inter-séries, des différences significatives de taux de fixation entre les séries ( $\chi^2 = 7,26$  ;  $p = 0,0265$ ) et entre les mâles ( $\chi^2 = 132,30$  ;  $p < 0,0001$ ) ont été trouvées. La série 2 a montré le meilleur taux de fixation, et la série 3 le plus faible. Les taux de fixation ont été différents entre les séries 1 et 2, alors qu'aucune différence significative n'a été obtenue entre les séries 1 et 3, et entre les séries 2 et 3.



**Figure 14 : Pourcentages moyens de fixation (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.** En rouge : série 1 ; en bleu : série 2 ; en jaune : série 3.

### 3.5. Taux de survie en micronurserie

#### *Comparaison entre les familles bi-parentales et les pools :*

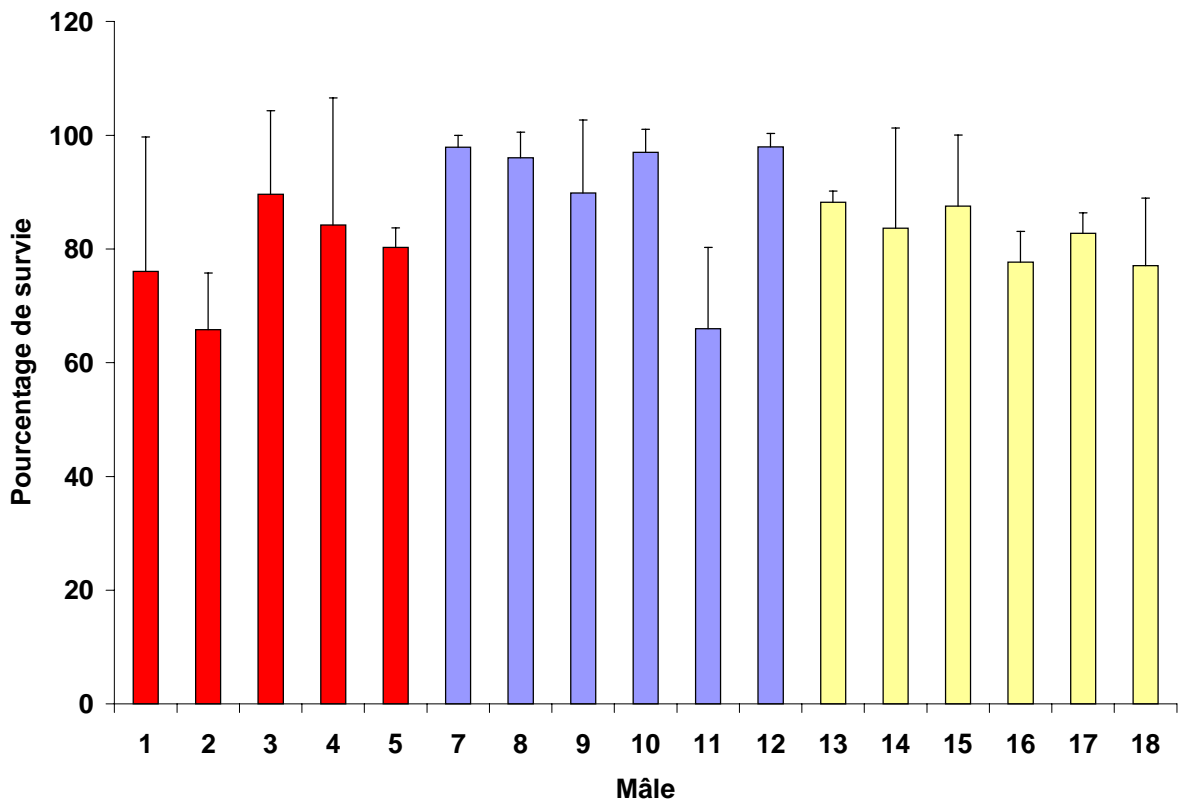
Les taux moyens de survie en micronurserie pour les familles bi-parentales et les pools sont indiqués en tableau 4. Des différences significatives de survie entre les séries ( $\chi^2 = 14,05$  ;  $p = 0,0009$ ) et entre les familles et les pools ( $\chi^2 = 6,12$  ;  $p = 0,0133$ ) ont été trouvées, alors que l'interaction « série-qualité » est non significative ( $\chi^2 = 1,17$  ;  $p = 0,56$ ). Les meilleures performances de survie ont été obtenues en série 2, puis en série 3 alors que la série 1 a montré les survies les plus faibles. Pour les 3 séries, les pools ont montré les survies les plus importantes en comparaison aux familles bi-parentales.

#### *Comparaison entre les familles de demi-frères :*

Les taux de survie en micronurserie sont compris entre  $65,8 \pm 9,9$  % pour la famille de demi-frères issue du mâle 2 et  $97,9 \pm 2,4$  % pour la famille de demi-frères issue du mâle 12 (figure 15).

En intra-série, des différences de survie entre les mâles ont été obtenues pour les séries 1 ( $\chi^2 = 41,52$  ;  $p < 0,0001$ ) et 2 ( $\chi^2 = 102,51$  ;  $p < 0,0001$ ). Au contraire, l'effet « mâle » est non significatif pour la série 3 ( $\chi^2 = 7,86$  ;  $p = 0,16$ ).

En inter-séries, les effets « série » ( $\chi^2 = 38,92$  ;  $p < 0,0001$ ) et « mâle » ( $\chi^2 = 140,01$  ;  $p < 0,0001$ ) sont significatifs. La série 1 a présenté les survies les plus faibles, et la série 2 a montré des survies significativement plus importantes comparé aux 2 autres séries.

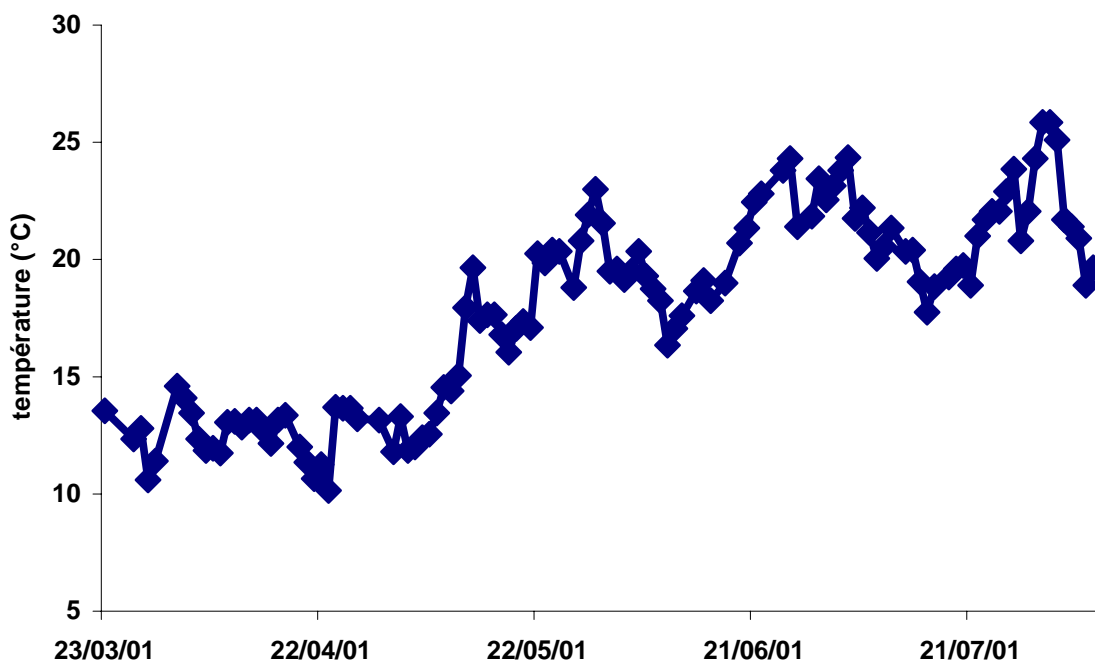


**Figure 15 : Pourcentages moyens de survie en micronurserie (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.** En rouge : série 1 ; en bleu : série 2 ; en jaune : série 3.

### 3.6. Nurserie

La durée de la phase de nursage est de 90 jours, 77 jours et 65 jours respectivement pour les séries 1, 2 et 3. L'évolution de la température pendant la phase de nursage est représentée en figure 16. Jusqu'au 10 mai 2001, les températures moyennes de l'eau de mer restent inférieures à 15°C. Un réchauffement de l'eau de mer est ensuite enregistré avec des valeurs qui atteignent 20°C en moyenne à partir du 20 mai. Enfin, jusqu'à la fin de la période de nursage, les températures fluctuent entre 18°C et 26°C avec une tendance à des eaux plus

chaudes au 07 août. Les températures moyennes pendant les périodes de nursage des 3 séries étaient de  $15,7 \pm 3,4^{\circ}\text{C}$  pour la série 1,  $17,8 \pm 3,9^{\circ}\text{C}$  pour la série 2 et  $20,8 \pm 2,1^{\circ}\text{C}$  pour la série 3. Les survies moyennes des familles de plein-frères en nurserie sont indiquées en tableau 4.



**Figure 16 : Evolution de la température ( $^{\circ}\text{C}$ ) en nurserie du 23 mars au 07 août 2001.**

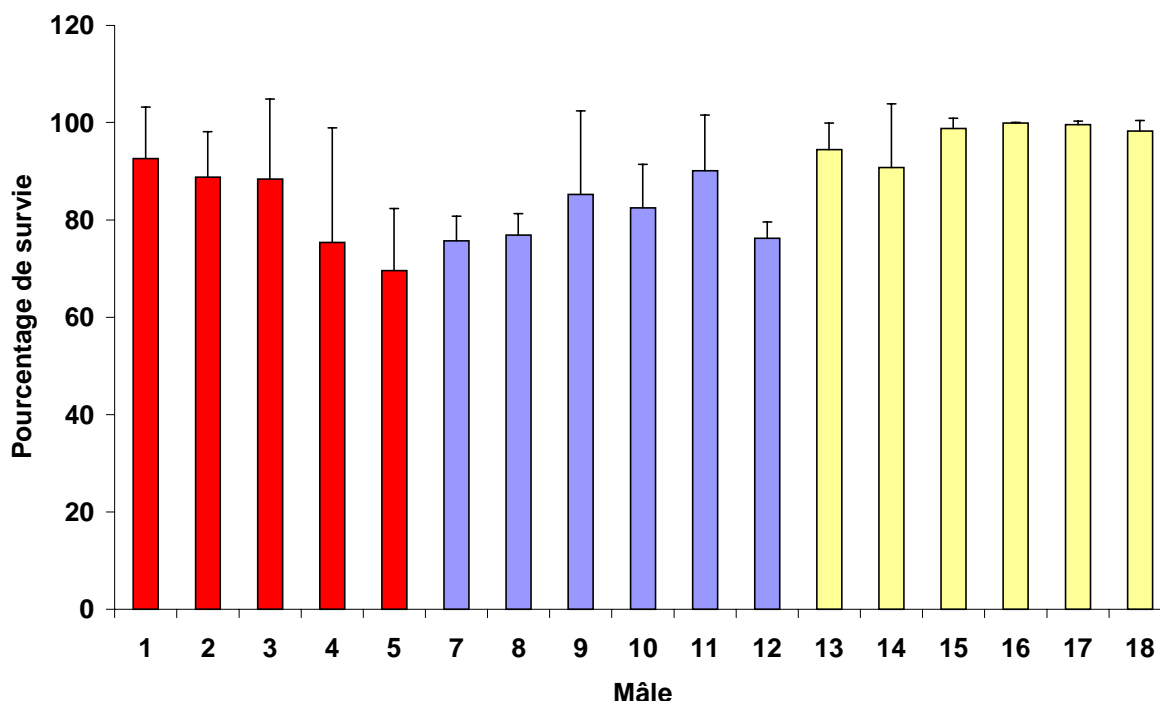
#### *Comparaison entre les familles de demi-frères :*

Les pourcentages moyens de la survie des 17 familles de demi-frères sont représentés en figure 17.

Comme pour les analyses en intra-série du taux de survie en micronurserie, des différences significatives entre les mâles ont été observées pour la série 1 ( $\chi^2 = 102,51$  ;  $p < 0,0001$ ) et la série 2 ( $\chi^2 = 65,24$  ;  $p < 0,0001$ ), mais pas en série 3 ( $\chi^2 = 0,43$  ;  $p = 0,99$ ).

En inter-séries, une différence significative de survie entre les séries a été obtenue pendant la phase de nursage ( $\chi^2 = 100,64$  ;  $p < 0,0001$ ). La série 3 a montré la meilleure survie comparée aux séries 1 et 2. Une différence significative de survie entre les mâles a également été observée ( $\chi^2 = 168,01$  ;  $p < 0,0001$ ).





**Figure 17 : Pourcentages moyens de survie en nurserie (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.** En rouge : série 1 ; en bleu : série 2 ; en jaune : série 3.

### 3.7. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces

#### *Héritabilités des taux d'éclosion et de fixation, et des taux de survie en élevage larvaire, micronurserie, nurserie en intra- et inter-séries.*

Les héritabilités de la survie de l'élevage larvaire à la nurserie, du taux d'éclosion et du taux de fixation sont indiquées dans le tableau 6.

En intra-série, les héritabilités sont variables entre les traits. Ainsi les héritabilités ont été les plus importantes pour les taux d'éclosion pour les séries 1 et 3 avec respectivement 1,31 et 0,34. Les héritabilités les plus faibles de ces 2 séries ont été obtenues pour le caractère de la survie en micronurserie avec des valeurs inférieures à 0,04. Au contraire pour la série 2, ce trait présente la plus forte héritabilité avec 1,68, alors que la plus faible héritabilité a été obtenue pour la survie en nurserie avec 0,01.

Concernant les données en inter-séries, l'héritabilité est la plus importante pour le taux d'éclosion avec une valeur de 0,68. Les traits de la survie larvaire, du taux de fixation et de la survie en micronurserie présentent des héritabilités similaires comprises entre 0,30 et 0,35. Enfin, l'héritabilité de la survie en nurserie est très faible avec une valeur de 0,04.

**Tableau 6 : Héritabilités des taux d'éclosion et de fixation, et des taux de survie en élevage larvaire, micronurserie, nurserie en intra- et inter-séries.**  $h^2_{ons}$  et  $h^2_{sjns}$  correspondent aux héritabilités au sens strict respectivement sur l'échelle observée et sur l'échelle sous jacente (cf §2.6.2).

Série	$h^2$	Taux d'éclosion	Survie larvaire	Taux de fixation	Survie micronurserie	Survie nurserie
1	$h^2_{ons}$	$0,79 \pm 0,74$	$0,36 \pm 0,33$	$0,37 \pm 0,32$	$0,02 \pm 0,14$	$0,04 \pm 0,24$
	$h^2_{sjns}$	1,31	0,64	0,65	0,04	0,08
2	$h^2_{ons}$	$0,14 \pm 0,27$	$0,04 \pm 0,07$	$0,37 \pm 0,32$	$0,58 \pm 0,43$	$0,01 \pm 0,07$
	$h^2_{sjns}$	0,26	0,07	0,76	1,68	0,01
3	$h^2_{ons}$	$0,21 \pm 0,36$	$0,17 \pm 0,20$	0	0	$0,02 \pm 0,13$
	$h^2_{sjns}$	0,34	0,29	0	0	0,15
Inter-séries	$h^2_{ons}$	$0,38 \pm 0,26$	$0,19 \pm 0,12$	$0,20 \pm 0,15$	$0,14 \pm 0,10$	$0,01 \pm 0,07$
	$h^2_{sjns}$	0,68	0,33	0,35	0,30	0,04

***Héritabilités du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire en intra- et inter-séries :***

Les héritabilités du diamètre maximum de la coquille pendant la phase d'élevage larvaire sont indiquées en tableau 7. Les estimations d'héritabilité sont comprises entre 0 et 1,43. Les héritabilités les plus importantes ont été obtenues au 7<sup>ème</sup> jour après la fécondation. Une tendance à une diminution importante de l'héritabilité est relevée en intra- et inter-séries avec des héritabilités inférieures à 0,1 à J16.

**Tableau 7 : Héritabilités au sens strict du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire en intra- et inter-séries.**

Série	J2	J7	J11	J14	J16
1	$0,21 \pm 0,43$	$0,70 \pm 0,69$	$0,35 \pm 0,44$	$0,12 \pm 0,18$	$0,08 \pm 0,33$
2	0	$0,14 \pm 0,21$	$0,15 \pm 0,30$	$0,18 \pm 0,27$	$0,04 \pm 0,17$
3	0	$1,43 \pm 1,09$	$0,88 \pm 0,72$	$0,15 \pm 0,33$	0
Inter-séries	0	$1,00 \pm 0,48$	$0,52 \pm 0,30$	$0,15 \pm 0,19$	0

## 4. Discussion

### 4.1. Elevage larvaire

Pour l'ensemble des 3 séries, la fécondation a été un échec pour 7 familles. De même, 11 familles ont été perdues pendant la phase larvaire, dont 6 qui avaient des taux d'éclosions inférieurs à 3 %. Ces résultats suggèrent (1) soit une mauvaise qualité des gamètes femelles qui est déterminée par la qualité et la quantité des réserves conditionnées pendant la période de maturation (Muranaka et Lannan, 1984 ; Collet, 1998), ou (2) soit d'une possible incompatibilité entre les gamètes mâles et femelles (Gaffney *et al.*, 1993). **Les taux d'éclosion obtenus dans notre étude sont la résultante de l'état de maturité de la gonade des stocks de géniteurs utilisés pour les 3 séries de croisements et/ou d'une incompatibilité entre les gamètes.**

Les taux d'éclosions habituellement rencontrés à l'écloserie Ifremer de La Tremblade étaient entre 1992 et 1996 de  $59,2 \pm 3,2$  % (Robert et Gérard, 1999). Des résultats similaires ont été trouvés pour les pools avec un taux moyen d'éclosion de  $62,1 \pm 19,6$  % (tableau 4), alors que les familles bi-parentales ont présenté des taux d'éclosion plus faibles et beaucoup plus variables avec en moyenne  $41,0 \pm 34,1$  %. **Le succès de la reproduction dépend donc des effectifs employés pour les différents croisements avec des taux d'éclosions corrects et réguliers lorsqu'un grand nombre de géniteurs est utilisé. Les taux d'éclosion pour les famille bi-parentales sont beaucoup plus variables, et dépendent fortement de la qualité des gamètes des 2 parents choisis.**

Pendant la phase larvaire, 5 familles (F1-2, F5-19, F16-63, F16-64 et F17-66) sont mortes alors que les taux d'éclosions de ces familles étaient compris entre 34 % et 100 %. Les épisodes de mortalités qui ont touché ces familles sont tous intervenus après le 9<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire. Un des facteurs pouvant être incriminés pour l'explication de ces mortalités est une contamination par un agent pathogène. En effet chez *Crassostrea gigas*, des mortalités larvaires en écloserie ont été imputées à des agents infectieux (*Perkinsus* sp : Leibovitz *et al.*, 1978 ; virus herpès : Hine *et al.*, 1992 ; Nicolas *et al.*, 1992 ; Renault *et al.*, 2001), et de part les conditions intensives appliquées en écloserie, la sensibilité des huîtres augmenterait (Hine *et al.*, 1992 ; Renault *et al.*, 1994). **L'analyse du statut infectieux des 5**

**familles mortes exclut le virus herpès comme le responsable des mortalités obtenues** (Barbosa-Solomieu *et al.*, soumis). Les causes de ces mortalités sont donc inconnues mais elles peuvent être encore la conséquence l'état de maturation des géniteurs car la survie larvaire chez *C. gigas* dépend fortement de la période du conditionnement des parents (Lannan, 1980a,b ; Lannan *et al.*, 1980).

Les survies larvaires entre le 2<sup>ème</sup> et le 16<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire ont été 2 fois plus importants pour les pools en comparaison des familles. Boudry *et al.* (2002) ont réalisé une population à partir de 5 mâles et 5 femelles. Le suivi de cette population a montré une compétition gamétique pendant la phase de la fécondation et qu'une sélection s'effectuait pendant les phases précoces notamment pendant la phase larvaire favorisant la descendance de certains parents aux dépiments d'autres. Ainsi les contributions parentales diffèrent entre les parents utilisés pendant les stades de développement suggérant une différence de viabilité entre les génotypes dans les environnements rencontrés pendant les phases précoces. Dans le cadre de notre étude, le plus grand nombre de géniteurs utilisés dans les croisements multiparentaux a permis d'obtenir des survies larvaires moins variables en comparaison des croisements bi-parentaux. Par conséquent, **la variabilité de la survie larvaire est dépendante du nombre de géniteurs utilisés.**

La survie larvaire des familles bi-parentales entre le 2<sup>ème</sup> et le 23<sup>ème</sup> jour correspond également au rendement en larves atteignant le stade pédivéligère. Le rendement larvaire obtenu en inter-séries est de  $25,2 \pm 18,0$  % pour les familles bi-parentales. Nos résultats correspondent à ceux obtenus par Ernande *et al.* (2003) avec une proportion de larves pédivéligères au 24<sup>ème</sup> jour après la fécondation de  $28,9 \pm 14,2$  %. Malgré des taux de survies larvaires plus faibles pour les familles bi-parentales en comparaison des pools, le rendement larvaire dans notre étude est plus important que ce qui est habituellement rencontré à l'écloserie Ifremer de La Tremblade. En effet, les rendements entre 1992 et 1996 étaient en moyenne de 15 % (Robert et Gérard, 1999). Cette différence s'explique par le fait que les tamisages successifs appliqués pendant l'élevage larvaire élimine de façon systématique les animaux aux faibles performances de croissance. Il a été montré ainsi que les tamisages utilisés pendant la première semaine d'élevage larvaire éliminaient 15 à 25 % des lots (Robert et Gérard, 1999). Pour notre étude, il était impératif de conserver l'intégralité de la variance génétique, ce qui explique alors les rendements larvaires plus importants relevés pour les 3 séries.

Une tendance à une diminution du taux de croissance au cours de la saison de production est relevée pour les pools et les familles bi-parentales. Même si la croissance n'a pas été significativement différente entre les séries, elle a diminué en moyenne de  $3 \mu\text{m.j}^{-1}$  entre février et avril, alors que Robert et Gérard (1999) ne relèvent pas d'effet de la saison sur les performances des larves de l'huître creuse. Ces auteurs ont obtenu un taux moyen de croissance larvaire compris entre  $8 \mu\text{m.j}^{-1}$  et  $12 \mu\text{m.j}^{-1}$ . Les croissances larvaires obtenues dans notre étude sont de  $16 \mu\text{m.j}^{-1}$ ,  $15 \mu\text{m.j}^{-1}$  et  $13 \mu\text{m.j}^{-1}$  respectivement pour les séries 1, 2 et 3. L'analyse en détail des évolutions des croissances larvaires montre pour les pools et les familles bi-parentales les mêmes tendances (figure 13) :

- entre le 2<sup>ème</sup> et le 7<sup>ème</sup> jour après la fécondation, les croissances sont les plus importantes pour les séries 1 et 3, et la série 2 montre la croissance la plus faible,
- entre le 7<sup>ème</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour après la fécondation, les croissances sont les plus importantes pour les séries 1 et 2, et la série 3 montre la croissance la plus faible,
- entre le 11<sup>ème</sup> et le 16<sup>ème</sup> jour après la fécondation, la croissance est la plus importante pour la série 2, et les séries 1 et 3 montrent des croissances plus faibles.

Ainsi les évolutions identiques de la croissance entre les pools et les familles bi-parentales pour chaque série et à des périodes différentes, indiquent vraisemblablement que **la croissance est plus dépendante de la qualité de l'eau (paramètres physico-chimiques et/ou trophique) utilisée lors des élevages plutôt qu'à une réelle influence de la saison de production.**

#### 4.2. Micronurserie

Pour cette étape de production, les pourcentages moyens de fixation (ou taux de métamorphose) en inter-sites sont élevés avec 73,3 % et 75,8 % respectivement pour les familles bi-parentales et les pools (tableau 4). Ce résultat conforte celui de Ernande *et al.* (2003) qui ont obtenu des pourcentages de fixation supérieurs au rendement larvaire (55 % contre 29 %) . Il est à noter également que les taux moyens de fixation des lots des 3 séries ont été supérieurs de 18,3 % en moyenne à ceux obtenus par Ernande *et al.* (2003). Ce résultat est expliqué par une différence dans la maille du tamis utilisé pour retenir les larves aptes à la fixation. En effet, les larves retenues sur une maille de  $220 \mu\text{m}$  ont été transférées en micronurserie pour l'étape de la métamorphose dans notre étude, alors que dans l'étude de Ernande *et al.* (2003), la maille utilisée était inférieure de  $20 \mu\text{m}$ . Par conséquent, une plus

grande proportion de larves était apte pour la métamorphose dans notre étude, ce qui a permis d'obtenir un meilleur taux de fixation.

Concernant la survie en micronurserie, les performances ont également été élevées avec des taux moyens de  $84,8 \pm 13,9$  % pour les familles bi-parentales et  $89,5 \pm 12,7$  % pour les pools.

### 4.3. Nurserie

La survie en nurserie a été très élevée avec près de 90 % en moyenne pour les familles bi-parentales (tableau 4) confirmant les valeurs obtenues par Spencer *et al.* (1986) et Bacher et Baud (1992). Les meilleures survies obtenues pour les familles de la série 3 en comparaison des 2 autres séries, peuvent s'expliquer par une durée plus courte à cette étape de production. A l'opposé, aucune explication ne permet d'expliquer les meilleures performances de survies des lots de la série 1 par rapport aux lots de la série 2 excepté la base génétique.

Les naissains produits en série 1 ont donc mis 90 jours pour atteindre la taille de 10 mm, contre 77 jours pour les naissains de la série 2 et 65 jours pour les naissains de la série 3, indiquant une différence de croissance en nurserie. Chez *Crassostrea gigas*, la croissance est principalement dépendante de la température, de la disponibilité en nourriture et du temps d'exondation (Héral et Deslous-Paoli, 1991). Pendant les productions successives des 3 séries de familles bi-parentales, ces trois paramètres ont été autant que possible identiques entre les séries de l'élevage larvaire à la micronurserie par l'intermédiaire (1) d'une régulation de la température, (2) d'une concentration phytoplanctonique constante et distribuée quotidiennement en élevage larvaire, (3) de débit contrôlé en micronurserie et (4) d'un parcours zootechnique strictement identique entre les séries. Par contre en nurserie, même si la disponibilité en nourriture et le temps d'exondation étaient identiques entre les séries, les températures de l'eau de mer pendant la période de nursage jusqu'à la mise en élevage ont été différentes. Les résultats obtenus par Bacher et Baud (1992) indiquent que la température est le principal facteur influençant la croissance des juvéniles de *C. gigas* en nurserie. Pour notre étude, la série 3 est arrivée en nurserie le 20 mai 2001, bénéficiant ainsi d'eau plus chaude pendant la phase de nursage ( $20,8^{\circ}\text{C}$ ) comparé aux deux autres séries. Les températures moyennes de l'eau de mer pendant les phases de nursages des séries 1 et 2 étaient respectivement de  $15,7^{\circ}\text{C}$  et  $17,8^{\circ}\text{C}$ . **Les différences de croissances en nurserie entre les séries sont donc expliquées par la température de l'eau de mer.**

#### 4.4. Héritabilités des caractères suivis aux phases précoces

##### *Héritabilités des taux d'éclosion et de fixation, et des taux de survie en élevage larvaire, micronurserie, nurserie en intra- et inter-séries :*

Le taux d'éclosion est fortement dépendant de l'état de maturation des parents (Muranaka et Lannan, 1984) et donc de la qualité des gamètes. Par conséquent, les estimations d'héritabilité du taux d'éclosion peuvent être largement biaisées par ces effets parentaux qui sont alors confondus avec l'effet génétique.

L'étude des paramètres génétiques de la survie larvaire chez les bivalves marins n'a été abordé que chez la moule *Mytilus edulis* (Mallet *et al.*, 1986) et l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Lannan, 1972 ; Ernande *et al.*, 2003). Pour la première espèce, l'héritabilité obtenue a été nulle (Mallet *et al.*, 1986), alors que pour la seconde espèce, les estimations de héritabilité à partir de l'analyse de fratries ont montré des valeurs de  $0,31 \pm 0,06$  (Lannan, 1972) et  $0,10 \pm 0,17$  (Ernande *et al.*, 2003). Notre étude montre des héritabilités au sens strict comprises entre 0,07 et 0,64 en intra-série pour une valeur de 0,33 en inter-séries, se rapprochant de la valeur de Lannan (1972). En intra-série, une héritabilité de 0,07 a été obtenue pour la série 2, ce qui correspond à l'héritabilité de la survie larvaire obtenue par Ernande *et al.* (2003) à partir de 6 familles de demi-frères. Pour les séries 1 et 2, la variance génétique additive correspond à 64 % et 29 % de la variance phénotypique respectivement pour les séries 1 et 3. **Le choix aléatoire des mâles dans la population est donc responsable de la variation observée de la variance génétique entre les séries.** Le nombre plus important de familles de demi-frères en inter-séries permet alors une meilleure précision dans l'estimation des paramètres génétiques de la survie larvaire.

Comme pour la survie larvaire, seules les études de Lannan (1972) et de Ernande *et al.*, (2003) ont permis d'estimer l'héritabilité du taux de fixation (ou taux de métamorphose). Le succès à la fixation (ou métamorphose) a montré des héritabilités de  $0,09 \pm 0,08$  (Lannan, 1972) et  $0,10 \pm 0,17$  (Ernande *et al.*, 2003). Dans le cadre de notre étude, une différence significative de fixation entre les 17 mâles a été obtenue montrant également une composante génétique pour ce caractère ( $h^2 = 0,35$ ). Le même constat a été obtenu pour la survie en micronurserie avec une héritabilité de 0,30 (tableau 6).

Dans l'étude de Ernande *et al.* (2003), aucune variation génétique n'a été obtenue pour la survie en nurserie. Ils suggèrent que la diminution de la variation génétique au cours du temps pourrait indiquer une homogénéisation de la probabilité de la survie entre les familles, à cause de la perte des individus les moins résistants pendant les âges les plus jeunes. Pour notre étude, la proportion de la variance génétique additive de la survie en nurserie est très faible (4 % en moyenne) rejoignant les observations de Ernande *et al.* (2003). Par contre, il semblerait plus probable que l'environnement de la nurserie ne permet pas de révéler la variance génétique additive de la survie de part les conditions optimales d'élevage (ressource trophique *ad libitum*, aucune émergence, nettoyage fréquent...).

### ***Héritabilités du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire en intra- et inter-séries :***

Notre étude montre une différence du diamètre de la coquille au deuxième jour après la fécondation en inter-séries indiquant soit (1) des effets parentaux via la qualité des gamètes, soit (2) d'un contrôle génétique de la croissance dès les 48 premières heures du cycle de vie de *C. gigas*. La deuxième hypothèse a également été montrée 24 heures après la fécondation par Ernande *et al.* (2003). Par contre, l'estimation de l'héritabilité du diamètre maximum à J2 montre que la part de la variance génétique additive reste relativement faible.

L'héritabilité de la croissance larvaire chez les huîtres a été étudiée à de nombreuses reprises chez *Crassostrea virginica* (Haley *et al.*, 1975 ; Longwell, 1976 ; Newkirk *et al.*, 1977 ; Losee, 1978). A l'opposé pour d'autres espèces d'huîtres, seuls les travaux de Wada (1989) chez *Pinctada fucata martensii*, et de Ernande *et al.* (2003) chez *C. gigas* ont permis l'estimation des paramètres génétiques de la croissance larvaire. Ces études sont basées à partir d'un faible nombre de famille, mais elles indiquent toutes que la croissance larvaire chez les huîtres est un caractère héritable. Dans notre étude, les héritabilités au sens strict du diamètre maximum de la coquille à J7, J11 et J14 après la fécondation montrent des valeurs stables au cours de l'élevage larvaire pour la série 2, avec des héritabilités comprises entre  $0,14 \pm 0,21$  et  $0,18 \pm 0,27$  (tableau 7). Ces résultats montrent que la croissance à ce stade est un caractère faiblement héritable. Pour les séries 1 et 3, une diminution des valeurs d'héritabilités estimées est mise en évidence entre J7 et J11 ainsi qu'entre J11 et J14. Les héritabilités estimées pour ces 2 séries à J14 sont alors de  $0,12 \pm 0,18$  et  $0,15 \pm 0,33$



respectivement pour les séries 1 et 3, et elles sont équivalentes à celle obtenue pour la série 2. Cette diminution apparente dans la variance génétique additive pendant l'élevage larvaire indique alors une homogénéisation de la croissance larvaire entre les familles au cours du temps. Ce résultat pourrait être la conséquence des mortalités obtenues en élevage larvaire avec la perte des familles et des individus les moins résistants. En effet, une baisse du taux de croissance, puis un arrêt du taux de croissance ont toujours précédé la perte d'un lot en élevage larvaire. Récemment, il a été montré au stade juvénile chez *C. gigas* que les mortalités touchaient préférentiellement les individus présentant les plus faibles performances de croissance (Boudry et al., sous presse). Pendant la phase larvaire des 3 séries, 5 familles, dont 2 pour la série 1 et 3 pour la série 3, sont mortes, mortalités qui sont survenues après le 9<sup>ème</sup> jour post-fertilisation. Il est à rappeler que ces familles avaient des taux d'éclosion compris entre 34 % et 100 %. **Par conséquent, la survie larvaire influence la composante génétique du diamètre maximum de la coquille en diminuant la variation génétique intra- et inter-familiales par une élimination des individus les moins résistants, c'est à dire ceux présentant les plus faibles croissance.**

En inter-séries, l'estimation des héritabilités du diamètre maximum a été faite à partir de 17 familles de demi-frères, le mâle 6 ayant été exclu des analyses car il n'était représenté que par une famille de plein-frères. Cette estimation est donc plus précise qu'en intra-série et une diminution de l'écart-type est donc obtenue. Comme en intra-série, une diminution de la variation génétique est de nouveau retrouvée au cours de l'élevage larvaire à cause de la perte des 5 familles. Ernande *et al.* (2003) ont obtenu une différence de croissance larvaire entre les femelles et non entre les mâles suggérant une faible variance génétique additive pour la croissance. Nos résultats confirment cette étude, et les héritabilités calculées en intra- et inter-séries indiquent une variance génétique nulle ou très faible au moment où les larves débutent la phase de la métamorphose (tableau 7, J16).

## 5. Conclusion

Les données acquises à partir des 72 familles bi-parentales et des pools montrent des taux d'éclosions et des survies larvaires plus importantes, mais surtout moins variables pour les pools. La qualité des gamètes qui dépend du stade de maturation des parents, l'incompatibilité des gamètes, le nombre de géniteurs utilisés pour chaque croisement et les mortalités différentielles entre les familles bi-parentales expliquent les performances

obtenues. A partir de la métamorphose, les performances de survie entre les familles et les pools sont équivalentes jusqu'à la mise en élevage des cheptels.

Les mortalités pendant la phase larvaire sont les plus importantes comparée aux autres phases de production, et la perte de familles n'a été observé que pendant cette phase de production. Ensuite, les mortalités deviennent ensuite de moins en moins importantes ce qui entraîne une réduction de la variance phénotypique entre les familles. Par conséquent, la variance génétique additive de la survie en intra- et inter-série est la plus importante en élevage larvaire, ainsi qu'en micronurserie. A contrario, les conditions environnementales à la nurserie de Bouin ne permettent pas d'observer la variance génétique dans cet environnement d'où une héritabilité de la survie en nurserie très faible ( $h^2 = 0,04$ ). **Ces résultats montrent également qu'une amélioration de la survie en élevage larvaire est réalisable chez *C. gigas*.**

Enfin, la réduction de la variance génétique de la croissance larvaire résulte de la perte des individus les moins résistants pendant ce stade de développement. Les mortalités larvaires influencent donc l'estimation des paramètres génétiques de la croissance larvaire.

## C. Caractérisation sur estran des lots de première génération en 2001

### 1. Introduction

Après la description des phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie, cette partie aborde les principaux résultats de la première génération lors de la phase d'élevage dans les 3 sites ateliers pendant la période estivale 2001.

### 2. Matériel et méthodes

#### 2.1. Sites expérimentaux

La caractérisation sur estran des familles a été réalisée dans un dispositif multi-sites composé de 3 sites ateliers (figure 18) :

- site de Ronce Perquis (Bassin de Marennes-Oléron) : 1°10'W, 45°48' N
- site de la Rivière d'Auray (Bretagne sud) : 2°57'W, 47°36'N
- site de la Baie des Veys (Normandie) : 1°06'W, 49°23' N

Ronce-Perquis et la rivière d'Auray sont des sites présentant les plus fortes mortalités de juvéniles chez *Crassostrea gigas* entre juin et septembre, alors que le site situé en Normandie présente des mortalités estivales moins importantes (Fleury *et al.*, 2001a). Pour des soucis de concision, Ronce-Perquis, la Rivière d'Auray et la Baie des Veys ont été dénommés dans la suite de cette étude Ronce, RA et BDV respectivement.

L'étude a été réalisée en collaboration avec les trois laboratoires côtiers qui gèrent les élevages de ces sites dans le cadre du programme REMORA, soit le Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes (LCPC) pour Ronce-Perquis, le Laboratoire Conchylicole de Bretagne (LCB) pour la Rivière d'Auray et le Laboratoire Conchylicole de Normandie (LCN) pour la Baie des Veys.

#### 2.2. Suivi *in situ*

A la fin de la période de nursage, il restait 14, 18 et 18 familles respectivement pour les séries 1, 2 et 3. Pour des raisons de contraintes zootechniques, il a été décidé de ne conserver qu'au maximum 15 familles bi-parentales pour les séries 2 et 3 pour l'expérience de

la caractérisation sur estran des cheptels. C'est pourquoi les familles F7-28, F8-31, F9-33, F15-60, F17-65 et F18-69 ont été éliminées. En supplément des familles retenues pour le suivi *in situ*, 2 lots témoins formés du pool d'écloserie et d'un lot issu de captage naturel de 18 mois ayant pour origine Fouras ont été également disposés dans les trois sites ateliers. La pratique culturale retenue pour l'étude a été celle des poches sur tables en mode surélevé (figure 19). Les lots ont été disposés sur site à raison de 9 demi-poches (maille de 7 mm, 27 cm x 100 cm) contenant chacune 150 individus, et une poche de réserve contenant environ 1 000 individus. Le poids total des 150 individus a été mesuré pour toutes les poches lors de la mise sur site (P0), et une pesée individuelle au centième de gramme de 200 individus par lot a été réalisée. Pour identification rapide et efficace des lots, une marque a été agrafée sur toutes les poches comprenant :

- une couleur : rouge = série 1 ; bleue = série 2, jaune = série 3,
- une lettre : de A à O pour les familles, CN pour le captage naturel, X pour le pool,
- un numéro : de 1 à 10 pour Ronce-Perquis, de 11 à 20 pour la rivière d'Auray et de 21 à 30 pour la Baie des Veys avec les numéros 10, 20 et 30 étant réservés pour les poches de réserve.

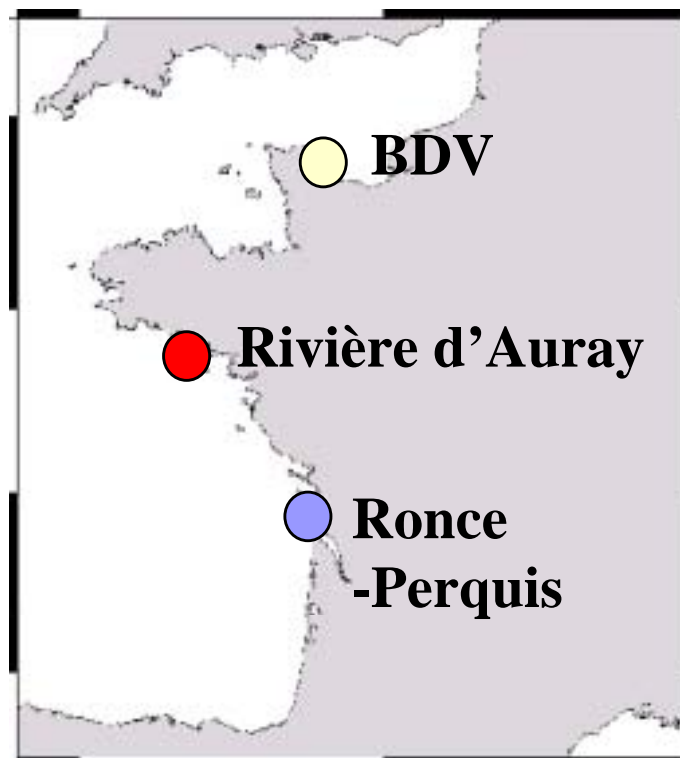


Figure 18 : Sites expérimentaux pour la caractérisation sur estran des familles.

Les poches ont été positionnées de façon aléatoire sur les sites afin de ne pas entraîner de biais par des mortalités dites "en tache". La caractérisation sur estran s'est déroulée durant l'été jusqu'au début de l'automne 2001 (cf partie II. B § 2.4. figure10) avec un suivi de la croissance et de la survie à des laps de temps définis. Pour chaque site, 3 prélèvements de 3 demi-poches ont été effectués avec une périodicité de deux semaines (P1) et un mois (P2) après la mise sur site, et un point final (P3) qui a eu lieu début octobre 2001 (tableau 8). Au final, le naissain a été élevé 104, 89 et 56 jours *in situ* respectivement pour les séries 1, 2 et 3. Les huîtres vivantes et mortes ont été comptées lors des 3 prélèvements, et une pesée totale du naissain vivant a été effectuée pour toutes les demi-poches. En supplément à ce suivi, des pesées individuelles de 30 à 90 individus par lot en fonction des sites ont été réalisées lors du second et du dernier prélèvement.



**Figure 19 : Tables ostréicoles et demi-poches utilisées pour l'expérience de caractérisation sur estran des cheptels produits en éclosion et du témoin issu du captage naturel.** Site atelier de Ronce-Perquis.

Pendant la période estivale, un suivi continu de la température dans les 3 sites ateliers a été réalisé par l'intermédiaire de sondes multiparamétriques TPS ou YSI à des fréquences de temps comprises entre 10 et 15 minutes.

**Tableau 8 : Calendrier des mises sur site et des prélèvements des trois séries et nombre de demi-poches présentes par famille et par site. S : série ; P : prélèvement.**

Date	Mise sur site	Prélèvement	Nombre de demi-poches <i>in situ</i>		
			Série 1	Série 2	Série 3
20/06/01	S1		9		
05/07/01	S2	S1P1	6	9	
19/07/01		S1P2-S2P1	3	6	
07/08/01	S3	S2P2	3	3	9
21/08/01		S3P1	3	3	6
04/09/01		S3P2	3	3	3
02/10/01		S1P3-S2P3-S3-P3	0	0	0

## 2.3. Analyses statistiques

### 2.3.1. Survie

#### 2.3.1.1. Survie des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements

Les témoins de captage naturel et le pool d'écloserie de chaque série ont été exclus des analyses statistiques afin de tester l'effet principal à savoir le facteur famille. Pour chaque point d'échantillonnage (P1, P2 et P3), les données de survies acquises pour les 44 familles de plein-frères ont été transformées par  $\arcsin(\sqrt{\text{survie}})$  avant les analyses statistiques. Elles ont été analysées par la procédure GLM « *General Linear Models* » (SAS Institute Inc., 1989) qui permet d'effectuer l'analyse univariée de variance afin de tester les facteurs « famille », « réplicat », « site », « série » et les interactions qui en résultent selon les modèles suivants :

*(a) Modèle familles plein-frères intra site – intra série :*

$$Y_{ij} = \mu + \text{famille}_i + E_{ij}$$

Avec  $Y_{ij}$  le taux de survie transformé du naissain  $j$  dans la famille  $i$  ;  $\mu$  = survie moyenne ; famille  $i$  = effet de la famille sur la survie ( $i = 1$  à  $14$  pour la série 1,  $15$  à  $29$  pour la série 2 et  $30$  à  $44$  pour la série 3);  $E_{ij}$  = erreur résiduelle.

(b) Modèle familles plein-frères inter site – intra série :

$$Y_{ijkl} = \mu + \text{site } i + \text{famille } j + \text{réplicat } k(j) + \text{site } i * \text{famille } j + E_{ijkl}$$

Avec  $Y_{ijkl}$  le taux de survie transformé du naissain  $l$  dans le réplicat  $k$  de la famille  $j$  dans le site  $i$  ;  $\mu$  = survie moyenne ; site  $i$  = effet du site sur la survie ( $i = \text{Ronce, RA, BDV}$ ); famille  $j$  = effet de la famille  $j$  sur la survie; réplicat  $k(j)$  = effet du réplicat  $k$  sur la survie ( $k = 1, 2, 3$ ) hiérarchisé dans la famille  $j$ ; site  $i * \text{famille } j$  = effet d'interaction entre les sites et les familles;  $E_{ijkl}$  = erreur résiduelle.

(c) Modèle familles plein-frères intra site – inter série :

$$Y_{ijk} = \mu + \text{série } i + \text{famille } j(i) + E_{ijk}$$

Avec  $Y_{ijk}$  le taux de survie transformé du naissain  $k$  de la famille  $j$  de la série  $i$  ;  $\mu$  = survie moyenne ; série  $i$  = effet de la série sur la survie ( $i = 1, 2, 3$ ); famille  $j(i)$  = effet de la famille  $j$  sur la survie hiérarchisé dans la série  $i$ ;  $E_{ijk}$  = erreur résiduelle.

(d) Modèle familles plein-frères inter site – inter série :

$$Y_{ijklm} = \mu + \text{série } i + \text{site } j + \text{famille } k(i) + \text{réplicat } l(ki) + \text{série } i * \text{site } j + \text{site } j * \text{famille } k(i) + E_{ijklm}$$

Avec  $Y_{ijklm}$  le taux de survie transformé du naissain  $m$  dans le réplicat  $l$  de la famille  $k$  de la série  $i$  dans le site  $j$  ;  $\mu$  = survie moyenne ; série  $i$  = effet de la série  $i$  sur la survie; site  $j$  = effet du site  $j$  sur la survie; famille  $k(i)$  = effet de la famille  $k$  sur la survie hiérarchisé dans la série  $i$  ; réplicat  $l(ki)$  = effet du réplicat  $l$  sur la survie hiérarchisé dans la famille  $k$  qui est hiérarchisé dans la série  $i$  ; série  $i * \text{site } j$  = effet d'interaction entre les sites et les séries; site  $j * \text{famille } k(i)$  = effet d'interaction entre les sites et les familles;  $E_{ijklm}$  = erreur résiduelle.

Le tableau 9 indique les effets corrigés dans les différents modèles qui ont été utilisés par l'intermédiaire de l'option TEST (cf Partie II. B. § 2.6.1.1. *taux de croissance larvaire* pour plus de détails).

Enfin, le classement entre les séries et les sites a été réalisé par les options MEANS ou LSMEANS de la procédure GLM (SAS Institute Inc., 1989).

**Tableau 9 : Effets corrigés dans la procédure GLM pour les différents modèles utilisés.**

Modèle	h	e
b	site	site * famille
b	famille	réplicat (famille)
c	série	famille(série)
d	site	site * famille (série)
d	série* site	site * famille (série)
D	série	famille (série)
D	famille (série)	réplicat (série famille)

### 2.3.1.2. Survie des familles de demi-frères en octobre 2001

Suite à des mortalités lors des phases précoces, le mâle 6 n'est représenté que par une seule famille de plein-frères. Par conséquent, la famille F6-21 a été éliminée des tests statistiques. La probabilité de survie des 17 familles de demi-frères a été analysée en utilisant une régression logistique par la procédure GENMOD « 'Generalized Linear Models' » en utilisant une distribution binomiale et la fonction logit (McCullagh & Nelder, 1989 ; SAS Institute Inc., 1995b ; Littell *et al.*, 2002). Les modèles utilisés sont les suivants :

*(a) Modèle familles de demi-frères intra-série :*

$$\text{logit (taux de survie)} = \text{site} + \text{m\^ale} + \text{femelle(m\^ale)} + \text{réplicat(femelle (m\^ale))} + \text{site*m\^ale} + \text{site*femelle(m\^ale)} + \text{site*réplicat(femelle (m\^ale))}$$

*(b) Modèle familles de demi-frères inter-séries :*

$$\text{logit (taux de survie)} = \text{série} + \text{site} + \text{m\^ale(série)} + \text{femelle(m\^ale (série))} + \text{réplicat(femelle(m\^ale (série)))} + \text{site*série} + \text{site*m\^ale(série)} + \text{site*femelle(m\^ale (série))} + \text{site*réplicat(femelle (m\^ale (série)))}$$



### 2.3.1.3. Composantes de la variance et estimation de l'héritabilité de la survie

La détermination des composantes de la variance et les estimations d'héritabilité de la survie du naissain après la période estivale (P3) ont été effectuées par deux méthodes différentes.

La première est la même que celle utilisée pendant les phases précoces avec transformation des données en valeurs binaires (cf partie II. B. §.2.6.2.). Les modèles utilisés comprennent :

- modèle intra-série : effet fixe « site » et effets aléatoires « mâle », « femelle » et « répliat ».
- modèle inter-séries : effet fixe « série » et « site », et effets aléatoires « mâle », « femelle » et « répliat ».

La seconde méthode pour déterminer l'héritabilité de la survie a été effectuée par l'intermédiaire du programme ASReml (Gilmour *et al.*, 1997), et la fonction probit selon les modèles suivants :

- modèle intra-série : effet fixe « site » et effets aléatoires « mâle », « femelle » et « répliat ».
- modèle inter-séries : effets fixes « série » et « site », et effets aléatoires « mâle », « femelle » et « répliat ».

### 2.3.2. Poids total individuel

#### 2.3.2.1. Poids total individuel des familles de plein-frères

Le poids total individuel a été enregistré à 3 reprises lors de la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2), et à la fin de la période estivale (P3). Comme pour la survie, les témoins de captage naturel et le pool d'écloserie de chaque série ont été exclus des analyses statistiques. Les données ont été transformées par la fonction log, ce qui permet d'augmenter la normalité et l'homoscédasticité (Neter *et al.*, 1985), puis le poids total a été corrigé à P2 et P3 selon la formule :

$$P_c = \log(P_s) \times \text{dpx/dps}$$

Pc étant le poids total individuel corrigé, Ps étant le poids total individuel, dps étant le nombre de jours sur estran, et dpx étant égal à 30 à P2 et 104 à P3.

Les 4 modèles de l'analyse de la survie des familles de plein-frères (§ 2.3.3.1) ont été utilisés pour les points à P2 et P3, en éliminant le facteur réplicat qui n'existe plus pour ce caractère. A P0, seul les modèles (a) et (b) ont été utilisés car les pesées lors de la mise sur site ont été effectuées uniquement en nurserie à Bouin.

### 2.3.2.2. Poids total individuel des familles de demi-frères

De la même façon que pour la survie, la famille F6-21 a été exclue des analyses. Le modèle utilisé est une ANCOVA effectué par la procédure GLM en indiquant le temps passé sur estran en covariable. Les données de poids total individuel Ps transformées par la fonction log ont été analysées en intra et inter-séries pour deux pas de temps qui sont entre la mise sur site (P0) et le premier point de suivi à un mois (P2), et entre P2 et le point final en octobre 2001 (P3).

Lors de la mise en poche à P0, les pesées ont été effectuées uniquement sur le site de Bouin. L'échantillonnage des 200 individus par famille a été réalisé de façon aléatoire. Les lots d'animaux envoyés dans les différents sites ont le même poids initial moyen et la même variabilité. Les données de Bouin à P0 ont donc été dupliquées pour avoir un jeu de données à P0 pour chacun des 3 sites expérimentaux. En conséquent, les effets sites et les interactions site-mâle, site-femelle et série-site sont non significatifs à P0.

Les modèles suivants ont été utilisés :

#### *(a) Modèle familles de demi-frères intra-série :*

$$\begin{aligned} \text{Log (Ps)} = & \text{site} + \text{mâle} + \text{femelle(mâle)} + \text{site*mâle} + \text{site*femelle(mâle)} + \text{temps} + \\ & \text{temps*site} + \text{temps*mâle} + \text{temps*femelle(mâle)} + \text{temps*site*mâle} + \\ & \text{temps*site*femelle(mâle)} + \text{résiduelle} \end{aligned}$$

#### *(b) Modèle familles de demi-frères inter-séries :*

$$\begin{aligned} \text{Log (Ps)} = & \text{site} + \text{série} + \text{mâle(série)} + \text{femelle(mâle (série))} + \text{site*série} + \text{site*mâle(série)} + \\ & \text{site*femelle(mâle (série))} + \text{temps} + \text{temps*site} + \text{temps*série} + \text{temps*mâle(série)} + \\ & \text{temps*femelle(mâle (série))} + \text{temps*site*série} + \text{temps*site*mâle(série)} + \\ & \text{temps*site*femelle(mâle (série))} + \text{résiduelle} \end{aligned}$$

Les effets « mâle », « femelle(mâle) », « site\*mâle » et « site\*femelle(mâle) » ont été définis en effet aléatoire, et les effets « site » et « série » en effet fixe. La variable « temps » correspond au temps passé sur estran et il s'agit d'un facteur continu (covariable). Enfin, l'option test a été utilisée pour calculer correctement la statistique F (Littell *et al.*, 2002).

### 2.3.2.3. Héritabilité du poids total individuel

Les composantes de la variance ont été déterminées par la procédure VARCOMP et la méthode REML avec les modèles suivants sur les données de poids individuels corrigés (Pc) :

- modèle intra-série intra-site: effets aléatoires « mâle » et « femelle ».
- modèle intra-série inter-sites : effet fixe « site », et effets aléatoires « mâle » et « femelle ».
- modèle inter-séries intra-site : effet fixe « série », et effets aléatoires « mâle » et « femelle ».
- modèle inter-séries et inter-sites : effets fixes « série » et « site », et effets aléatoires « mâle » et « femelle ».

Pour tous les modèles, l'effet « femelle » est hiérarchisé par les « mâles », et en inter-séries, les « mâles » sont hiérarchisés par les « séries ».

L'héritabilité au sens strict a été calculée selon la formule  $h^2_{ns} = 4\sigma^2_s/V_p$ , et l'écart-type a été déterminé par la formule du Becker (1984).

## 2.3.3. Rendement

### 2.3.3.1. Rendement des familles de plein-frères

Le rendement journalier a été calculé comme suit :

$$\text{Rendement journalier } (\% \cdot \text{j}^{-1}) = 100 \times (\text{biomasse finale} - \text{biomasse initiale}) / (\text{biomasse initiale} \times \text{durée en jour sur estran})$$

La biomasse initiale correspond au poids total des 150 huîtres mises dans la poche à Bouin et la biomasse finale correspond au poids total des huîtres vivantes comptées lors des différents points d'échantillonnages.

Des ANOVAs ont été effectuées à P1, P2 et P3 par la procédure GLM grâce au logiciel SAS<sup>®</sup> selon les 4 modèles utilisés pour l'analyse de la survie pour les familles de plein-frères afin de tester les effets « famille », « site », « série », « réplicat » et les différentes interactions.

### **2.3.3.2. Rendement des familles de demi-frères**

Le rendement des familles de demi-frères a été analysé par des ANOVAs en octobre 2001 en intra- et inter-séries selon les mêmes modèles que pour les familles de plein-frères avec l'effet famille qui a été subdivisé en effets « mâles » et « femelles » hiérarchisés par les mâles.

### **2.3.3.3. Héritabilité du rendement**

Les composantes de la variance ont été estimées de la même façon que pour le poids individuel (§2.3.2.3.) ainsi que l'héritabilité et l'écart-type.

### **2.3.4. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance**

Les données de la survie ont subi une transformation angulaire par  $\arcsin\sqrt{\text{survie}}$ . Le rendement journalier a été calculé par la formule du paragraphe 2.3.3.1., et la croissance a été définie selon la formule suivante :

$$\text{Croissance journalière} = (\text{Poids total individuel final} - \text{poids total individuel initial}) / (\text{poids total individuel initial} \times \text{durée en jour sur estran})$$

Les coefficients de corrélation entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier ont été déterminés par la procédure CORR de SAS<sup>®</sup>, et la régression multiple a été

effectuée par la procédure REG (SAS Institute Inc., 1995a). Les données ont été analysées en intra-site et en intra- et inter-séries.

### 3. Résultats

#### 3.1. Suivi de la température

L'évolution de la température pendant la période estivale 2001 est représentée en figure 20. Les évolutions de la température dans les 3 sites suivent les mêmes fluctuations avec des valeurs similaires pour Ronce et RA, alors que la température en BDV est inférieure de 2°C en moyenne par rapport à Ronce. Les températures de l'eau de mer étaient en moyenne de  $18,3 \pm 1,2^\circ\text{C}$  en BDV et  $19,7 \pm 2,1^\circ\text{C}$  en RA. Le site de Ronce présentait la température la plus importante avec  $20,1 \pm 1,9^\circ\text{C}$ . Lors de la mise en élevage de la série 1, la température de l'eau de mer était comprise entre 17 et 18°C dans les 3 sites. Entre le 20 juin et 05 juillet, le température a augmenté dans tous les sites de 2 à 3°C, puis a légèrement diminuée jusqu'au 21 juillet pour atteindre 17°C en BDV et 19,5°C à Ronce. Ensuite, la température a fortement augmenté pour atteindre vers le 2 août un pic à 21°C, 23°C et 23,7°C respectivement en BDV, RA et Ronce. Après cette date, la température a fluctué aux alentours de 20-22°C jusqu'au 28 août, avant de diminuer régulièrement pour atteindre début octobre 17°C dans les 3 sites.

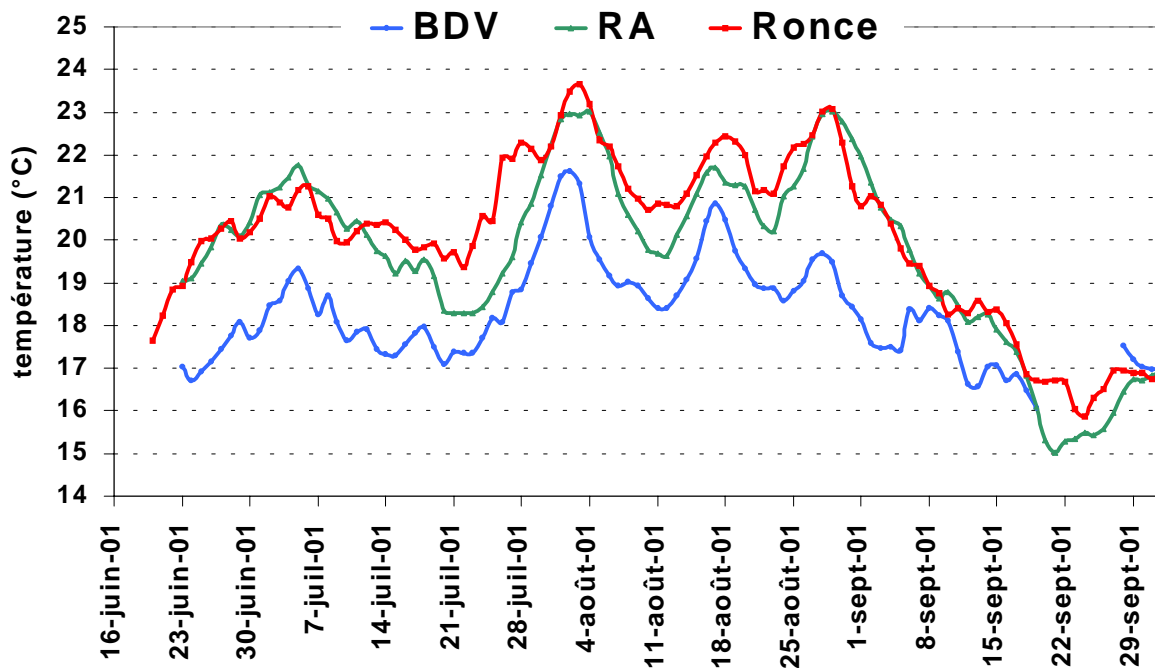


Figure 20 : Evolutions de la température dans les 3 sites expérimentaux pendant la période estivale 2001. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys.

## 3.2. Survie

### 3.2.1. Survie des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements

Les survies moyennes enregistrées pour les 3 séries dans les 3 sites et aux 3 dates de prélèvements sont reportées dans le tableau 10. Les résultats des tests statistiques pour les différents modèles utilisés sont indiqués dans les tableaux 10 et 11.

#### 3.2.1.1. Série 1

Pour les 3 dates d'échantillonnages, les pourcentages de mortalité des 14 familles de la série 1, du pool d'écloserie (PL1) et du témoin issu de captage naturel (CN1) sont indiqués dans les 3 sites sur la figure 21. Les taux moyens de survie des familles de la série 1 sont indiqués dans le tableau 10.

Lors du premier point d'échantillonnage (P1), le 05 juillet 2001, les mortalités observées dans les 3 sites ont été faibles avec en moyenne 0,7 % à 2,5 %. A Ronce, les individus de la famille F4-15 ont subi 26 % de mortalité à P1 entraînant une différence significative de survie ( $p < 0,01$ ) entre les familles pour ce site. En RA ( $p = 0,25$ ) et en BDV ( $p = 0,53$ ), aucune différence significative de survie n'a été relevée malgré une mortalité de 60 % dans une des poches de la famille F5-17 en RA. La comparaison entre les sites ne montre pas d'effet significatif du site à cette date ( $p = 0,62$ ).

Les témoins présentent des mortalités identiques dans les trois sites avec des valeurs comprises entre 12,5 % et 13,9 % pour CN1 et moins de 1 % pour le témoin PL1.

Après un mois de testage sur estran (P2), aucune différence significative de survie entre les familles bi-parentales n'a été observée sur les sites de Ronce ( $p = 0,44$ ) et de BDV ( $p = 0,59$ ) dont les survies moyennes étaient respectivement de 97,4 % et 98,9 %. Au contraire, une différence significative de survie ( $p < 0,01$ ) est notée entre les familles en RA (tableau 10) avec des mortalités comprises entre 0,2 % pour la famille F2-5 et 41,5 % pour la famille F4-15 (figure 21-P2). Il en résulte donc une différence significative de survie entre les sites ( $p < 0,01$ ) avec une mortalité significativement plus importante en RA par rapport aux deux autres sites. Concernant le témoin CN1, les mortalités enregistrées à cette période sont identiques entre les sites, et correspondent aux valeurs obtenues 15 jours plus tôt. Pour le

**Tableau 10 : Moyenne (%) et écart-type de la survie observée par série dans les 3 sites et aux 3 dates de prélèvements (P).** Les résultats des tests statistiques sont indiqués avec pour site<sub>a</sub> x série<sub>b</sub> : effet de la famille de plein-frères ; site<sub>a</sub> x inter-séries : effet de la série; inter-sites x série<sub>b</sub> : effet du site; et inter-sites x inter-séries : effets respectifs du site et de la série (a = Ronce, Rivière d'Auray or Baie des Veys, b = 1, 2 or 3) (\*\* : p<0,01 ; \* : p<0,05 ; ns : non significatif).

Site	P	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
Ronce	P1	97,5 ± 6,8 **	91,8 ± 10,9 **	88,5 ± 17,0 **	92,5 ± 12,7 *
	P2	97,4 ± 3,2 ns	85,7 ± 18,5 **	81,7 ± 23,0 **	88,1 ± 18,2 **
	P3	88,7 ± 14,2 **	83,1 ± 18,1 **	81,3 ± 21,3 **	84,3 ± 18,0 ns
RA	P1	97,8 ± 5,5 ns	89,4 ± 15,8 **	94,8 ± 6,0 ns	93,9 ± 10,7 **
	P2	89,1 ± 12,3 **	87,2 ± 18,4 **	77,8 ± 23,5 **	84,6 ± 19,0 ns
	P3	75,6 ± 21,1 **	76,5 ± 22,1 **	74,4 ± 26,5 **	75,5 ± 22,9 ns
BDV	P1	99,3 ± 0,6 ns	96,5 ± 5,1 **	98,4 ± 1,8 *	98,0 ± 3,3 **
	P2	98,9 ± 1,0 ns	95,6 ± 3,3 **	93,7 ± 14,9 **	96,0 ± 9,0 *
	P3	94,4 ± 2,7 *	93,2 ± 4,8 ns	93,1 ± 11,6 **	93,6 ± 7,3 ns
Inter-site	P1	98,2 ± 5,0 ns	92,6 ± 11,6 **	93,9 ± 11,0 **	94,8 ± 10,0 ** / *
	P2	95,1 ± 8,4 **	89,5 ± 15,5 *	84,4 ± 21,5 **	89,5 ± 16,6 ** / *
	P3	86,2 ± 16,5 **	84,2 ± 17,8 **	83,0 ± 21,7 **	84,4 ± 18,7 ** / ns

**Tableau 11 : Analyses statistiques de l'effet réplicat et des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour la survie (\*\* : p<0,01 ; \* : p<0,05 ; ns : non significatif).**

P	Effet	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
P1	Réplicat	ns	ns	ns	ns
P1	Site* famille	*	**	**	**
P1	Série * site	/	/	/	**
P2	Réplicat	ns	ns	ns	ns
P2	Site* famille	**	**	ns	**
P2	Série * site	/	/	/	**
P3	Réplicat	ns	ns	ns	ns
P3	Site* famille	**	**	**	**
P3	Série * site	/	/	/	ns



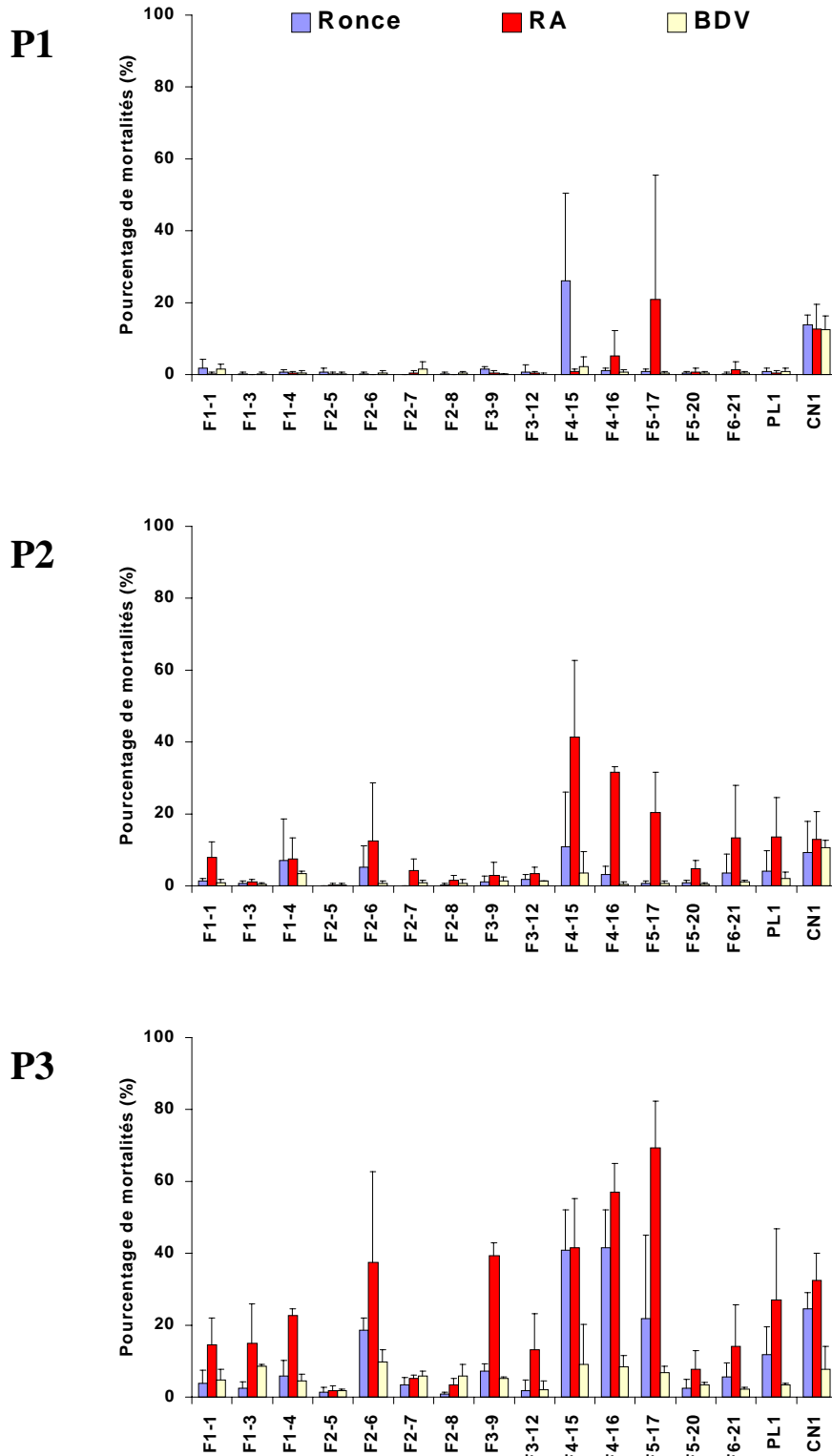
témoin PL1, les mortalités restent faibles avec 2 % en BDV et 4 % à Ronce, et une mortalité un peu plus importante en RA a été observée avec 13,7%.

A la fin de la période estivale (P3), des différences significatives de survie entre les familles ont été reportées à Ronce et en RA ( $p < 0,01$ ) avec des pourcentages de mortalités compris entre 0,9 % pour la famille F2-8 et 41,6 % pour la famille F4-16 à Ronce, et entre 1,8 % pour la famille F2-5 et 69,4 % pour la famille F5-17 en RA (figure 21-P3). A l'inverse de P1 et P2, une différence significative de survie entre les familles a été également observée en BDV ( $p = 0,04$ ) avec des mortalités comprises entre 1,8 % et 9,7 %. Les mortalités moyennes ont atteint 24,4 % en RA, 11,3 % à Ronce et seulement 6 % en BDV. La comparaison des sites indique une différence significative de survie en octobre 2001 ( $p < 0,01$ ) avec des survies significativement plus importantes en BDV comparées aux 2 autres sites, et une survie statistiquement plus importante à Ronce par rapport à RA. A la différence des 2 prélèvements précédents, le témoin CN1 présente des mortalités beaucoup plus importantes en RA et à Ronce avec respectivement 32,5 % et 24,5 % contre 7,7 % en BDV. Les mêmes tendances avec des intensités moindres ont été constatées pour le témoin PL1 avec 26,9 % en RA, 11,8 % à Ronce et 3,3% en BDV.

Pour les 3 dates de prélèvements, l'effet réplicat est non significatif alors que l'interaction « site-famille » est significative (tableau 11).

### 3.2.1.2. Série 2

Les pourcentages de mortalité des 15 familles de la série 2, du pool d'écloserie (PL2) et du témoin issu de captage naturel (CN2) sont indiqués pour les 3 dates d'échantillonnages et dans les 3 sites en figure 22. Les taux moyens de survie des familles de la série 2 sont indiqués dans le tableau 10. Le 19 juillet 2001, des différences significatives de survie entre familles bi-parentales ont été observées dans les 3 sites ( $p < 0,01$ ). Les mortalités enregistrées étaient comprises entre 0,2 % pour la famille F10-39 et 37,4 % pour la famille F7-25 à Ronce ; entre 0,7 % pour la famille F9-36 et 49 % pour la famille F7-25 en RA ; et entre 0,2 % pour la famille F9-36 et 20,7 % pour la famille F7-25 en BDV (figure 22-P1). Une différence significative de survie entre les sites ( $p < 0,01$ ) a été également notée avec une survie 89,4 %, 91,8 % et 96,5 % respectivement pour RA, Ronce et la BDV (tableau 10). Les naissains en RA ont présenté une survie significativement plus faible que les naissains élevés à Ronce et en BDV. Par ailleurs, les naissains de la BDV ont montré une survie significativement plus élevée que les naissains présents à Ronce. De façon similaire à la



**Figure 21 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des lots de la série 1 aux 3 prélèvements dans les 3 sites.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement en octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL1 au pool de la série 1 et CN1 au captage naturel.

série 1 à P1, le témoin PL2 montre des survies très élevées (97 %) dans les 3 sites, et les taux de mortalités relevés chez CN2 sont compris entre 14,1 % en RA et 20,5 % en BDV.

Lors du second point de prélèvement le 07 août 2001, les mêmes résultats ont été observés pour les témoins et les familles, avec des différences significatives de survies entre familles ( $p < 0,01$ ) et entre sites ( $p = 0,03$ ). Le site de la BDV a présenté des mortalités significativement plus faibles comparées à celles des deux autres sites et aucune différence significative de mortalité n'a été relevée entre les sites de Ronce et RA.

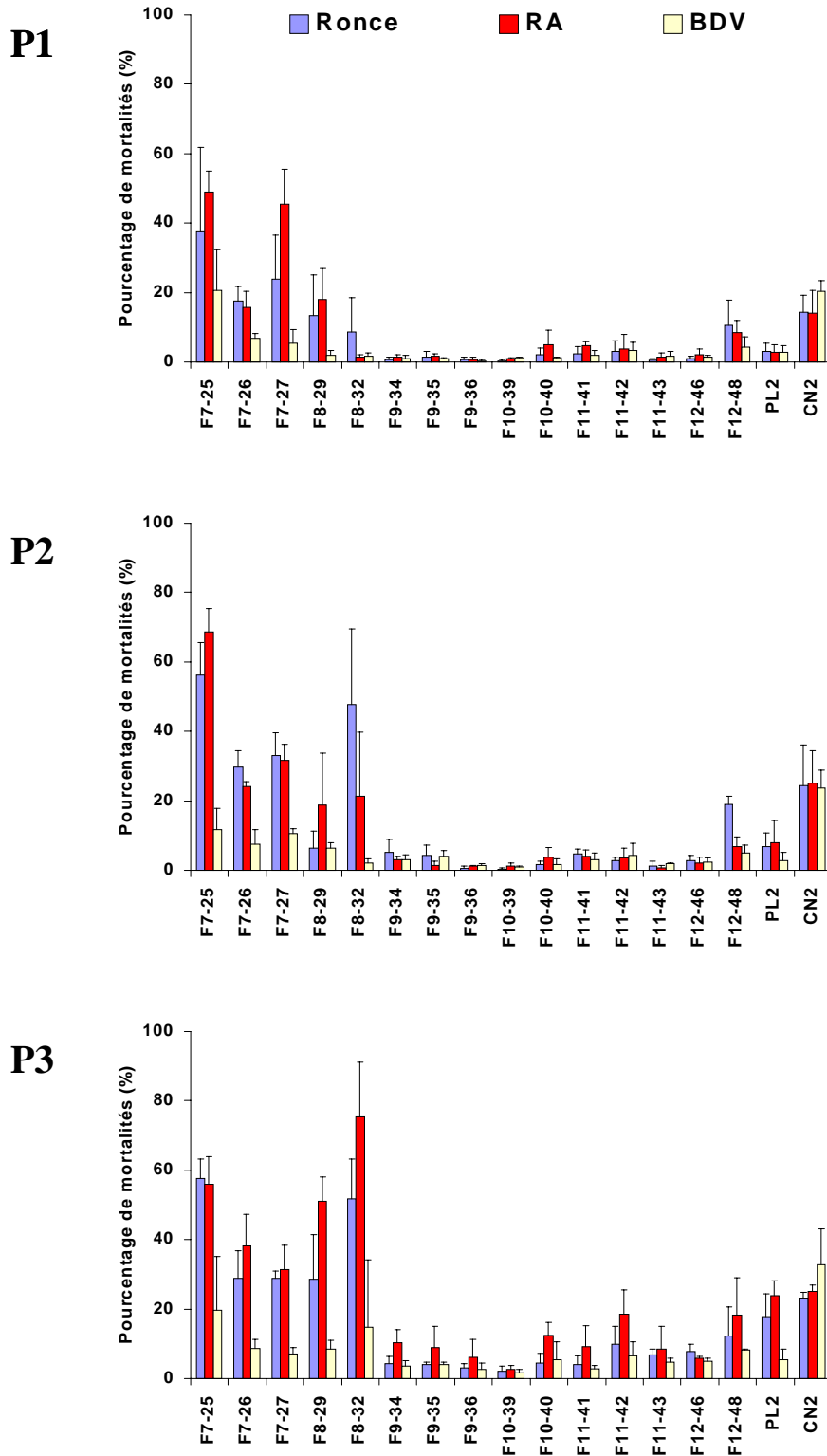
En octobre 2001, l'intensité des mortalités pour certaines familles a été accentuée notamment pour les familles F8-29 et F8-32 avec des mortalités respectives de 28,6 % et 51,7 % à Ronce, et 51,0 % et 75,5 % en RA (figure 22-P2 et P3). Des différences significatives de taux de survie entre familles ont été observées dans ces deux sites, alors qu'en BDV, l'effet « famille » a été non significatif ( $p = 0,09$ ). Enfin, une différence significative de survie entre les sites ( $p < 0,01$ ) a été relevée à la fin de la période estivale avec le même classement des sites obtenu en série 1 pour P3. Pour les témoins, le PL2 a présenté des mortalités plus importantes en RA avec 23,8 % alors qu'en BDV, les mortalités constatées n'étaient que de 5,4 %. Enfin, les mortalités du CN2 ont été équivalentes dans les trois sites avec une mortalité un peu plus importante en BDV (figure 22-P3).

Pour l'effet réplicat et l'interaction « site-famille » (tableau 11), les mêmes résultats que pour la série 1 ont été observés à savoir aucun effet réplicat et une interaction significative pour les 3 dates.

### 3.2.1.3. Série 3

Pour les 3 dates d'échantillonnages, les pourcentages de mortalité des 15 familles de la série 3, du pool d'écloserie (PL3) et du témoin issu de captage naturel (CN3) sont indiqués dans les 3 sites sur la figure 23. Les taux moyens de survie des familles de la série 3 sont indiqués dans le tableau 10.

Au premier point d'échantillonnage, les mortalités ont été faibles avec en moyenne 1,6 % en BDV, 5,2 % en RA alors qu'à Ronce, les mortalités ont atteint 11,5 %. Ce résultat est la conséquence que 2 familles, F14-54 et F14-55, ont présenté des mortalités respectives de 60,9 % et 41,4 % sur ce site (figure 23-P1). Une différence significative de survie entre les familles ( $p < 0,01$ ) a donc été relevée pour ce prélèvement à Ronce. A l'inverse, aucune mortalité n'excédant les 13% dans les 2 autres sites n'a été relevée, exceptée la famille F17-67 en RA avec 20,2%. Il en résulte aucune différence significative de survie entre les familles bi-



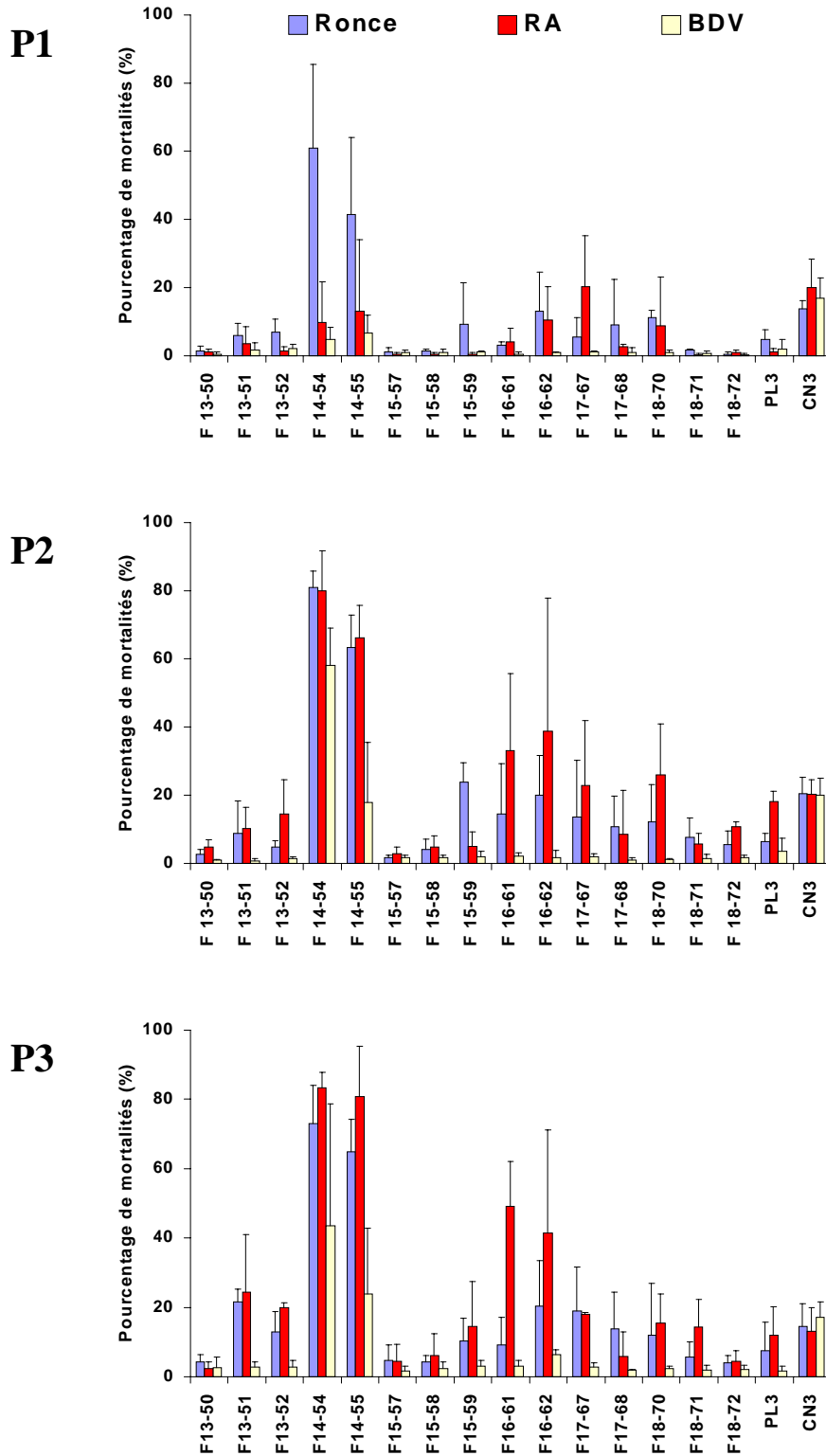
**Figure 22 : Pourcentages moyens de mortalités et écart-types des lots de la série 2 aux 3 prélèvements dans les 3 sites.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement d’octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL2 au pool de la série 2 et CN2 au captage naturel.

parentales en RA ( $p = 0,09$ ), alors qu'en BDV, une différence significative de survie entre les familles a été enregistrée ( $p = 0,03$ ). Les mortalités moyennes des familles relevées dans les 3 sites étaient de 11,5 % à Ronce, 5,2 % en RA et 1,6 % en BDV indiquent une différence significative de survie entre les sites ( $p < 0,01$ ). Les naissains testés à Ronce ont donc un taux moyen de mortalité significativement plus important comparé aux 2 autres sites. De même, les naissains en BDV ont montré une mortalité moyenne significativement plus faible que dans les 2 autres sites. Pour les témoins PL3 et CN3, les mortalités observées à P1 ont été identiques aux séries 1 et 2 quinze jours après la mise en élevage, soit des valeurs de mortalité dans les 3 sites comprises entre 13,8 % et 20 % pour CN3, et inférieures à 5 % pour PL3.

Le 04 septembre 2001, les mortalités relevées chez les familles F14-54 et F14-55 ont montré des taux importants compris entre 58 % et 81 % à l'exception de la famille F14-55 en BDV avec un taux de mortalité de 17,8 % (figure 23-P2). Des différences significatives de survie entre les familles ont été alors constatées dans les 3 sites ( $p < 0,01$ ), et une différence significative de survie entre les sites a été également observée ( $p < 0,01$ ) avec des survies moyennes de 74,4 %, 81,3 % et 93,7 % respectivement pour les sites de RA, Ronce et BDV (tableau 10). Aucune différence de survie entre les naissains élevés à Ronce et en RA n'a été mise en évidence, mais les naissains présents en BDV ont une survie plus importante comparée à la survie relevée en RA et à Ronce. Pour les témoins, CN3 a présenté des valeurs identiques à P1 sur les 3 sites ainsi que pour PL3 excepté en RA où les mortalités ont atteint 18 %.

Lors du dernier échantillonnage un mois plus tard, les mortalités relevées chez les 15 familles et les témoins ont présenté des taux identiques au second prélèvement. Par conséquent, des différences de survie entre les familles pour les 3 sites et entre les sites ( $p < 0,01$ ) ont été également obtenues à P3 avec le même classement entre les sites obtenus à P3 pour les séries 1 et 2.

Pour l'effet réplicat et l'interaction « site-famille » (tableau 10), des résultats similaires aux deux autres séries ont été reportés hormis l'interaction « site-famille » qui est non significative à P2 ( $p = 0,08$ ).



**Figure 23 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des lots de la série 3 aux 3 prélèvements dans les 3 sites.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement en octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL3 au pool de la série 3 et CN3 au captage naturel.

### 3.2.1.4. Comparaison inter-séries

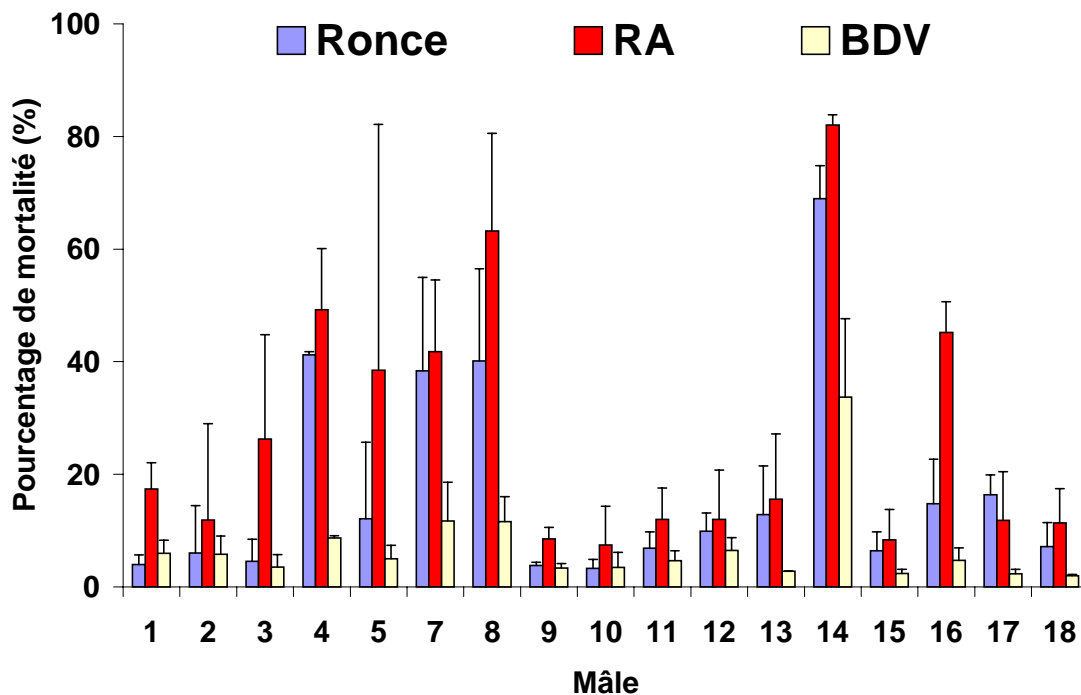
Les données de mortalités en inter-séries sont indiquées dans le tableau 10. Lors du premier prélèvement, une différence significative de survie entre les séries a été relevée dans les 3 sites. Les survies des familles de la série 1 étaient significativement supérieures aux survies des familles des séries 2 et 3 dans les trois sites. A Ronce, aucune différence significative de survie entre les naissains des séries 2 et 3 n'a été obtenue, alors que dans les deux autres sites, les naissains de la série 2 ont présenté des mortalités significativement supérieures aux naissains de la série 3. Après un mois de testage *in situ*, l'effet « série » est devenu non significatif pour le site RA ( $p = 0,16$ ). En BDV, le classement entre les séries est identique à celui obtenu à Ronce à P1. Enfin à Ronce, les naissains de la série 1 sont toujours les plus performants en terme de survie comparée aux 2 autres séries, et une différence significative de survie entre les naissains des séries 2 et 3 a été trouvée avec les meilleures survies pour les familles de la série 2. Enfin à P3, aucune différence significative de survie entre les séries n'a été constatée à Ronce ( $p = 0,38$ ), en RA ( $p = 0,99$ ) et en BDV ( $p = 0,77$ ).

Les comparaisons en inter-sites et inter-séries indiquent des différences significatives de survie entre les sites ( $p < 0,01$ ) et entre les séries ( $p < 0,05$ ) à P1 et P2. Après 15 jours en mer, les élevages sur site de Ronce et RA ont présenté des survies identiques alors que le site de la BDV présentait des survies significativement plus importantes que dans les 2 autres sites. Le classement des séries en inter-sites est identique à celui obtenu à P1 en BDV et en RA. A P2, la série 1 présentait encore les meilleures survies en inter-sites suivi de la série 2 qui avait des survies significativement différentes des séries 1 et 3. En conséquence, la série 3 était caractérisée par les mortalités les plus importantes 1 mois après la mise sur site. Pour le classement entre les sites, les naissains en BDV ont encore les meilleures performances de survie comparées aux naissains à Ronce et en RA ; et les naissains en RA ont une survie significativement plus faible que les naissains à Ronce et en BDV. A fin de la période estivale, l'effet site reste significatif ( $p < 0,01$ ), avec des mortalités significativement plus importantes en RA comparées aux deux autres sites, et des mortalités significativement plus importantes à Ronce comparées à la BDV, alors que l'effet « série » est devenu non significatif ( $p = 0,87$ ).

D'après le tableau 11, le facteur réplicat est non significatif, et l'interaction site-famille est significative ( $p < 0,01$ ) pour les 3 prélèvements. Concernant l'interaction série-site, elle est significative 15 jours et un mois après la mise sur site. Par contre, cette interaction est non significative à la fin de la période estivale ( $p = 0,24$ ).

### 3.2.2. Survie des familles de demi-frères après la période estivale

Les données de survie des 17 familles de demi-frères après la période estivale sont représentées en figure 24. Les mortalités des familles de demi-frères sont comprises entre 3,3 % pour le mâle 10 et 69 % pour le mâle 14 à Ronce, entre 7,5 % pour le mâle 10 et 82 % pour le mâle 14 en RA, et entre 2 % pour le mâle 18 et 33 % pour la mâle 14 en BDV. Il en résulte une différence significative de survie entre les mâles pour les 3 séries et en inter-séries (tableau 12). En intra-série, tous les effets testés sont significatifs, à l'exception du facteur réplicat en série 1 et en série 2, et des interactions site-femelle pour les 3 séries. Enfin en inter-séries, il n'existe pas de différence significative de survie entre les séries ( $p = 0,35$ ), et l'interaction site-femelle est également non significative.



**Figure 24 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des 17 familles de demi-frères relevés dans les 3 sites le 02 octobre 2001.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys.

### 3.2.3. Héritabilité de la survie après la période estivale

Les estimations de l'héritabilité de la survie après la période estivale sont indiquées dans le tableau 13 pour les 2 méthodes utilisées. Pour les 2 méthodes d'estimation, la série 1 présente les valeurs d'héritabilité les plus faibles, alors que la série 3 montre les valeurs les



plus élevées. En inter-séries, l'héritabilité de la survie après la période estivale est de 1,65 selon la méthode binaire et  $0,81 \pm 0,29$  pour la méthode ASReml.

**Tableau 12 : Régression logistique de la survie en intra- et inter-séries en octobre 2001.**

Série	Source	ddl	$\chi^2$	p
1	Site	2	55,62	<,0001
1	Mâle	4	95,37	<,0001
1	Femelle(mâle)	8	87,12	<,0001
1	Réplicat(mâle (femelle))	26	29,33	0,2962
1	Site * mâle	8	43,36	<,0001
1	Site * femelle(mâle)	16	23	0,1137
2	Site	2	53,88	<,0001
2	Mâle	5	252,31	<,0001
2	Femelle(mâle)	9	65,53	<,0001
2	Réplicat(mâle (femelle))	30	25,03	0,7237
2	Site * mâle	10	34,11	0,0002
2	Site * femelle(mâle)	18	4,69	0,9993
3	Site	2	72,24	<,0001
3	Mâle	5	346,46	<,0001
3	Femelle(mâle)	9	18,58	0,029
3	Réplicat(mâle (femelle))	30	52,58	0,0066
3	Site * mâle	10	22,85	0,0113
3	Site * femelle(mâle)	18	11,42	0,8755
inter série	Série	2	2,1	0,3507
inter série	Site	2	159,72	<,0001
inter série	Mâle (série)	14	732,63	<,0001
inter série	Femelle(série (mâle))	26	154,85	<,0001
inter série	Réplicat (série (mâle (femelle)))	86	113,89	0,0237
inter série	Série * site	4	19,98	0,0005
inter série	Site*mâle(série)	28	95,7	<,0001
inter série	Site * femelle(série (mâle))	52	39,1	0,9067

**Tableau 13 : Héritabilités de la survie après la période estivale selon les méthodes binaire et ASReml.**  $h^2_{ons}$  et  $h^2_{sjns}$  correspondent aux héritabilités au sens strict sur l'échelle observée et sur l'échelle sous jacente, et  $h^2_{ns}$  correspond à l'héritabilité au sens strict (cf partie II. B. §2.6.2.).

Méthode	$h^2$	Série 1	Série 2	Série 3	3 Séries
Binaire	$h^2_{ons}$	$0,22 \pm 0,27$	$0,57 \pm 0,41$	$1,20 \pm 0,78$	$0,72 \pm 0,30$
	$h^2_{sjns}$	0,52	1,30	2,66	1,65
ASReml	$h^2_{ns}$	$0,23 \pm 0,35$	$0,85 \pm 0,46$	$1,21 \pm 0,57$	$0,81 \pm 0,29$

### **3.3. Poids total individuel**

#### **3.3.1. Poids total individuel des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements**

##### **3.3.1.1. Série 1**

Pour les 3 points de suivi et les 16 lots de la série 1, le poids total individuel est représenté en figure 25. Le tableau 14 indique les poids individuels moyens des 14 familles bi-parentales avant leur mise sur site à Bouin, puis dans les 3 sites expérimentaux à P2 et à P3.

A la mise en poche (P0), les poids relevés pour les familles bi-parentales sont compris entre 1,0 g pour la famille F6-21 et 2,6 g pour la famille F4-15, montrant une différence significative de poids individuel entre les familles ( $p < 0,01$ ) (tableau 14). Pour les témoins, les moyennes des poids individuels étaient de 1,4 g et 0,5 g respectivement pour PL1 et CN1.

Après un mois de caractérisation sur estran des lots (P2), une différence significative de poids individuel entre les familles bi-parentales a été relevée dans les trois sites ( $p < 0,01$ ) avec des poids compris entre 3,4 g et 6,3 g à Ronce, 2,7 g et 5,2 g en RA, et 3,1 g et 5,8 g en BDV. La famille F6-21 présentait le poids individuel moyen le plus faible à Ronce et en RA, alors qu'il s'agissait de la famille F5-17 en BDV. Pour la famille présentant le poids individuel le plus important sur chacun des sites, il s'agissait de la famille F4-16 à Ronce et en BDV, et de la famille F1-3 en RA. Par conséquent, une interaction significative site-famille a été enregistrée lors de ce prélèvement (tableau 15). La comparaison des poids individuels moyens des familles entre les sites a montré une différence significative entre les sites ( $p < 0,01$ ) avec un poids plus faible en RA comparé aux deux autres sites, et un poids significativement plus important à Ronce comparé au site de la BDV (tableau 14).

Les poids individuels moyens des familles après 104 jours de testage sur estran sont compris entre 12,3 g pour la famille F2-8 et 19,9 g pour la famille F1-3 à Ronce, entre 8,8 g pour la famille F2-7 et 14,9 g pour la famille F3-12 en RA, et entre 16,1 g pour la famille F2-8 et 26,2 g pour la famille F1-3 en BDV (figure 25). Il en résulte donc comme à P2 une différence significative entre les familles bi-parentales pour les 3 sites ( $p < 0,01$ ) ainsi qu'une interaction site-famille significative. De même, les poids individuels moyens relevés dans les 3 sites ont indiqué une croissance significativement plus faible des familles en RA avec 11,2 g

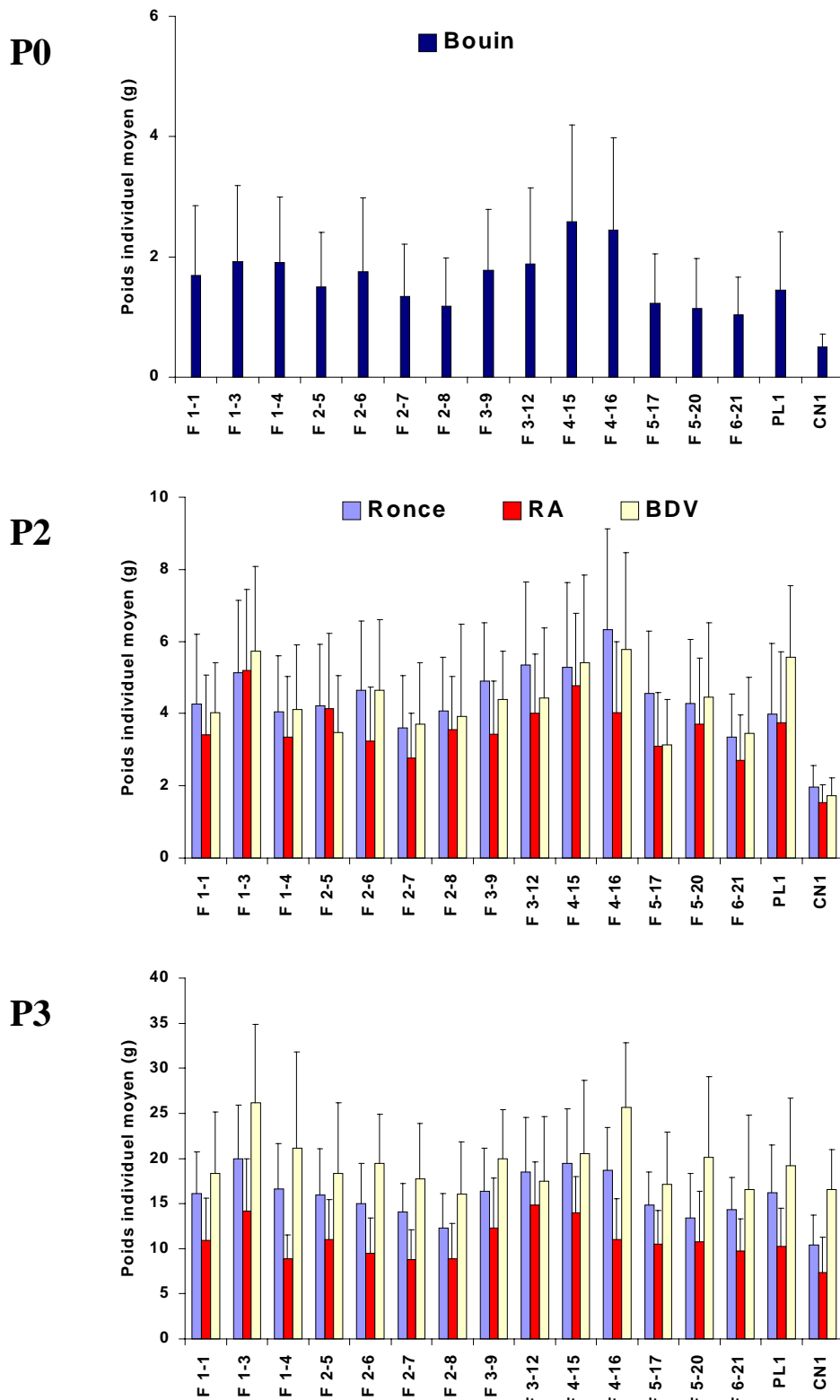
en moyenne comparée aux 2 autres sites, et le site de la BDV a présenté une croissance significativement supérieure aux 2 autres sites avec 19,6 g ( $p < 0,01$ ) (tableau 14). Pour les témoins, les mêmes tendances ont été observées.

**Tableau 14 : Moyennes (g) et écart-types du poids total individuel en intra- et inter-séries lors de la mise en élevage sur site à Bouin, et sur les 3 sites expérimentaux un mois après la mise en élevage (P2) et en octobre 2001 (P3).** Les résultats des tests statistiques sont indiqués avec pour site<sub>a</sub> x série<sub>b</sub> : effet de la famille de plein-frères ; site<sub>a</sub> x inter-séries : effet de la série; inter-sites x série<sub>b</sub> : effet du site; et inter-sites x inter-séries : effets respectifs du site et de la série (a = Bouin, Ronce, Rivière d’Auray or Baie des Veys, b = 1, 2 or 3) (\*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$  ; ns : non significatif).

Site	P	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
Bouin	P0	1,67 ± 0,47 **	1,70 ± 0,28 **	1,65 ± 0,35 **	1,67 ± 0,36 ns
Ronce	P2	4,73 ± 0,81 **	4,70 ± 0,77 **	4,35 ± 0,85 **	4,59 ± 0,81 ns
	P3	16,11 ± 2,32 **	13,44 ± 1,73 **	6,67 ± 1,07 **	11,98 ± 4,37 **
RA	P2	3,80 ± 0,73 **	4,00 ± 0,72 **	3,79 ± 0,82 **	3,86 ± 0,75 ns
	P3	11,17 ± 2,09 **	9,22 ± 1,15 **	5,07 ± 0,80 **	8,42 ± 2,93 **
BDV	P2	4,48 ± 0,86 **	4,04 ± 0,68 **	5,18 ± 1,18 **	4,54 ± 0,91 **
	P3	19,63 ± 3,07 **	16,31 ± 1,18 ns	9,47 ± 1,41 **	15,03 ± 4,71 **
Inter-site	P2	4,33 ± 0,88 **	4,25 ± 0,78 **	4,44 ± 1,10 **	4,34 ± 0,93 ** / ns
	P3	15,64 ± 4,29 **	12,99 ± 3,24 **	7,07 ± 2,14 **	11,81 ± 4,87 ** / **

**Tableau 15 : Analyses statistiques des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour le poids total individuel (\*\* :  $p < 0,01$  ; ns : non significatif).**

P	Effet	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
P2	Site * famille	**	**	**	**
P2	Série * site	/	/	/	**
P3	Site * famille	**	**	**	**
P3	Série * site	/	/	/	ns



**Figure 25 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 1 à la mise en élevage (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys. . F m-f correspond aux familles, PL1 au pool de la série 1 et CN1 au captage naturel.**

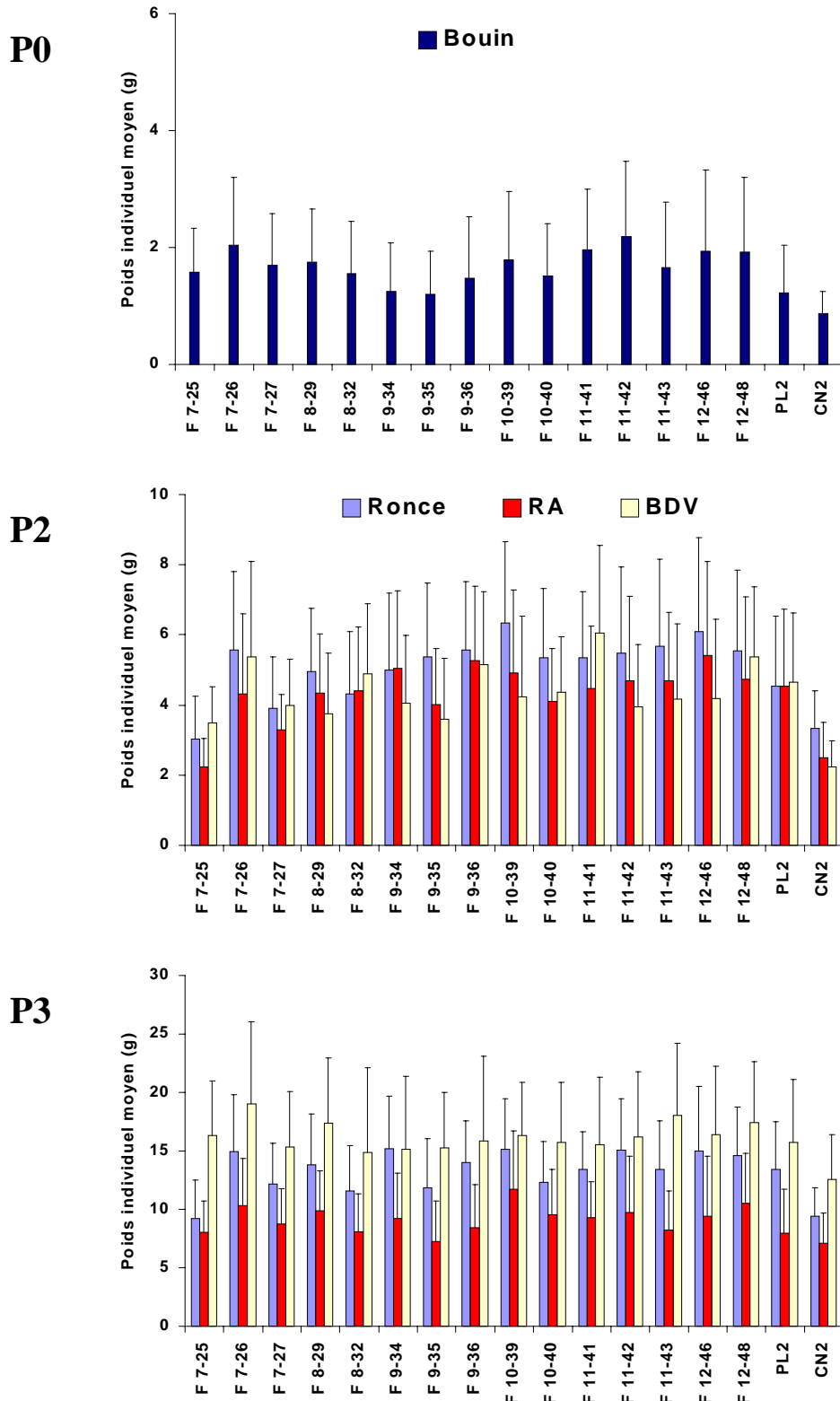
### 3.3.1.2. Série 2

Les données de poids individuel pour les 17 lots de la série 2 sont représentées en figure 26, et les moyennes des 15 familles bi-parentales sont indiquées dans le tableau 14.

A P0, les poids individuels moyens sont compris entre 1,2 g pour la famille F9-35 et 2,2 g pour la famille F11-42 pour une moyenne de 1,7 g. Une différence significative entre les familles ( $p < 0,01$ ) a donc été mise en évidence lors de la mise sur site le 05 juillet 2001. Les poids individuels des témoins sont en moyenne de 1,2 g et 0,9 g respectivement pour PL2 et CN2.

Un mois après la mise sur site, la famille F7-25 présente les poids individuels moyens les plus faibles dans les 3 sites avec 3 g, 2,2 g et 3,5 g respectivement pour Ronce, RA et BDV. A l'inverse, les familles ayant les poids individuels moyens les plus élevés dans les 3 sites sont les familles F10-39 à Ronce avec 6,3 g, F12-46 en RA avec 5,4 g et F11-41 en BDV avec 6,1 g (figure 26). Il existe donc des différences significatives de poids individuel moyen entre les familles bi-parentales pour les 3 sites ( $p < 0,01$ ), et une interaction significative entre les familles et les sites est relevée ( $p < 0,01$ ) (tableau 15). Les poids individuels moyens des 15 familles bi-parentales dans les 3 sites sont compris entre 4,0 g et 4,7 g (tableau 14) indiquant une différence significative de croissance entre les sites. Aucune différence de poids individuel moyen n'a été trouvée en RA et en BDV, alors que le site de Ronce a présenté la meilleure croissance.

En octobre 2001, des différences significatives de poids individuel entre les familles en RA et à Ronce, entre les sites et une interaction significative entre les sites et les familles ont été observées. Par contre en BDV, aucune différence significative de poids individuel entre les familles n'a été trouvée. Les poids individuels moyens des 15 familles dans les 3 sites sont compris entre 9,2 g et 16,3 g à P3 (tableau 14). Concernant les performances de croissance des naissains de la série 2 dans les 3 sites, le même résultat que pour la série 1 lors du prélèvement final a été obtenu avec la meilleure croissance des familles en BDV et la plus faible croissance en RA. Lors de ce prélèvement final, les poids individuels moyens des témoins étaient compris entre 7,9 g et 15,7 g pour PL2 et entre 7,1 g et 12,6 g pour CN2 (figure 26).



**Figure 26 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 2 à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys. F m-f correspond aux familles, PL2 au pool de la série 2 et CN2 au captage naturel.**

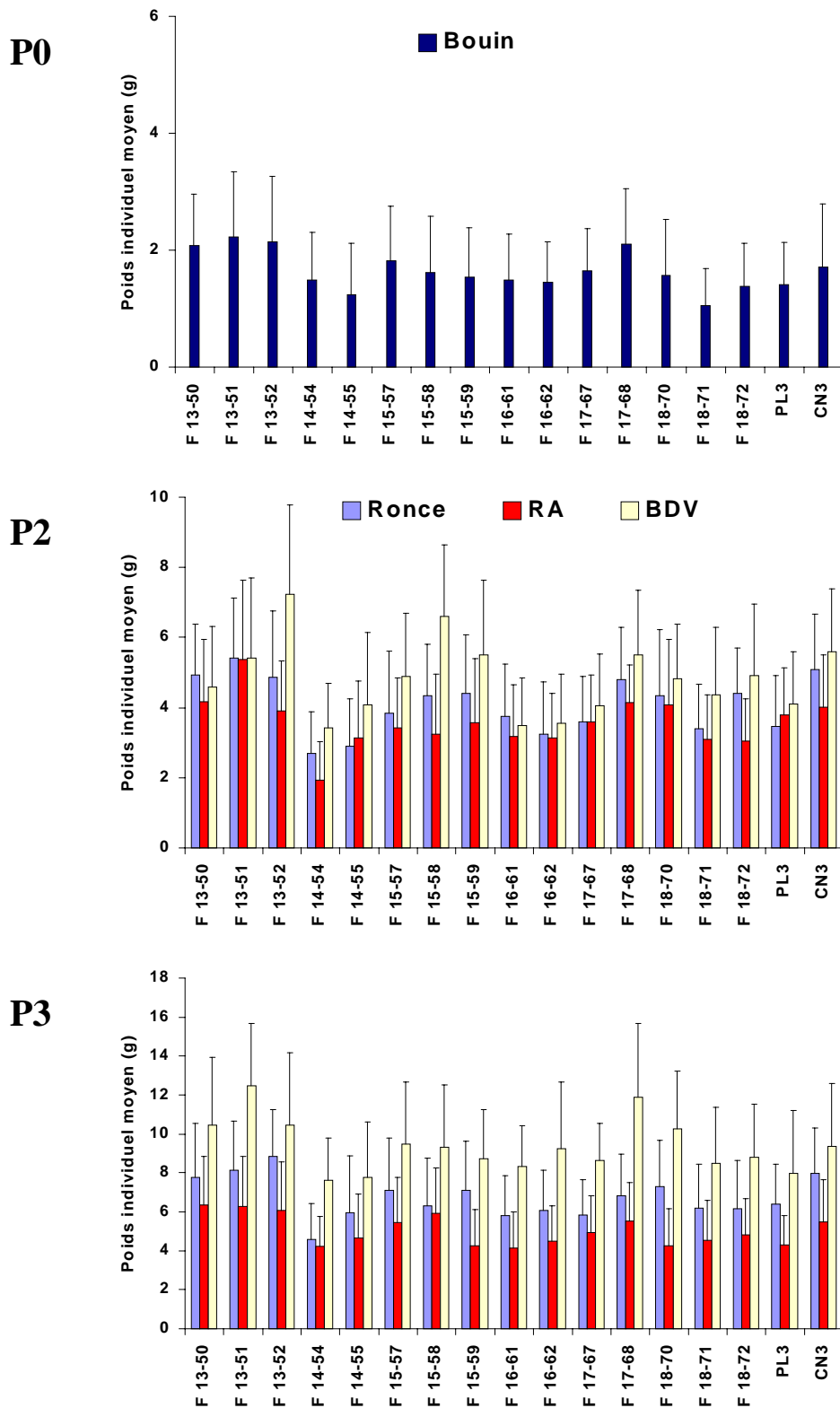
### 3.3.1.3. Série 3

La figure 27 représente les poids individuels moyens des 17 lots de la série 3 lors des trois points de suivi de ce caractère, et les moyennes des poids individuels des familles sont indiquées en tableau 14.

Lors de la mise en poche des lots de la série 3 le 07 août 2001, les poids individuels des familles sont compris entre 1,0 g pour la famille F18-71 et 2,2 g pour la famille F13-51 (figure 27). Comme pour les deux séries précédentes, une différence significative de poids entre les familles a été observée à P0. Les témoins avaient un poids individuel moyen de 1,4 g et 1,7 g respectivement pour PL3 et CN3.

A P2, la famille F14-54 présentait le plus faible poids individuel parmi les familles dans les 3 sites avec 2,7 g, 1,9 g et 3,4 g respectivement pour Ronce, RA et BDV. Avec 5,4 g, la famille F13-51 était la famille avec le poids individuel le plus élevé à Ronce et en RA, alors qu'en BDV, la famille F13-52 montrait le poids individuel le plus important avec 7,0 g (figure 27). Par conséquent, une différence significative de poids individuel entre les familles a été enregistrée dans les 3 sites, et une interaction significative site-famille a été observée (tableau 15). La comparaison entre les sites indique une différence significative de croissance entre les sites ( $p < 0,01$ ) avec des poids individuels moyens compris entre 3,8 g et 5,2 g (tableau 15). Les naissains en BDV ont montré une meilleure croissance que les naissains à Ronce, et ces derniers ont montré une croissance significativement plus importante comparée aux naissains présents en RA.

En octobre 2001, les poids individuels des familles ont été compris entre 4,6 g pour la famille F14-54 et 8,8 g pour la famille F13-52 à Ronce, entre 4,1 g pour la famille F16-61 et 6,4 g pour la famille F13-50 en RA, et entre 7,6 g pour la famille F14-54 et 12,5 g pour la famille F13-51 en BDV (figure 27). Comme à P2, des différences significatives de poids individuels entre les familles ont été observées dans les 3 sites ( $p < 0,01$ ), ainsi qu'une interaction significative site-famille. Une différence significative de poids individuel moyen entre les sites a été également démontrée avec des valeurs comprises entre 5,1 g et 9,5 g. Le classement entre les sites est identique à celui obtenu à P2. Concernant les témoins, les poids individuels moyens à Ronce, RA et BDV étaient respectivement de 6,4 g, 4,3 g et 8 g pour PL3 et 8 g, 5,5 g et 9,3 g pour CN3.



**Figure 27 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 3 à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys. F m-f correspond aux familles, PL3 au pool de la série 3 et CN3 au captage naturel.**



#### 3.3.1.4. Comparaison inter-séries

A P0, les poids individuels moyens des familles de plein-frères sont compris entre 1,65 g et 1,70 g (tableau 15) pour les 3 séries. Aucune différence significative de poids individuel entre les séries n'a été observée ( $p = 0,58$ ) avant de distribuer les familles dans les 3 sites.

A P2, le même résultat a été observé à Ronce ( $p = 0,55$ ) et en RA ( $p = 0,95$ ), alors qu'en BDV, une différence significative de poids individuel entre les séries a été notée ( $p < 0,01$ ). D'après les données en BDV, les naissains de la série 3 ont présenté une meilleure croissance après un mois de testage *in situ* comparé à la croissance des naissains de la série 1. De même, les naissains de la série 1 ont montré une croissance significativement supérieure au naissain de la série 2. En comparaison inter-sites après un mois de testage sur estran, le poids individuel ne diffère pas significativement entre les séries ( $p = 0,36$ ), mais il existe une différence significative de poids entre les sites ( $p < 0,01$ ). Avec 3,86 g en moyenne, les familles présentes en RA ont un poids significativement inférieur aux deux autres sites.

A la fin de la période estivale, des différences significatives de poids individuel entre les séries ont été observées dans les 3 sites. Pour tous les sites, les naissains de la série 3 ont une croissance significativement supérieure aux naissains de la série 2, et les naissains de la série 2 ont une croissance significativement supérieure aux naissains de la série 1. En inter-sites, les effets « sites » et « séries » sont tous les deux significatifs. Les naissains en BDV ont un poids individuel significativement plus important que dans les deux autres sites, et les naissains à Ronce ont également un poids individuel significativement supérieur aux naissains testés en RA. Pour les séries, les naissains de la série 3 ont une croissance significativement supérieure aux naissains des séries 1 et 2, et les naissains de la série 2 ont un poids individuel significativement supérieur aux naissains de la série 1.

Enfin, l'interaction « site-famille » est significative à P2 et P3, alors que l'interaction « site-série » n'est significative qu'à P2 et non à la fin de la période estivale (tableau 15).

#### 3.3.2. Croissance des familles de demi-frères

La figure 28 indique les poids individuels moyens des familles de demi-frères lors de la mise en élevage sur site à Bouin, et aux deux points de mesure du poids total individuel (P2 et P3).

**Tableau 16 : ANCOVA du poids total individuel entre P0-P2 et P2-P3 en intra-série.** Pour P0-P2, les effets « site », « site\*mâle » et « site\*femelle(mâle) » ne sont pas indiqués car les données de poids individuels de la mise sur site sont identiques entre les sites (cf Partie II.C. § 2.3.2.2.).

P	Source	Série 1			Série 2			Série 3		
		ddl	F	p	ddl	F	p	ddl	F	p
P0-P2	Mâle	4	14,72	0,0009	5	5,31	0,0152	5	7,00	0,0062
P0-P2	Femelle (mâle)	8	18,60	<0,0001	9	22,72	<0,0001	9	37,56	<0,0001
P0-P2	Temps	1	4532,32	<0,0001	1	5615,2	<0,0001	1	5091,48	<0,0001
P0-P2	Temps * site	2	1,76	0,2833	2	0,63	0,5686	2	2,32	0,1933
P0-P2	Temps * mâle	4	3,12	0,0799	5	6,89	0,0066	5	2,41	0,1191
P0-P2	Temps * femelle(mâle)	8	6,39	<0,0001	9	4,81	<0,0001	9	7,30	<0,0001
P0-P2	Temps * site * mâle	8	0,12	0,9965	10	0,41	0,9091	10	0,26	0,9770
P0-P2	Temps * site * femelle(mâle)	16	1,54	0,0770	18	1,71	0,0305	18	1,89	0,0128
P0-P2	Erreur	10452			11151			11151		
P2-P3	Site	2	1,95	0,2558	2	3,20	0,1274	2	0,02	0,9776
P2-P3	Mâle	4	2,26	0,1514	5	1,83	0,2036	5	5,59	0,0129
P2-P3	Femelle (mâle)	8	7,89	<0,0001	9	9,48	<0,0001	9	4,84	<0,0001
P2-P3	Site * mâle	8	0,37	0,9103	10	0,39	0,9190	10	0,75	0,6725
P2-P3	Site * femelle(mâle)	16	2,89	<0,0001	18	4,00	<0,0001	18	4,36	<0,0001
P2-P3	Temps	1	8528,21	<0,0001	1	5981,30	<0,0001	1	1621,56	<0,0001
P2-P3	Temps * site	2	43,92	0,0019	2	15,39	0,0073	2	7,90	0,0283
P2-P3	Temps * mâle	4	0,61	0,6641	5	1,86	0,1978	5	2,41	0,1186
P2-P3	Temps * femelle(mâle)	8	1,87	0,0604	9	4,46	<0,0001	9	2,27	0,0155
P2-P3	Temps * site * mâle	8	1,58	0,2651	10	0,61	0,7763	10	1,40	0,3116
P2-P3	Temps * site * femelle(mâle)	16	1,03	0,4199	18	3,22	<0,0001	18	4,15	<0,0001
P2-P3	Erreur	4677			4389			4353		

### 3.3.2.1. Comparaison intra-série

A la mise sur site, une différence significative de poids individuel entre les mâles a été mise en évidence pour chaque série (tableau 16, P0-P2) avec des poids individuels compris entre 1,18 g et 2,51 g pour la série 1, entre 1,31 g et 1,93 g pour la série 2 et 1,33 g et 2,15 g pour la série 3 (figure 28-P0). Le facteur temps a permis d'indiquer qu'il n'y avait pas de différence dans les pentes des courbes de croissance entre la mise en élevage et le point P2, dues au mâle quel que soit le site pour les séries 1 et 3 (temps\*mâle), dues au site quel que soit le mâle et la femelle pour les 3 séries (temps\*site). Enfin, les descendants des différents mâles réagissent de manière identique aux différents sites en terme de croissance pour les 3 séries (temps\*site\*mâle), ainsi que les descendants des femelles de la série 1 pendant le premier mois de testage *in situ* (temps\*site\*femelle(mâle)).

L'ANCOVA entre P2-P3 (tableau 16) indique que le poids individuel à P2 ne diffère pas entre les sites pour chaque série un mois après la mise sur site. De même, il n'existe plus de différence significative en terme de poids individuel entre les mâles pour les séries 1 et 2 alors qu'en série 3, une différence significative entre les mâles a été de nouveau enregistrée. A P2, les descendants des différents mâles diffèrent de la même manière en terme de poids individuels suivant le site. Le facteur « temps » a montré une différence significative des pentes des courbes de croissance entre les sites quel que soit le mâle et la femelle pour les 3 séries (temps\*site), alors qu'aucune différence de croissance n'a été attribuée aux mâles quel que soit le site dans les 3 séries (temps\*mâle), et aux femelles quel que soit le site en série 1 (temps\*femelle(mâle)). De même, les descendants des différents mâles réagissent de façon identique aux différents sites en terme de croissance pour les 3 séries (temps\*site\*mâle). Il en est de même pour les descendants des différentes femelles en série 1 (temps\*site\*femelle(mâle)).

### 3.3.2.2. Comparaison inter-séries

A la mise en élevage sur site, aucune différence significative de poids individuel n'a été constatée entre les séries ( $p = 0,96$ ), et des différences significatives de poids entre les mâles ( $p < 0,0001$ ) et entre les femelles ( $p < 0,0001$ ) ont été reportées à P0 (tableau 17). La croissance n'a pas été significativement différente entre les séries (temps\*série) et les sites (temps\*site) pendant le premier mois période de testage *in situ* (P0-P2). Au contraire, il est à noter une différence significative de croissance entre les mâles et entre les femelles entre P0 et

P2. Les descendants des différentes séries (temps\*site\*série) et des différents mâles (temps\*site\*mâle(série)) ont réagi de façon similaire aux différents sites en terme de croissance. Au contraire, les descendants des différentes femelles ont réagi de façon différente aux différents sites (temps\*site\*femelle(mâle (série))).

**Tableau 17 : ANCOVA du poids total individuel entre P0-P2 et P2-P3 en inter-séries.**

Pour P0-P2, les effets « site », « site\*série », « site\*mâle » et « site\*femelle(mâle) » ne sont pas indiqués car les données de poids individuels de la mise en élevage sur site sont identiques entre les sites (cf Partie II.C. § 2.3.2.2.).

P	Source	ddl	Inter-séries	
			F	p
P0-P2	Série	2	0,04	0,9606
P0-P2	Mâle(série)	14	8,46	<0,0001
P0-P2	Femelle (mâle (série))	26	25,33	<0,0001
P0-P2	Temps	1	14902,3	<0,0001
P0-P2	Temps* site	2	2,60	0,1095
P0-P2	Temps * série	2	0,39	0,6821
P0-P2	Temps * mâle(série)	14	3,88	0,0014
P0-P2	Temps * femelle(mâle (série))	26	6,09	<0,0001
P0-P2	Temps * site * série	4	0,66	0,6321
P0-P2	Temps * site * mâle(série)	28	0,25	0,9998
P0-P2	Temps * site * femelle(mâle (série))	52	1,69	0,0014
P0-P2	Erreur	32754		
P2-P3	Site	2	1,89	0,1875
P2-P3	Série	2	0,33	0,7227
P2-P3	Mâle(série)	14	2,82	0,0109
P2-P3	Femelle (mâle (série))	26	7,36	<0,0001
P2-P3	Site * série	4	0,69	0,6089
P2-P3	Site * mâle	28	0,46	0,9755
P2-P3	Site * femelle(mâle)	52	3,73	<0,0001
P2-P3	Temps	1	9069,2	<0,0001
P2-P3	Temps* site	2	30,74	<0,0001
P2-P3	Temps * série	2	1,48	0,2603
P2-P3	Temps * mâle(série)	14	1,78	0,0996
P2-P3	Temps * femelle(mâle (série))	26	2,85	0,0005
P2-P3	Temps * site * série	4	2,52	0,0881
P2-P3	Temps * site * mâle(série)	28	1,03	0,4730
P2-P3	Temps * site * femelle(mâle (série))	52	2,79	<0,0001
P2-P3	Erreur	13341		

Un mois après la mise en élevage, le poids individuel ne diffère pas significativement entre les séries et entre les sites, alors qu'une différence significative de poids a été de nouveau enregistrée entre les mâles et entre les femelles. Les descendants des

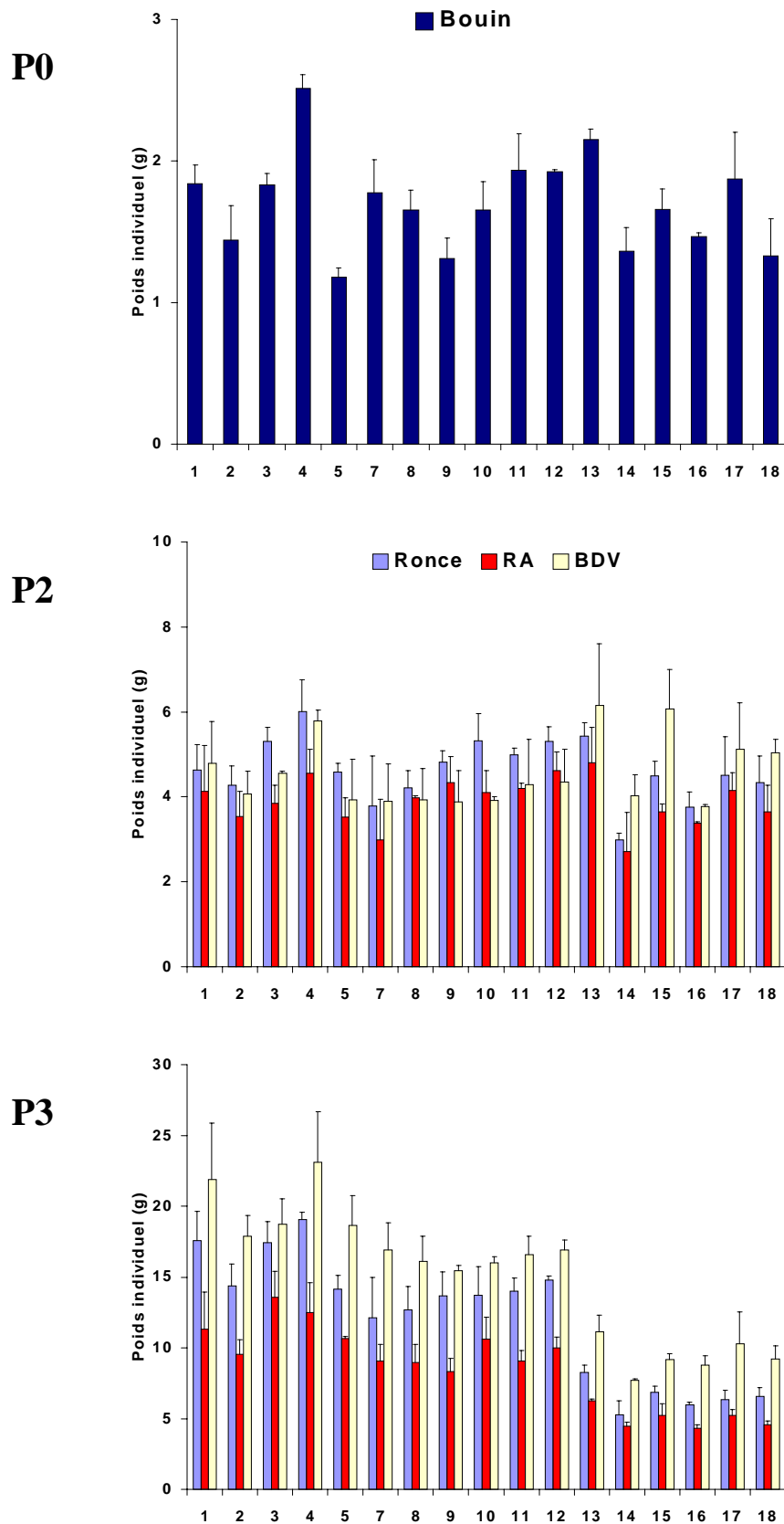


Figure 28 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des familles de demi-frères à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys.

différentes séries (site\*série) et des différents mâles (site\*mâle) ne diffèrent pas en terme de poids à P2 suivant le site alors qu'il diffère pour les descendants des différentes femelles (site\*femelle(mâle)). La croissance entre P2 et P3 a été significativement différente entre les sites (temps\*site), et entre les femelles (temps\*femelle(mâle (série))). Au contraire, les pentes des courbes de croissance ne sont pas significativement différentes entre les mâles et entre les séries. Les descendants des différentes femelles ont réagi de façon différente au site en terme de croissance, alors que les descendants des différents mâles et des différentes séries ont réagi de façon identique.

### 3.3.3. Héritabilité du poids total individuel

Les valeurs d'héritabilité obtenues en intra- et inter-sites, et en intra et inter-séries sont présentées dans le tableau 18. A la mise sur site, l'héritabilité du poids individuel est comprise entre 0,19 et 0,57 en intra-série. A P2, les valeurs d'héritabilité sont comprises entre 0 et 0,79 pour les différents sites, et entre 0,14 et 0,72 en inter-sites avec des valeurs plus importantes pour la série 3. A la fin de la période estivale, l'héritabilité du poids est comprise entre 0 et 0,53 en intra-site et entre 0 et 0,45 en inter-sites.

En inter-séries, les estimations d'héritabilité indiquent une valeur de 0,41 à la mise en élevage. Pour les prélèvements à un mois et après la période estivale, les valeurs sont comprises entre 0,23 et 0,47 en intra-site, et les estimations de l'héritabilité du poids individuel en inter-séries et inter-sites sont de  $0,35 \pm 0,18$  à P2 et  $0,31 \pm 0,15$  à P3.

**Tableau 18 : Héritabilités du poids total individuel.**

Site	P	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
Bouin	P0	$0,57 \pm 0,44$	$0,19 \pm 0,15$	$0,47 \pm 0,35$	$0,41 \pm 0,18$
Ronce	P2	$0,25 \pm 0,25$	$0,25 \pm 0,29$	$0,79 \pm 0,59$	$0,47 \pm 0,23$
	P3	$0,42 \pm 0,39$	0	$0,53 \pm 0,40$	$0,41 \pm 0,21$
RA	P2	0	$0,30 \pm 0,30$	$0,59 \pm 0,50$	$0,28 \pm 0,19$
	P3	$0,24 \pm 0,30$	$0,02 \pm 0,11$	$0,31 \pm 0,25$	$0,24 \pm 0,13$
BDV	P2	$0,23 \pm 0,29$	0	$0,64 \pm 0,55$	$0,25 \pm 0,19$
	P3	$0,11 \pm 0,21$	0	$0,39 \pm 0,35$	$0,23 \pm 0,15$
Inter-sites	P2	$0,14 \pm 0,18$	$0,15 \pm 0,19$	$0,72 \pm 0,52$	$0,35 \pm 0,18$
	P3	$0,30 \pm 0,29$	0	$0,45 \pm 0,31$	$0,31 \pm 0,15$

### 3.4. Rendement

#### 3.4.1. Rendement des familles de plein-frères aux 3 dates de prélèvements

##### 3.4.1.1. Série 1

Les rendements journaliers (%  $\cdot j^{-1}$ ) des 16 lots de la série 1 dans les 3 sites sont représentés en figure 29, et les rendements journaliers moyens des familles de plein-frères sont reportés dans le tableau 19 en intra- et inter-sites.

A P1, la famille F4-15 présentait un rendement journalier nul à Ronce, alors que les autres lots avaient des rendements compris entre 2,5 % $\cdot j^{-1}$  et 3,2 % $\cdot j^{-1}$  (figure 29-P1). Une différence significative de rendement a donc été observée à Ronce entre les familles biparentales (tableau 19). Ce même constat a été relevé en BDV avec des rendements compris entre 2,9 % $\cdot j^{-1}$  et 4,9 % $\cdot j^{-1}$  alors qu'en RA, aucune différence significative de rendement n'a été mise en évidence (tableau 19).

A P2, il n'existe plus de différence significative de rendement journalier entre les familles à Ronce et en BDV, alors qu'en RA, une différence significative de rendement entre les familles a été observée (tableau 19). Comme à P1 à Ronce, la famille F4-15 a présenté un rendement journalier de 0,2 % en RA contre des valeurs comprises entre 1,3 % $\cdot j^{-1}$  et 3,9 % $\cdot j^{-1}$  pour les autres familles après un mois de testage *in situ* (figure 29-P2).

A la fin de la période estivale, les rendements journaliers ont été compris entre 2,7 % $\cdot j^{-1}$  et 8,7 % $\cdot j^{-1}$  à Ronce, entre 0,9 % $\cdot j^{-1}$  et 5,3 % $\cdot j^{-1}$  en RA et entre 6 % $\cdot j^{-1}$  et 10,7 % $\cdot j^{-1}$  en BDV. Des différences significatives de rendements journaliers entre les 14 familles ont donc été observées dans les 3 sites (tableau 19). Concernant les témoins, les rendements journaliers ont été compris entre 2,7 % $\cdot j^{-1}$  et 8,4 % $\cdot j^{-1}$  et entre 7,3 % $\cdot j^{-1}$  et 17,3 % $\cdot j^{-1}$  respectivement pour PL1 et CN1.

Pour les 3 dates, une différence significative de rendement journalier a été observée entre les sites. A P1, le rendement journalier moyen a été significativement plus important en BDV par rapport aux deux autres sites ; à P2 le rendement a été significativement plus faible en RA comparé à Ronce et en BDV ; et à P3, le rendement a été plus important en BDV en comparaison aux deux autres sites, et également plus important à Ronce par rapport au site de la RA.

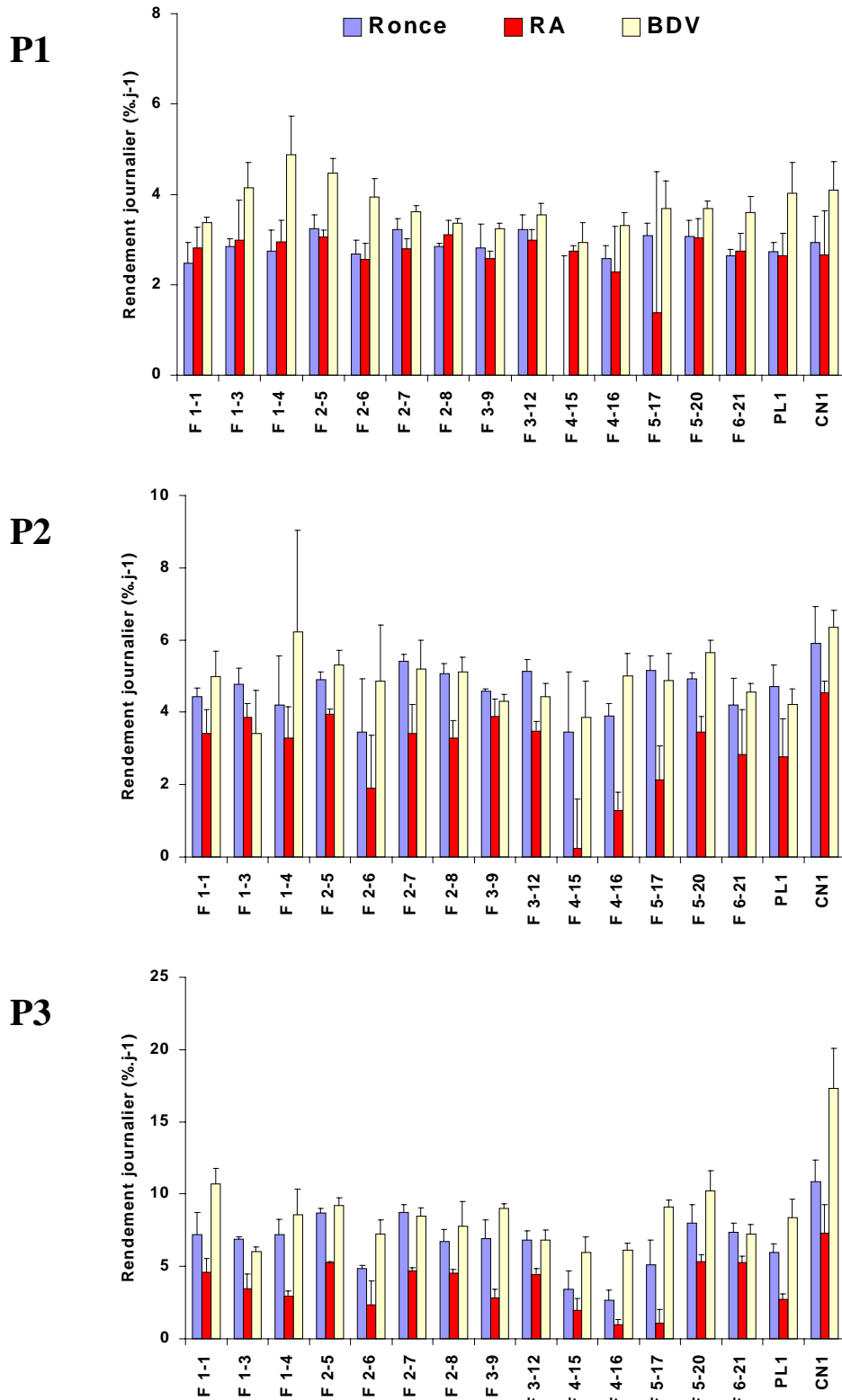
**Tableau 19 : Moyennes (%.j<sup>-1</sup>) et écart-types du rendement journalier en intra- et inter-séries dans les 3 sites et en inter-sites aux 3 dates de prélèvements (P).** Les résultats des tests statistiques sont indiqués avec pour site<sub>a</sub> x série<sub>b</sub> : effet de la famille de plein-frères ; site<sub>a</sub> x inter-séries : effet de la série; inter-sites x série<sub>b</sub> : effet du site; et inter-sites x inter-séries : effets respectifs du site et de la série (a = Ronce, Rivière d’Auray or Baie des Veys, b = 1, 2 or 3) (\*\* : p<0,01 ; \* : p<0,05 ; ns : non significatif).

Site	P	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
Ronce	P1	2,67 ± 0,81 **	1,77 ± 1,25 **	1,52 ± 1,89 **	1,97 ± 1,45 ns
	P2	4,54 ± 0,63 ns	3,55 ± 1,73 **	2,80 ± 2,01 **	3,61 ± 1,71 *
	P3	6,47 ± 1,83 **	5,47 ± 1,59 **	3,64 ± 1,70 **	5,16 ± 2,04 **
RA	P1	2,72 ± 0,45 ns	0,95 ± 1,61 **	2,07 ± 0,85 ns	1,89 ± 1,30 **
	P2	2,89 ± 1,10 **	2,61 ± 1,44 **	1,51 ± 1,58 **	2,32 ± 1,52 *
	P3	3,54 ± 1,55 **	2,97 ± 1,18 **	1,83 ± 1,36 **	2,76 ± 1,52 **
BDV	P1	3,70 ± 0,52 **	1,56 ± 0,73 **	3,85 ± 0,82 ns	3,02 ± 1,26 **
	P2	4,85 ± 0,71 ns	3,93 ± 0,49 **	5,54 ± 1,56 **	4,77 ± 1,26 **
	P3	8,04 ± 1,54 **	7,46 ± 0,90 ns	6,38 ± 1,25 **	7,28 ± 1,40 **
Inter-site	P1	3,03 ± 0,76 **	1,43 ± 0,27 **	2,48 ± 1,61 **	2,30 ± 1,42 **/**
	P2	4,09 ± 1,20 **	3,36 ± 1,41 **	3,28 ± 1,44 **	3,57 ± 1,80 **/ns
	P3	6,02 ± 2,48 **	5,30 ± 2,22 **	3,95 ± 2,36 **	5,07 ± 2,49 **/**

**Tableau 20 : Analyses statistiques de l’effet réplicat et des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour le caractère rendement journalier (\*\* : p<0,01 ; \* : p<0,05 ; ns : non significatif).**

P	Effet	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
P1	Réplicat	ns	ns	ns	ns
P1	Site* famille	ns	*	*	**
P1	Série * site	/	/	/	**
P2	Réplicat	*	ns	ns	*
P2	Site* famille	**	**	*	**
P2	Série * site	/	/	/	**
P3	Réplicat	ns	ns	ns	ns
P3	Site* famille	**	**	ns	**
P3	Série * site	/	/	/	ns





**Figure 29 : Rendements journaliers moyens (%j<sup>-1</sup>) et écart-types des lots de la série 1 aux 3 prélèvements dans les 3 sites.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement en octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL1 au pool de la série 1 et CN1 au captage naturel.

Les interactions « site-famille » sont significatives à P2 et P3, ainsi que l'effet répliquat à P2 (tableau 20).

#### 3.4.1.2. Série 2

Pour les 3 dates, les rendements journaliers des 17 lots de la série 2 sont représentés dans les 3 sites sur la figure 30 et les moyennes des rendements des 15 familles sont indiquées dans le tableau 19.

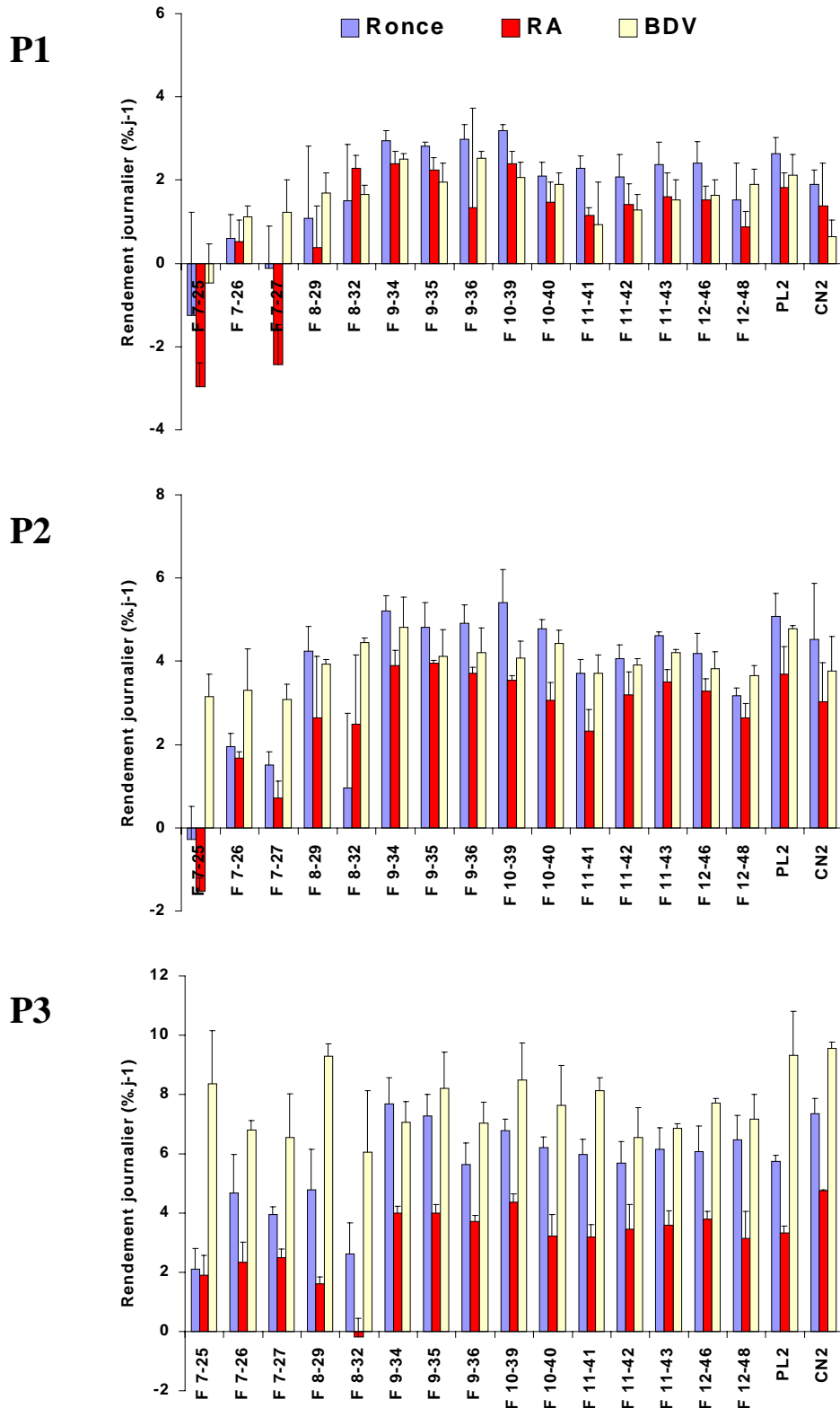
Quinze jours après la mise sur site, les rendements journaliers sont compris entre  $-3 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la famille F7-25 en RA et  $3,2 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la famille F10-39 à Ronce. Une différence significative de rendement entre les familles a été reporté dans les 3 sites.

A P2, les rendements ont fluctué entre  $-1,5 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $5,4 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  avec de nouveau la meilleure performance pour la famille F10-39 à Ronce et la plus faible performance pour la famille F7-25 en RA. Une différence significative de rendement journalier entre les 15 familles a été également observée dans les 3 sites.

Enfin en octobre 2001, des différences significatives de rendement entre les familles bi-parentales ont été encore observées à Ronce et en RA, alors qu'en BDV, aucune différence significative de rendement n'a été constatée entre les familles avec des valeurs comprises entre  $6,1 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $9,3 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  (figure 30-P3). Pour les témoins, les rendements journaliers enregistrés dans les 3 sites étaient compris entre  $3,3 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $9,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ .

La comparaison entre les sites indique une différence significative de rendement journalier moyen entre les sites pour les 3 points de prélèvements. A P1, les rendements étaient compris entre  $0,95 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $1,77 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  en moyenne avec le site de RA qui présentait un rendement significativement plus faibles que dans les 2 autres sites. A P2 et P3, le rendement moyen était significativement plus important en BDV comparé aux rendements enregistrés à Ronce et en RA, et le rendement moyens à Ronce était significativement plus important que celui observé en RA.

Pour les 3 dates, les interactions « site-famille » se sont révélées significatives alors que l'effet répliquat n'était pas significatif pour les familles de la série 2 (tableau 20).



**Figure 30 : Rendements journaliers moyens (%.j<sup>-1</sup>) et écart-types des lots de la série 2 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement en octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL2 au pool de la série 2 et CN2 au captage naturel.**

### 3.4.1.3. Série 3

L'évolution du rendement journalier des 17 lots de la série 3 aux 3 dates d'échantillonnages est représentée en figure 31. Les valeurs moyennes des 15 familles sont indiquées dans le tableau 19 en intra- et inter-sites.

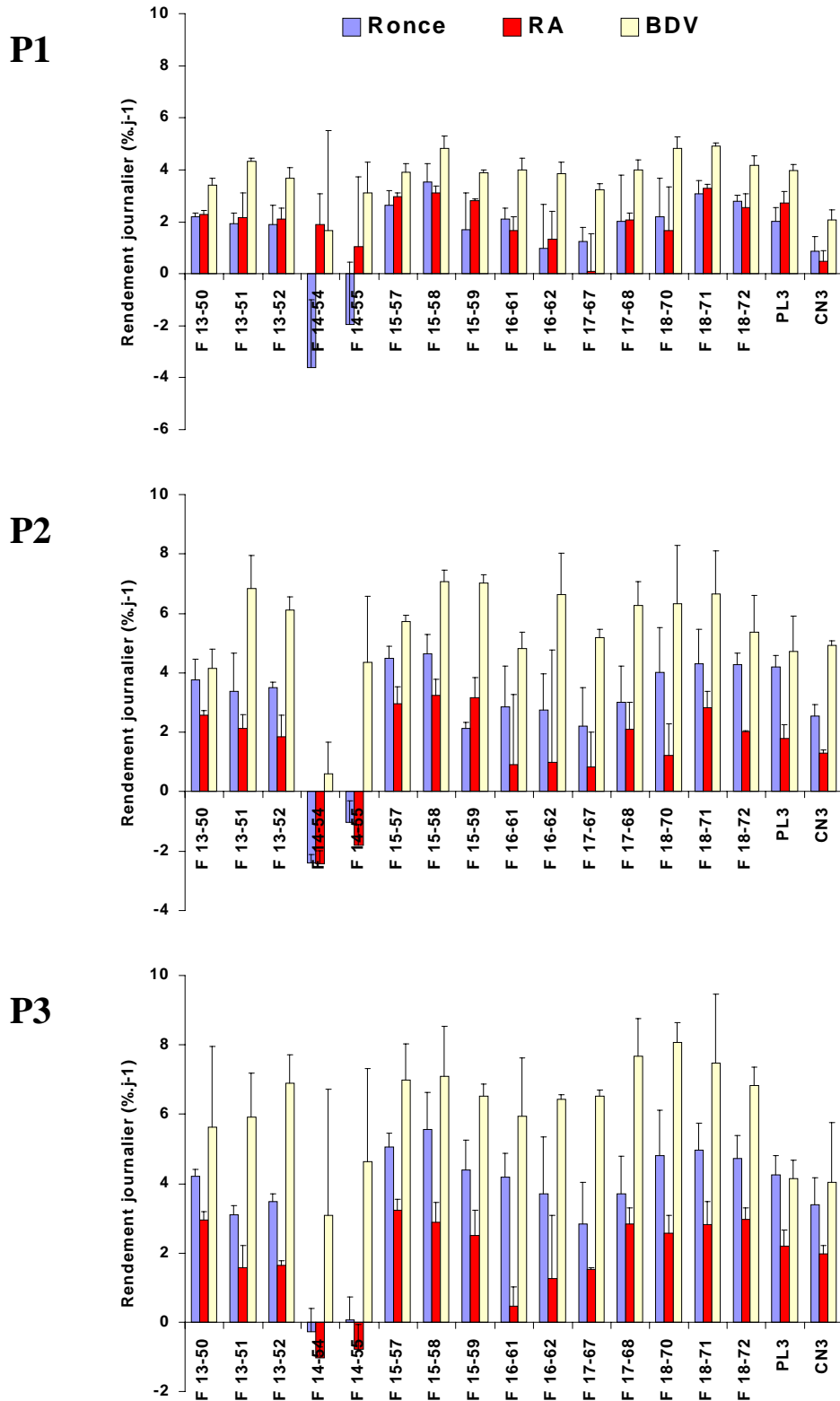
Lors du premier point de suivi le 21 août 2001, les rendements journaliers des familles ne diffèrent significativement que sur le site de Ronce avec des pourcentages compris entre  $-3,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la famille F14-54 et  $3,5 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la famille F15-58.

A P2, la famille F14-54 présentait les plus faibles rendements journaliers dans les 3 sites avec  $-2,4 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  à Ronce et en RA, et  $0,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  en BDV, alors que la famille F15-58 montrait les rendements les plus importants dans les 3 sites avec  $4,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ ,  $3,3 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $7,1 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  respectivement à Ronce, RA et BDV. Par conséquent, une différence significative de rendement entre les familles a été constatée dans les 3 sites un mois après la mise en élevage sur estran.

Au point final, un mois après le prélèvement P2, la famille F14-54 montrait encore les plus mauvaises performances de rendement dans les 3 sites (figure 31-P3). A l'inverse, les familles F15-58, F15-57 et F18-70 étaient les familles les plus performantes respectivement à Ronce, RA et BDV. Pour chaque site, il a été démontré une différence significative de rendement journalier entre les familles ( $p < 0,01$ ). Pour les témoins, les rendements étaient similaires entre CN3 et PL3 avec des valeurs 2 fois plus importantes en BDV et à Ronce comparées à RA.

La comparaison des performances de rendements entre les sites montre des différences significatives aux 3 dates. A P1, les rendements journaliers moyens étaient compris entre  $1,52 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $3,88 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  avec des différences significatives entre chaque site, Ronce étant le site présentant les plus faibles rendements et la BDV le site avec les rendements les plus élevés. Au second prélèvement, le même constat a été effectué avec des valeurs comprises entre  $1,51 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $5,54 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ , et les performances les plus faibles ont été enregistrées en RA. Enfin, le même résultat qu'à P2 a été noté en octobre.

Les interactions site-famille ont été significatives à P1 et P2 alors qu'à P3, les descendants des différentes familles ont réagi de la même manière dans les 3 sites en terme de rendement (tableau 20). Pour les 3 dates, l'effet réplicat a été non significatif.



**Figure 31 : Rendements journaliers moyens (%.j<sup>-1</sup>) et écart-types des lots de la série 3 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise sur site et P3 correspond au prélèvement en octobre 2001. F m-f correspond aux familles, PL3 au pool de la série 3 et CN3 au captage naturel.**

#### 3.4.1.4. Comparaison inter-séries

Les rendements journaliers moyens en inter-séries et en intra- et inter-sites sont indiqués dans le tableau 19.

Pour les 3 sites et tous les points d'échantillonnage, une différence significative entre les séries a été observée, excepté à Ronce à P1 ( $p = 0,08$ ).

A P1, la série 1 a présenté des rendements significativement plus importants en RA comparé aux deux autres séries, et la série 3 a montré des performances de rendements significativement plus élevées que la série 2. En BDV, la série 2 a été également la moins performante, et les performances de rendements des séries 1 et 3 ont été identiques sur ce site. Les performances des descendants des différentes séries ont donc été différentes entre les sites et l'interaction « site-série » est significative lors de ce prélèvement (tableau 20). La comparaison entre les sites indiquait une différence significative de rendement avec les meilleures performances de rendements en BDV comparés aux 2 autres sites. Les naissains élevés dans les sites de Ronce et RA avaient des performances de rendements similaires après 15 jours d'élevage en mer.

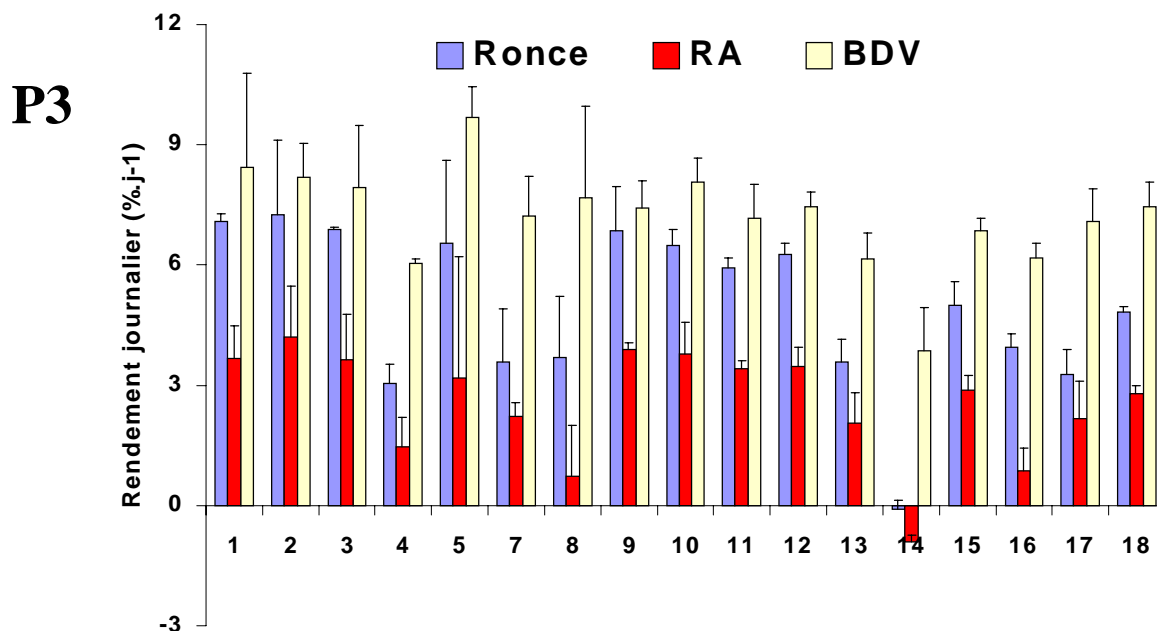
A P2, la série 1 montrait les meilleurs rendements à Ronce et en RA alors que la série 3 présentait des performances de rendements significativement plus faibles. La série 2 a eu des performances de rendement significativement différentes de la série 1 à Ronce mais pas en RA. En BDV, les rendements des séries étaient compris entre  $3,93 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $5,54 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  avec des différences significatives entre chaque série (tableau 19). L'interaction « site-série » a donc été également significative à P2. Après 1 mois de testage en mer, une différence significative de rendement entre les sites a été de nouveau observée. Les meilleures performances ont été de nouveau constatées pour les huîtres élevées en BDV avec une différence significative comparée aux 2 autres sites. A l'inverse de P1, une différence significative de rendement a été observée entre les sites de Ronce et RA avec les moins bonnes performances pour le dernier.

Pour P3, des différences significatives entre chaque série ont été observées dans les 3 sites avec les meilleurs rendements pour la série 1, alors que la série 3 présentait les rendements les plus faibles. Par conséquent, aucune interaction entre les sites et les séries n'a été observée à ce point (tableau 20). La comparaison entre les sites à P3 indique une différence significative de rendement avec le même classement entre les sites que celui obtenu à P2.

En inter-sites, des différences significatives de rendements journaliers entre les séries ont été observées à P1 et à P3 mais pas au prélèvement d'un mois (tableau 19). A P1 et P3, les familles de la série 1 présentaient des performances de rendements significativement plus importantes par rapport aux familles des séries 2 et 3. A P1, les familles de la série 2 ont montré des performances de rendement significativement plus faibles par rapport aux familles de la série 3 alors qu'à P3, le contraire a été observé avec les plus faibles rendements pour les naissains de la série 3 comparés aux naissains de la série 2.

### 3.4.2. Rendement journalier des familles de demi-frères

A la fin de la période estivale, la famille de demi-frère issu du mâle 14 présentait les plus faibles rendements journaliers dans les 3 sites avec  $-0,10 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ ,  $-0,91 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $3,85 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  respectivement pour Ronce, RA et BDV (figure 32). Avec  $7,25 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  à Ronce et  $4,20 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  en RA, la famille issue du mâle 2 montrait les meilleures performances de rendements, alors qu'en BDV, il s'agissait de la famille issue du mâle 5 avec  $9,7 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  (figure 32). Il en résulte donc à la fin de la période estivale des différences significatives de rendements journaliers entre les mâles en intra- et inter-séries exceptés en série 1 (tableau 21).



**Figure 32 : Rendements journaliers moyens ( $\text{\%} \cdot \text{j}^{-1}$ ) et écart-types des 17 familles de demi-frères aux 3 prélèvements dans les 3 sites.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys ; P1 et P2 correspondent respectivement aux prélèvements 15 jours et 30 jours après la mise en élevage sur site et P3 correspond au prélèvement d'octobre 2001.

**Tableau 21 : ANOVA du rendement journalier en intra- et inter-séries en octobre 2001.**

Série	Source	ddl	F	p
1	Site	2	71,93	<,0001
1	Mâle	4	2,68	0,1095
1	Femelle(mâle)	8	12,30	<,0001
1	Réplicat(mâle femelle)	26	1,17	0,3142
1	Site * mâle	8	1,07	0,4314
1	Site * femelle(mâle)	16	3,36	0,0005
1	erreur	50		
2	Site	2	46,96	<,0001
2	Mâle	5	4,16	0,0309
2	Femelle(mâle)	9	5,51	0,0002
2	Réplicat(mâle femelle)	30	1,07	0,4015
2	Site * mâle	10	3,23	0,0147
2	Site * femelle(mâle)	18	2,17	0,0134
2	erreur	60		
3	Site	2	135,53	<,0001
3	Mâle	5	29,27	<,0001
3	Femelle(mâle)	9	1,08	0,4057
3	Réplicat(mâle femelle)	30	1,08	0,3952
3	Site * mâle	10	2,63	0,0359
3	Site * femelle(mâle)	18	0,52	0,9369
3	erreur	59		
Inter-séries	Série	2	4,41	0,0327
Inter-séries	Site	2	157,74	0,0002
Inter-séries	Mâle (série)	14	5,48	<,0001
Inter-séries	Femelle(série mâle)	26	5,43	<,0001
Inter-séries	Réplicat (série mâle femelle)	86	1,12	0,2717
Inter-séries	Série * site	4	1,35	0,2776
Inter-séries	Site*mâle(série)	28	1,99	0,0156
Inter-séries	Site * femelle(série mâle)	52	1,73	0,0053
Inter-séries	erreur	169		

A la fin de la période estivale, des différences significatives de rendements journaliers ont également été observées entre les sites en intra- et inter-séries (tableau 21). Les meilleures performances de rendements pour les 3 séries ont été observées en BDV, puis à Ronce, et les performances de rendement les plus faibles ont été observées en RA. De même, il existe une différence significative de rendement entre les séries au point final ( $p < 0,05$ ). Les meilleurs rendements pour les 3 sites ont été obtenus en série 1, puis en série 2, et enfin la série 3 a présenté les rendements les plus faibles. Par conséquent, l'interaction « site-série » n'est donc pas significative car les descendants des différentes séries ont répondu de la même manière en terme de rendement dans les 3 sites expérimentaux.



Au contraire, l'interaction « site-mâle » est significative en intra- et inter-séries exceptés en série 1, indiquant que les descendants des différents mâles ne réagissent pas de la même manière en terme de rendement suivant le site (tableau 21). Pour exemple la série 2, la famille de demi-frères issu du mâle 8 a présenté l'un des meilleurs rendements journaliers en BDV, alors qu'à Ronce et en BDV, cette famille a montré les plus faibles performances de rendements.

### 3.4.3. Héritabilités du rendement

Les valeurs d'héritabilité obtenues en intra- et inter-sites, et en intra- et inter-séries sont présentées dans le tableau 22. Pour les 3 séries, les estimations d'héritabilité ont été très importantes, avec à la fin de la période estivale, des valeurs comprises entre 1,03 et 2,54 en inter-sites. En inter-séries, le site de Ronce a montré les valeurs d'héritabilité les plus importantes avec des valeurs comprises entre 2,45 et 2,71, alors qu'en BDV, les estimations ont été plus faibles avec des héritabilités comprises entre 0,67 et 1,21. L'héritabilité du rendement était de  $1,62 \pm 0,77$  en inter-sites.

**Tableau 22 : Héritabilité du rendement.**

Site	P	Série 1	Série 2	Série 3	Inter-séries
Ronce	P1	1,01 ± 1,33	2,25 ± 1,56	2,83 ± 1,90	2,50 ± 1,04
	P2	0,36 ± 1,05	2,43 ± 1,84	3,14 ± 2,11	2,71 ± 1,16
	P3	1,81 ± 1,85	2,22 ± 1,73	3,26 ± 2,13	2,45 ± 1,10
RA	P1	0	1,96 ± 1,58	0,93 ± 0,90	1,43 ± 0,73
	P2	2,20 ± 1,92	2,29 ± 1,72	2,66 ± 1,81	2,51 ± 1,06
	P3	0,21 ± 1,24	2,92 ± 2,05	3,05 ± 2,07	1,98 ± 1,03
BDV	P1	0,53 ± 1,19	1,62 ± 1,34	1,06 ± 0,95	1,21 ± 0,65
	P2	0	1,73 ± 1,27	1,33 ± 1,45	1,02 ± 0,73
	P3	0,45 ± 1,65	0	1,39 ± 1,14	0,67 ± 0,63
Inter-Site	P1	0,46 ± 0,53	1,83 ± 1,33	1,55 ± 1,09	1,39 ± 0,60
	P2	2,22 ± 2,42	1,99 ± 1,41	2,60 ± 1,74	1,96 ± 0,81
	P3	1,03 ± 1,34	1,13 ± 0,96	2,54 ± 1,66	1,62 ± 0,77

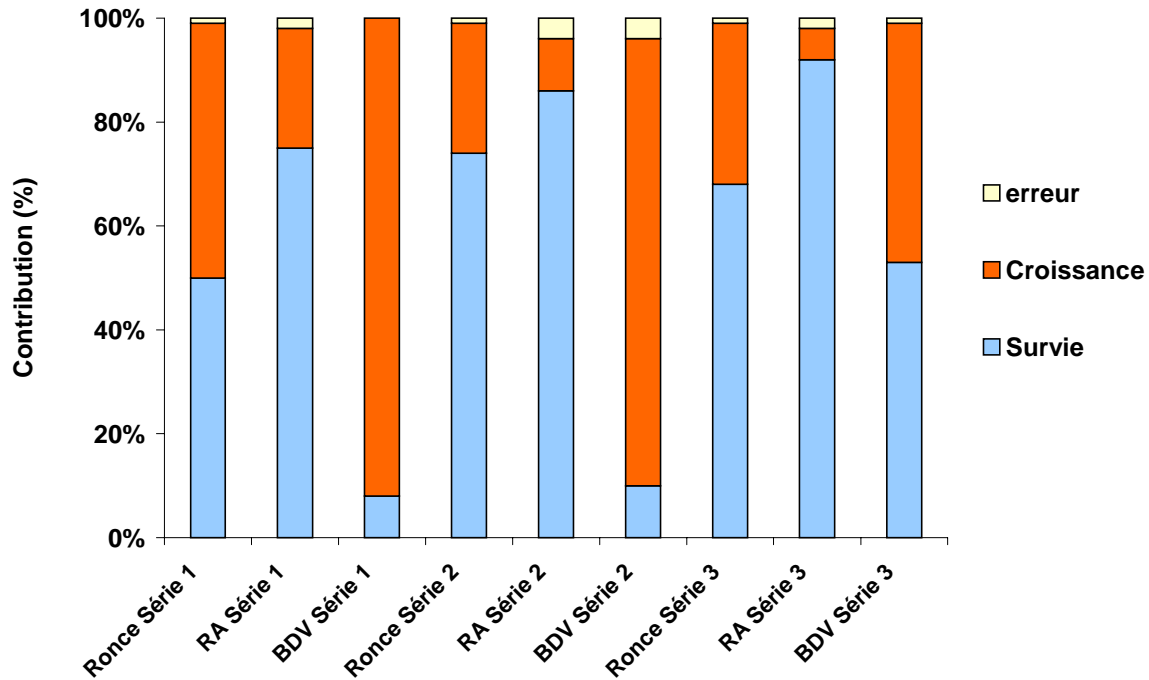
### 3.5. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance

Le tableau 23 indique les corrélations entre la croissance journalière, le rendement journalier et la survie en octobre 2001. Les corrélations entre les 3 caractères étudiés indiquent de meilleures corrélations entre la survie et le rendement pour les sites de Ronce et RA en intra- et inter-séries. Pour le site de la BDV, les corrélations sont les plus importantes entre la survie et la croissance avec des valeurs comprises entre 0,73 en inter-séries à 0,98 pour la série 1. Concernant les corrélations entre la survie et la croissance, elles sont comprises entre -0,36 pour la série 2 en BDV et 0,65 pour la série 3 à Ronce. Les corrélations entre ces 2 caractères montrent la plus faible corrélation pour tous les sites et toutes les séries, alors que les corrélations entre le rendement et la survie ou le rendement et la croissance sont plus importantes.

**Tableau 23 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier dans les 3 sites ateliers en intra- et inter-séries au 02 octobre 2001.**

Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys. (\*\* :  $p < 0,01$  ; \*  $p < 0,05$ ). Crois : croissance journalière ; Rdt : rendement journalier.

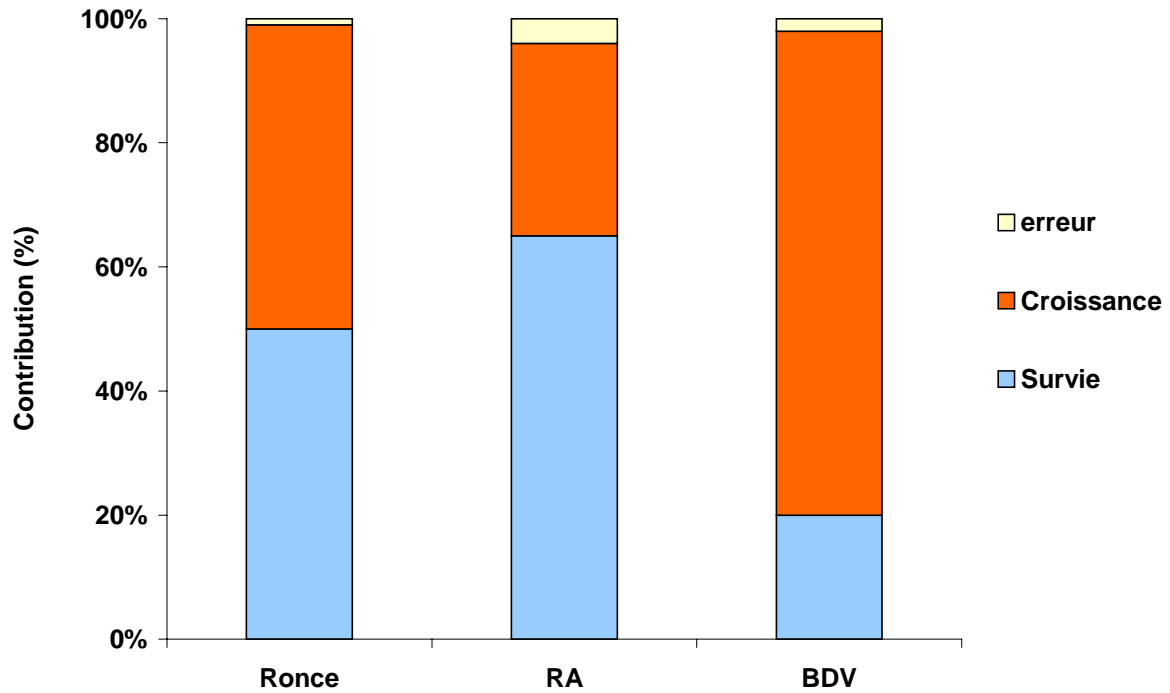
Site	Caractère	Ronce		RA		BDV	
		Crois	Rdt	Crois	Rdt	Crois	Rdt
Série 1	Survie	0,56**	0,88**	0,34*	0,93**	0,21	0,40**
	Crois		0,88**		0,64**		0,98**
Série 2	Survie	0,15	0,89**	0,07	0,94**	-0,36*	0,18
	Crois		0,56**		0,35*		0,83**
Série 3	Survie	0,65**	0,95**	0,22	0,98**	0,25	0,76**
	Crois		0,84**		0,38*		0,81**
3 séries	Survie	0,41**	0,84**	0,14	0,85**	0,02	0,46**
	Crois		0,83**		0,62**		0,73**



**Figure 33 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement en intra-série et dans les 3 sites ateliers au 02 octobre 2001.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys.

D'après ces résultats, les parts explicatives de la survie et de la croissance pour chaque série et chaque site montrent qu'elles diffèrent entre les sites et entre les séries (figure 33). Ainsi, pour les séries 2 et 3 à Ronce et les 3 séries en RA, la survie explique plus de 70 % du rendement journalier. Au contraire en BDV pour les séries 1 et 2, il s'agit de la croissance qui explique à elle seule plus de 90 % du rendement journalier. Enfin, pour la série 1 à Ronce et la série 3 en BDV, les deux caractères croissance et survie ont les mêmes contributions (environ 50%) dans l'explication du rendement.

En inter-séries (figure 34), les contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement journalier diffèrent entre les sites. Ainsi en RA, la survie influence deux fois plus le rendement que la croissance avec 65 % pour la survie contre 31 % pour la croissance. Au contraire, la croissance influence beaucoup plus le rendement que la survie en BDV avec 78 % pour la croissance et 20 % pour la survie. Enfin à Ronce, les deux caractères ont la même importance dans les rendements journaliers observés avec 49 % et 50 % respectivement pour la croissance et la survie.



**Figure 34 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement en inter-séries et dans les 3 sites ateliers au 02 octobre 2001. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys.**

## 4. Discussion

Le protocole expérimental utilisé dans cette partie avait pour principal objectif de déterminer l'héritabilité de la survie au stade juvénile pendant la période estivale. Un grand nombre de familles est nécessaire pour une meilleure estimation possible de ce paramètre. Cependant, les contraintes zootechniques de l'écloserie du Laboratoire de Génétique et Pathologie ont permis une production simultanée de seulement 24 familles. C'est pourquoi 3 séries de croisements ont été réalisées successivement afin de disposer d'un nombre plus important de familles pour cette estimation. Par la suite, la mise en élevage des familles des 3 séries a été effectuée en fonction de la taille des individus et non de l'âge pour les mettre le plus rapidement sur estran.

### 4.1. Survie

Dans la littérature, l'évolution intra-annuelle de la mortalité pour les huîtres âgées de moins d'une année montre que la totalité des mortalités se produit dans les 3 mois après leur transfert sur estran. Pour *Crassostrea gigas*, Brown et Hartwick (1988b) ont disposé en juin 1984 du naissain sur 10 sites le long de la côte ouest du Canada. La totalité des mortalités s'est produite de juin à août, alors qu'à partir de septembre, aucune mortalité significative n'est relevée. Au Mexique, Garcia-Esquivel *et al.* (2000) ont également trouvé pour l'huître creuse, que l'essentiel des mortalités se produisait pendant le premier mois après la fixation. De la même manière à partir de septembre, aucune mortalité significative n'est enregistrée. Le même constat a été relevé pour du naissain de *C. virginica* avec la totalité des mortalités se produisant dans les 3 à 6,5 semaines après le transfert sur estran, alors qu'à partir de septembre, le taux de mortalité n'évolue plus (Bricelj *et al.*, 1992). En France, les mortalités pour du naissain de *C. gigas* ont été observées de la mi-juin à la fin juillet dans le bassin d'Arcachon, confirmant les observations du réseau REMORA. Celui-ci constate que les mortalités des juvéniles se produisent pendant la période estivale, alors que chez les adultes, les mortalités ont lieu essentiellement au printemps (Fleury *et al.*, 2001b). De nouveau, les mortalités relevées en automne restent négligeables comparées à la mortalité estivale. Par conséquent tout le potentiel de morbidité des lots a pu s'exprimer dans le cadre de notre étude lors du prélèvement final de relevage en octobre 2001. Cependant, la relative importance d'autres facteurs, comme la date de transfert, l'apparition des mortalités et/ou le site d'élevage, reste encore à analyser.

**Effet de la série :**

A P1, les mortalités étaient inférieures à 5 % en BDV pour chaque série permettant d'indiquer que les stress de la mise en poche, du transport de la nurserie sur les différents sites d'élevage ne sont pas responsables des mortalités observées notamment dans les autres sites lors de ce point d'échantillonnage. Les mortalités constatées chez certaines familles à P1 sont dues à un effet génétique qui est modulé par l'environnement des sites expérimentaux.

L'analyse des dates de mise en élevage sur site de naissain lors de la première saison de production a été très peu étudiée dans la littérature pour le caractère « survie ». Chez *Crassostrea gigas*, Garcia-Esquivel *et al.* (2000) ont comparé la survie de 2 lots de naissains dans la baie de San Quintin (Mexique). Ces lots produits au printemps et été 1995 ont montré des mortalités importantes dans le premier mois qui suit la fixation, mais aucune différence significative de survie après la période estivale n'a été constatée. Bricelj *et al.* (1992) ont suivi la dynamique de la mortalité de 3 cohortes de naissains de *C. virginica* produit en éclosierie entre la mi-juin et la fin juillet 1991. Les cohortes ont été disposées dans 2 sites dans l'état de New York (Oyster Bay et Fishers Island) entre mi-juin et fin juillet. Des mortalités massives atteignant 75% ont affecté toutes les cohortes entre juillet et août 1991 dans un délai de 3 à 6,5 semaines après leur transfert sur estran. Dans le cas de notre étude, les naissains ont été disposés mi-juin, début juillet et début août 2002 dans les 3 sites expérimentaux. En octobre, les huîtres étaient âgées de 5 mois et demi à 8 mois, et aucune différence significative de survie entre les séries n'a été relevée en intra- et inter-sites. Par contre, le fait de mettre les séries plus tardivement sur estran a permis d'avoir des mortalités exprimées plus rapidement, résultats qui ont également été observés chez *C. virginica* (Bricelj *et al.*, 1992).

**La mortalité chez le naissain de *C.gigas* apparaît donc comme « âge indépendant » dans la première année du cycle de vie, et la date d'introduction sur estran pendant la période estivale des naissains n'influence pas les mortalités enregistrées en octobre.**

**Effet du site :**

Chez les bivalves, des effets sites ont été fréquemment observés pour la survie notamment chez *Mytilus edulis* (Freeman et Dickie, 1979 ; Dickie *et al.*, 1984), chez *Ostrea angasi* (Mitchell *et al.*, 2000), chez *Saccostrea commercialis* (Hand *et al.*, 1998) ou encore

chez *Crassostrea gigas* (Glude, 1975 ; Garcia-Esquivel *et al.*, 2000 ; Fleury *et al.*, 2001b). Les mortalités les plus importantes se produisent généralement dans des zones aux caractéristiques estuariennes ou encore dans des zones sous influence océanique mais aux conditions locales particulières (moindre circulation des eaux, turbidité importante, ressource trophique importante, sédiment de type vaseux, température de l'eau élevée en été) (Glude, 1975 ; Maurer *et al.*, 1986). En France, Maurer et Comps (1986) ont montré des mortalités de 30 % pour des huîtres d'un an élevées pendant l'été 1983 à Taussat, site considéré à haut risque de mortalité, contre 3 % au Cap Ferret, site classé à risque limité. Parmi les 3 sites expérimentaux, le site de la Rivière d'Auray (RA) est caractérisé comme le plus sous influence continentale de part sa situation géographique, en amont d'un estuaire. Le site de Ronce-Perquis a été caractérisé depuis de nombreuses années comme étant un site à risque aussi bien chez les adultes que chez les juvéniles pour des cultures à plat ou en surélevé (Bodoy *et al.*, 1990 ; Lodato, 1997 ; Soletchnik *et al.*, 1999). Les résultats obtenus dans notre étude confirment ces observations : le site de la RA a montré les performances des survies les plus faibles, suivi de Ronce, alors que la BDV est caractérisée par les meilleures survies. De même, nos résultats confirment ceux obtenus chez les juvéniles en 2001 dans le cadre du réseau REMORA dont les mortalités de naissain issu de captage naturel ont été de 21 %, 42 % et 15 % respectivement pour Ronce, RA et BDV (Fleury *et al.*, 2003a).

La comparaison de la dynamique des mortalités entre plusieurs sites indique que la fréquence d'apparition des mortalités diffère entre les sites (Glude, 1975 ; Perdue *et al.*, 1981 ; Cheney *et al.*, 2000) ou au contraire, l'apparition des mortalités peut être simultanée en différents secteurs (Maurer *et al.*, 1986). Dans notre expérience, les trois séries ont été mises en élevage à différents moments de la période estivale, permettant ainsi de déterminer l'apparition de la mortalité. En RA, des mortalités significatives (supérieures à 30 %) sont apparues entre le 5 juillet et le 19 juillet 2001 pour quelques familles des séries 1 et 2, et entre le 21 août et le 04 septembre 2001 pour les familles de la série 3. A Ronce, seule la série 2 montre une apparition simultanée de la mortalité avec le site RA. Pour la série 1, les mortalités se sont produites après le 19 juillet, alors que pour la série 3, des mortalités significatives sont apparues entre la mise en élevage, le 07 août, et le 21 août. En BDV, aucune mortalité significative ne s'est produite entre le 20 juin et le 02 octobre 2001 pour les séries 1 et 2. Seule une famille de la série 3 a montré une mortalité importante qui est apparue entre le 21 août et le 04 septembre. Par conséquent, **les mortalités peuvent se déclencher de façon synchrone entre les sites (série 2 à Ronce et RA ; série 3 en RA et BDV), ou**

**également être décalées dans le temps pour une même série dans des sites différents (série 1 à Ronce et RA ; série 3 à Ronce et RA). Ces variations de la dynamique de la mortalité estivale entre les sites et entre les séries résultent donc des conditions environnementales.**

Le premier facteur environnemental pouvant intervenir dans le déclenchement des mortalités estivales de l'huître creuse est la température. Dans la littérature, des températures élevées ont été à de nombreuses reprises associées aux mortalités estivales chez l'huître du Pacifique (Tamate *et al.*, 1965 ; Glude, 1975 ; Koganezawa, 1975 ; Ventilla, 1984 ; Maurer et Comps, 1986 ; Gouletquer *et al.*, 1998 ; Soletchnik *et al.*, 1999 ; Cheney *et al.*, 2000). Dans le cadre du programme MOREST en France, une température seuil de 19°C a été définie comme étant la limite à partir de laquelle des mortalités estivales s'exprimaient pour des valeurs supérieures à ce seuil (Moal *et al.*, 2003 ; Soletchnik *et al.*, 2003). Dans notre étude, les températures moyennes de l'eau enregistrées pour des laps de temps de 15 jours (correspondant au pas d'échantillonnage des séries) ont été supérieures à 19°C du 20 juin au 04 septembre 2001 à Ronce et en RA, alors que cette période a été plus courte en BDV, comprise entre le 19 juillet et le 21 août 2001. Nos données tendent à confirmer l'importance de cette valeur seuil de 19°C car les mortalités les plus importantes ont été constatées à cette occasion en RA et à Ronce pour les 3 séries. **La température est donc un facteur à prendre en considération dans la compréhension des mortalités estivales.** Par contre, d'après les données de températures acquises en 2001, les températures moyennes et les évolutions de celles-ci sont strictement identiques entre les sites de Ronce et RA pour la période comprise du 20 juin au 19 juillet. Nous avons montré dans le paragraphe précédent que le déclenchement des mortalités à Ronce et RA était synchrone entre les sites pour la série 2 mais pas en série 1. La température, même si elle est élevée dans ces deux sites comparé à la BDV, n'est donc pas le facteur environnemental principal responsable des mortalités observées.

Le second facteur environnemental pouvant-être incriminé dans le déclenchement des mortalités estivales est le facteur trophique. En effet, les teneurs en chlorophylle a ou la composition phytoplanctonique ont souvent été suivies dans le cadre d'étude abordant la compréhension des mortalités estivales chez l'huître creuse (Glude, 1975 ; Maurer et Comps, 1986 ; Maurer *et al.*, 1986 ; Shafee et Sabatie, 1986 ; Bodoy *et al.*, 1990 ; Cheney *et al.*, 2000). Ce facteur permet d'influencer l'état des réserves énergétiques, réserves qui sont au



plus bas en période estivale (Heude-Berthelin, 2000). Par conséquent, tout déséquilibre énergétique peut causer la mort des animaux si les réserves établies préalablement ne suffisent pas à faire face aux demandes de l'organisme. Dans le cas de notre étude, les données disponibles concernant la teneur en chlorophylle a entre le 20 juin et le 19 juillet indiquent des valeurs moyennes de  $1,5 \mu\text{g.l}^{-1}$  en RA (Allenou *et al.*, 2002), alors qu'elles sont comprises entre  $8,84 \mu\text{g.l}^{-1}$  et  $10,11 \mu\text{g.l}^{-1}$  à Ronce (données REPHY, Ifremer, banque QUADRIGE). Nous sommes donc dans le même cas de figure que pour la température avec cette fois des teneurs en chlorophylle a qui diffèrent entre les sites pour la période concernée. Les séries 1 et 2 présentant respectivement une apparition asynchrone et synchrone entre les sites de Ronce et RA pendant cette période, les données trophiques n'expliquent donc pas les résultats observés.

D'autres facteurs environnementaux peuvent également déclencher ou être associés à des mortalités chez les huîtres. Ainsi, Bamber (1990) a obtenu un déclenchement des mortalités chez *Crassostrea gigas* pour des pH inférieurs ou égal à 6. Cheney *et al.* (2000) ont montré que les mortalités étaient associées en plus des températures de l'eau et de l'air élevées, à de faibles teneurs en oxygène dissous. Dans le cas de notre étude, ces paramètres n'ont pas été suivis. Nous ne pouvons donc pas conclure de l'action de ces facteurs sur l'apparition des mortalités estivales dans les 3 sites ateliers. Une meilleure compréhension des mortalités estivales nécessite de considérer l'ensemble des facteurs environnementaux (oxygène dissous, pH, matière en suspension, matière organique particulaire) qui agissent probablement en synergie pour le déclenchement des mortalités estivales.

#### ***Effet des familles de plein-frères :***

Les mortalités exprimées entre les familles bi-parentales sont comprises entre 1 % et 83 % à la fin de la période estivale. Cette grande variabilité de la mortalité chez *Crassostrea gigas* pour du naissain d'écloserie est en accord avec les résultats obtenus par Perdue *et al.* (1981) et Beattie *et al.* (1980). Par contre aucune information sur la dynamique des mortalités pour des familles en intra- ou inter-sites n'est disponible dans ces 2 études. Seul Pajot *et al.* (1998) ont étudié l'évolution des mortalités en 1997 de 6 familles bi-parentales dans 5 sites sur le littoral français. Ils ont également obtenu une différence significative de survie entre les familles bi-parentales, mais surtout constaté un décalage dans l'apparition et l'ampleur des mortalités, notamment à l'échelle régionale ainsi qu'à l'échelle d'une baie.

Dans notre étude, l'apparition de la mortalité pour les familles s'est effectuée pendant toute la période estivale en intra-site et intra-série, et l'intensité de la mortalité a également évolué pendant cette période. Nous avons montré qu'en RA pour la série 1, des mortalités supérieures à 30 % sont apparues entre le 5 juillet et le 19 juillet notamment pour les familles F4-15 et F4-16. A la fin de la période estivale, la famille F3-9 a montré une mortalité de 40% en RA, mortalité qui est apparue entre le 19 juillet et le 02 octobre 2001. Ensuite, les mortalités des familles F4-16 et F5-17 sont passées respectivement de 32 % et 20 % le 19 juillet à 57 % et 69 % en octobre 2002. Les familles F4-15, F4-16 et F5-17 ont également subi des mortalités importantes à Ronce avec respectivement 41 %, 42 % et 22 %, et les épisodes de mortalités pour ces familles ont eu lieu entre le 19 juillet et le 02 octobre 2001. Par contre la famille F3-9 n'a montré aucune mortalité importante à Ronce ainsi qu'en BDV. De même, aucune mortalité significative n'a été relevée pour les familles F4-15, F4-16 et F5-17 en BDV. **En conclusion, la dynamique de la mortalité est spécifique à chaque famille, et elle diffère entre les sites pour une même famille. Ces 2 points révèlent l'importance du facteur génétique et de sa plasticité, facteur qui est modulé par l'environnement.**

A partir du suivi de la survie des 6 familles bi-parentales effectué par Pajot *et al.* (1998), une des familles testées a présenté les mortalités les plus importantes dans l'ensemble des sites expérimentaux (de 15 à 65 %) traduisant a priori d'une base génétique pour ce caractère. Dans notre étude, parmi les 44 familles bi-parentales suivies dans les 3 sites ateliers, certaines familles ont montré des performances de survies extrêmes notamment dans les sites de Ronce et RA. A la fin de la période estivale, les familles bi-parentales F4-15, F4-16, F7-25, F8-32, F14-54 et F14-55 ont affiché des mortalités supérieures à 40% en RA et à Ronce. Ces familles font également partie des moins performantes en terme de survie en BDV. Cependant, les intensités des mortalités relevées dans ce site ont été moindres. De façon similaire, les familles F2-5, F10-39, F13-50, F15-57 et F18-72 ont subi moins de 5 % de mortalités dans l'ensemble des sites expérimentaux. **Ce constat met en évidence l'importance du facteur familiale dans l'expression ou non des mortalités estivales.**

#### ***Effet des familles de demi-frères :***

Aux Îles-de-la-Madeleine, la génétique des stocks est considérée comme un facteur prépondérant dans l'expression de la mortalité estivale affectant la moule (Myrand et Bergeron, 1991) confirmant les observations de Dickie *et al.* (1984). Chez *C. gigas*,

l'importance du facteur génétique a également été démontrée, indiquant une possibilité d'amélioration du caractère pendant les mortalités estivales (Beattie *et al.*, 1980, Beattie, 1984 ; Hershberger *et al.*, 1984 ). Pour autant, aucune étude n'a abordé l'estimation des paramètres génétiques de la survie en période estivale chez cette espèce. De part notre plan de croisement et du dispositif multi-sites de testage des performances de survies, notre étude a permis d'estimer l'héritabilité de la survie du naissain de *C. gigas* en période estivale. En octobre 2001, les descendants des différents mâles ont montré des performances de survie similaires en intra-site et inter-sites avec certaines familles de demi-frères qui ont été caractérisées par leurs performances de survies extrêmes notamment à Ronce et en RA. Ainsi, les descendants des mâles 2, 9, 10, 15 et 18 sont caractérisés par de très bonnes survies, supérieures à 92 % en moyenne en inter-sites. Les descendants des mâles 4, 7, 8 et 14 ont montré des mortalités élevées comprises entre 30 et 62 % en moyenne en inter-sites indiquant une base génétique aux variations observées pour ce caractère. En intra- et inter-séries, les héritabilités estimées sont fortes, comprises entre 0,52 et 2,66 selon la méthode binaire et entre  $0,23 \pm 0,35$  et  $1,21 \pm 0,57$  selon la méthode ASReml (tableau 13) démontrant que **la majorité de la variance phénotypique de la survie est d'origine génétique.**

En aquaculture, peu d'études ont abordé l'estimation de la survie. Chez la moule (*Mytilus edulis*), Mallet *et al.* (1986) ont obtenu pour la survie une héritabilité nulle au stade larvaire, alors qu'au stade adulte, les héritabilités de la survie étaient comprises entre 0 et  $0,15 \pm 0,44$ . Chez *Crassostrea gigas*, l'héritabilité de la survie est la plus importante au stade larvaire avec  $0,55 \pm 0,40$  contre  $-0,02 \pm 0,07$  pour les juvéniles (Ernande *et al.*, 2003). Lannan (1972) a également obtenu chez *C. gigas* une héritabilité non nulle au stade larvaire avec  $0,31 \pm 0,06$ . Jónasson *et al.* (1999) ont montré chez *Haliotis rufescens*, en utilisant la méthode des caractères à seuil, une héritabilité au sens large pour la survie de 0,11 pour les juvéniles âgés de 4 mois, sans observer de variance génétique additive. Ernande (2001) a également estimé par la même méthode l'héritabilité de la survie, de la croissance et de l'effort reproducteur chez des huîtres creuses âgées de 18 mois en milieu naturel et en milieu contrôlé. Les résultats indiquent que la survie présente les héritabilités les plus fortes avec  $0,28 \pm 0,18$  et  $0,23 \pm 0,19$  respectivement en milieu contrôlé et en milieu naturel. Dans le cas de notre étude, nous avons obtenu des héritabilités beaucoup plus importantes comprises entre 0,52 et 2,66 en intra-série et égale à 1,65 en inter-séries selon la même méthode d'estimation (tableau 13). Les différences entre l'étude de Ernande (2001) et la notre, réside uniquement dans l'âge des

cheptels avec pour notre étude des animaux âgés entre 6 et 8 mois contre 18 mois pour l'étude de Ernande (2001). Pour la série 1, l'héritabilité de la survie en période estivale a été la plus faible avec 0,52, se rapprochant de la valeur obtenue en milieu naturel par Ernande (2001). Dans les deux cas, l'héritabilité de la survie a été estimée à partir de 5 familles de demi-frères. Pour les séries 2 et 3, les estimations ont été effectuées à partir de 6 familles de demi-frères et les valeurs obtenues ont été beaucoup plus importantes avec 1,30 et 2,66 respectivement pour les séries 2 et 3. Le choix aléatoire des parents dans la population d'origine explique les variations observées de la variance génétique entre les séries. Les écart-types obtenus par la méthode ASReml en intra-série sont importants du fait du faible nombre de familles utilisées pour estimer l'héritabilité de la survie. Ce résultat a été fréquemment observé chez les bivalves (Longwell, 1976 ; Losee, 1978 ; Gjedrem, 1983 ; Ernande *et al.*, 2003). L'effet série n'étant pas significatif à la fin de la période estivale, l'héritabilité de la survie a pu être estimée à partir des 17 familles de demi-frères et des 43 familles de plein-frères (la famille F6-21 ayant été exclue des analyses). L'estimation obtenue est alors plus précise avec une héritabilité de 1,65 et  $0,89 \pm 0,29$  respectivement pour les méthodes à caractères seuil et la méthode ASReml, indiquant que **le caractère « survie » en période estivale chez du naissain de moins d'un an est fortement héritable.**

L'héritabilité de la survie en période estivale a été obtenue à partir de naissain d'écloserie, et les résultats ont montré une forte composante génétique du caractère. Par conséquent, la sélection naturelle devrait favoriser les animaux résistants au cours de générations entraînant une réduction, voir la disparition des mortalités estivales. En France, les juvéniles issus de captage naturel montrent des épisodes récurrents de mortalité en période estivale (Fleury *et al.*, 2001a,b ; Fleury *et al.*, 2003a,b). L'une des hypothèses expliquant la contradiction de ces résultats implique les différences du parcours zootechnique entre les cheptels d'écloserie et ceux issus de captage naturel dans la première année du cycle de vie entraînant alors des différences physiologiques entre ces deux cheptels. En effet dans notre étude, les familles ont été produites en hiver et au printemps, puis les naissains ont été disposés sur estran dès l'âge de 5 mois. Ces cheptels peuvent alors développer la gamétogenèse dès les premiers mois du cycle de vie lorsque les conditions environnementales le permettent. Dans le milieu naturel, le cycle de vie de *C. gigas* en France montre un recrutement des larves principalement en juillet et en août. Le naissain connaît donc son premier été sur estran l'année suivante, et les mécanismes liés à la reproduction se mettent en place plus tardivement en comparaison des cheptels d'écloserie. Ces parcours zootechniques

permettent alors d'exprimer des différences physiologiques entre les cheptels d'écloserie et ceux issus de captage naturel dans les premiers mois du cycle de vie (gamétogenèse, réserves disponibles...). Par conséquent, la composante génétique de la survie est observable pour les cheptels d'écloserie dès la première année du cycle de vie mais non pour ceux issus de captage naturel. Ainsi, la survie apparaît comme un caractère neutre pour les cheptels issus du milieu naturel. La seconde hypothèse propose une corrélation génétique négative entre la survie et un second caractère lié à la fitness. Les maintiens du polymorphisme de la survie et du caractère associé seraient alors assurés par les variations spatiale et temporelle de l'environnement.

## 4.2. Croissance

Le taux de croissance de *Crassostrea gigas* est connu comme étant maximal durant la première année du cycle de vie, ou pour des animaux de petites tailles en comparaison aux classes de taille supérieures (Berthome *et al.*, 1986 ; Shafee et Sabatie, 1986 ; Brown et Hartwick, 1988a ; Boudry *et al.*, sous presse). Par conséquent, les jeunes naissains constituent un matériel biologique de premier choix pour l'étude de la variation de la croissance chez les huîtres.

### 4.2.1. Familles de plein-frères

#### *Effet du site :*

Des différences de croissance attribuées à des effets sites ont été à de nombreuses reprises documentées chez les mollusques bivalves comme la moule (Dickie *et al.*, 1984), le tridacne (Foyle *et al.*, 1997), la palourde (Gribben *et al.*, 2002), l'huître plate (Mitchell *et al.*, 2000) ou encore l'huître creuse (Sparks et Chew, 1960 ; Brown et Hartwick, 1988a ; Arizpe, 1996 ; Soletchnik *et al.*, 1999 ; Fleury *et al.*, 2001b). En France, dans le cadre du réseau REMORA, les performances de croissance d'un lot de naissain *C. gigas* issu de captage naturel montrent en 2001 des taux de croissance pondérale de 1,41 % à Ronce, 0,88 % en RA et 1,78 % en BDV pendant la période estivale (Fleury *et al.*, 2003a). Dans le cas de notre étude, des différences de croissance entre les sites ont été observées en intra- et inter-séries au 02 octobre 2001 pour les familles de plein- et demi-frères. Pour toutes les séries, les croissances ont été les meilleures en BDV, suivi de Ronce. De même, le site de la RA a

présenté les performances de croissance les plus faibles pour les 3 séries, confirmant les observations obtenues dans REMORA. Ces différences de croissance entre les sites pour toutes les séries sont donc la conséquence des facteurs environnementaux.

Chez *C. gigas*, la croissance est principalement dépendante de 3 facteurs qui sont le temps d'immersion, la température de l'eau de mer, et surtout de la disponibilité en nourriture (Héral et Deslous-Paoli, 1991). Pour le premier facteur, les trois sites ont été choisis avec des temps d'immersion identiques. Il n'est donc pas responsable des différences de croissance observées entre les 3 sites. Pour le second facteur, les évolutions de la température dans les 3 sites ateliers indiquent des températures plus importantes à Ronce et en RA avec en moyenne respectivement 20,1°C et 19,7°C (figure 20). Le site de la BDV se distingue des deux autres par des températures plus basses avec en moyenne 18,3°C pour la période du 20 juin au 02 octobre 2001. D'après les données de température, la croissance aurait dû être la meilleure dans les sites avec des températures plus élevées. De plus, pour la première série à P2, le gain en poids total est supérieur de 24 % pour les naissains élevés à Ronce en comparaison de ceux élevés en RA. Or les évolutions de la température dans ces 2 sites sont strictement identiques pendant le premier mois d'élevage. Par conséquent dans notre étude, la température n'est pas le principal facteur responsable des croissances observées dans les 3 sites expérimentaux. Enfin, concernant le troisième facteur, le dosage de la chlorophylle a permet de déterminer de façon quantitative la fraction particulaire végétale vivant dans les eaux marines. Ce paramètre est donc fondamental pour apprécier l'état trophique du milieu car il caractérise l'importance de la biomasse phytoplanctonique, principal aliment des coquillages filtreurs (Allenou *et al.*, 2002). Les teneurs en chlorophylle a dans les 3 sites ateliers ont montré les concentrations les plus faibles en RA (Allenou *et al.*, 2002), et des concentrations similaires ont été obtenues entre le site de Ronce et la BDV (données REPHY, Ifremer, banque QUADRIGE). Même, si ces données peuvent expliquer les faibles croissances en RA, elles ne sont pas concordantes avec les croissances obtenues en BDV et à Ronce.

Par contre les interactions entre la température, le facteur trophique et la reproduction pourraient expliquer les performances de croissance des naissains des 3 séries dans les 3 sites ateliers. Chez les huîtres, le phénomène de la gamétogenèse est depuis longtemps rapporté dès la première année du cycle de vie (Coe, 1931 ; Coe, 1932 ; Galtsoff, 1961 ; Joseph et Madhyastha, 1984 ; Dinamani, 1987 ; Morton, 1990). Dans le cadre de notre étude et dès le stade de la nurserie, quelques individus ont présenté une maturation de la gonade pour des individus âgés de moins de 6 mois. Maurer *et al.* (1986) ont observé que l'évolution de la

gamétogenèse pour des huîtres d'une année est très asynchrone d'un individu à l'autre en comparaison à des huîtres de deux ans, ce qui pourrait expliquer pourquoi seule une partie des animaux était en phase de reproduction en nurserie. Pajot *et al.* (1998) ont également montré pour du naissain d'écloserie de *C. gigas*, que les premières observations de gamétogenèse sont obtenues sur des animaux âgés d'environ 16 semaines, et ayant vécu environ 20 jours sur estran. Ces auteurs ont également obtenu des huîtres sexuellement matures dès l'âge de 4 mois. La production en écloserie d'huîtres *C. gigas* permet donc, de par les conditions optimales et intensives qu'elles rencontrent, une première gamétogenèse moins de 6 mois après la production de ces cheptels. Après la période de nursage, les animaux ont été mis en élevage dans les 3 sites ateliers. La mise sur estran de ces cheptels peut ainsi entraîner une poursuite de cette gamétogenèse, et également la déclencher pour les individus ne l'ayant pas encore débutée si les conditions environnementales rencontrées le permettent. Coe (1932) a démontré chez *Crassostrea virginica* que la gamétogenèse dépendait essentiellement de la température et de la ressource trophique. Il a également observé pour du naissain de moins d'un an, qu'une plus grande proportion d'animaux devenait sexuellement mature dans les zones avec des températures d'eau de mer chaudes comparée à des zones où les températures de l'eau sont plus froides. Ainsi pour notre étude, il est possible qu'une plus grande proportion d'huîtres soit devenue sexuellement mature dans les sites de Ronce et RA, de part les températures de l'eau supérieure de 1,4°C à 1,8°C en moyenne en comparaison au site de la BDV. Les naissains alloueront donc plus d'énergie pour la croissance en gonade comparée au soma dans ces deux sites. En revanche, les naissains auront plus d'énergie à allouer à la croissance en soma en BDV, d'où les meilleures croissances en poids total sur ce site. La différence de croissance obtenue entre les sites de Ronce et RA seraient alors expliquer par des niveaux trophiques plus importants à Ronce par rapport à RA. **En conclusion, les meilleures performances de croissance du naissain en BDV en comparaison aux 2 autres sites seraient la résultante d'une plus grande allocation d'énergie au soma grâce à des eaux plus froides et à un niveau trophique important. Les meilleures croissances des naissains à Ronce en comparaison à RA pour des efforts reproducteurs similaires résulteraient plus du facteur trophique.**

#### ***Effet de la série :***

La mise en élevage des cheptels a été déterminée en fonction de la taille des naissains. C'est pourquoi aucune différence de poids total individuel n'a été relevée entre les séries à P0.

Le plan expérimental utilisé permet également d'étudier la croissance de naissain d'écloserie pour différentes dates d'introduction sur estran en période estivale. Dans la littérature, la date d'introduction de naissain d'écloserie sur les performances de croissance a été très peu étudiée chez les huîtres. Pour *Crassostrea gigas*, Garcia-Esquivel *et al.* (2000) ont produit deux cohortes de naissain d'écloserie qu'ils ont disposé respectivement mi-avril et mi-juillet dans 2 sites au Mexique. A l'intérieur d'un même site, ils n'ont pas observé de différence de croissance entre les cohortes. Le résultat contraire a été obtenu par Bricelj *et al.* (1992) qui ont testé les performances de croissance de *Crassostrea virginica* dans l'Oyster Bay (Etat de New York) pour des cohortes produites en mars et avril 1991. Pour une même date d'introduction sur estran en juin, la comparaison des performances de croissance indique une meilleure croissance pour les huîtres produites en avril. Dans notre étude, aucune différence de croissance entre les séries n'a été mise en évidence à Ronce et RA après un mois d'élevage (tableau 14-P2). Au contraire en BDV, les naissains disposés début août ont montré les meilleures performances de croissance, suivi des naissains disposés mi-juin, alors que ceux disposés début juillet ont montré les moins bonnes performances de croissance après un mois d'élevage. Les performances de croissance entre les séries dépendent donc de la date d'introduction via les facteurs environnementaux des trois sites mais également des mortalités. En BDV, les mortalités sont restées inférieures à 7 % en moyenne pour les 3 séries concernant le prélèvement après un mois d'élevage sur estran (tableau 10-P2). L'absence de mortalité pour ce site permet donc de déterminer l'importance des facteurs environnementaux sur les performances de croissance sur ce site. En effet, les températures relevées pendant le premier mois de testage sur estran en BDV étaient de 17,8°C, 18,6°C et 18,9°C respectivement pour les séries 1, 2 et 3 (figure 20). De plus les concentrations en chlorophylle a pendant le premier mois d'élevage ont été les plus importantes pour la série 1, puis pour la série 2. Elles ont été les plus faibles pour la série 3 (données REPHY, Ifremer, banque QUADRIGE). La combinaison de la ressource trophique et de la température peut ainsi expliquer une partie des performances de croissance entre les séries en BDV. Au contraire à Ronce et en RA, les performances de croissance des 3 séries à P2 ne montrent pas de différence entre les 3 séries. Les températures de l'eau de mer pendant le premier mois d'élevage sont passées de 20°C pour la série 1 à 21,4°C pour la série 3 à Ronce, et de 20,2°C pour la série 1 à 21,1°C pour la série 3 en RA (figure 20). Les concentrations en chlorophylle a ont montré des teneurs inférieures à 1,5 µg.l<sup>-1</sup> pendant toute la caractérisation sur estran en RA (Allenou *et al.*, 2002). A Ronce, le phytoplancton demeure abondant en juin et juillet 2001 avec des concentrations comprises entre 5 et 7 µg.l<sup>-1</sup>. Un bloom phytoplanctonique a été



observé en août avec une concentration comprise entre 11 et 14  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (Faury *et al.*, 2002). Même si une différence de croissance entre les sites de Ronce et RA est observée pour les 3 séries, ces données de températures et de ressources trophiques auraient dû favoriser de meilleures croissances pour la série 3, puis pour la série 2. Enfin la série 1 aurait du montrer les moins bonnes performances de croissance. L'absence de différence de croissance entre les séries résulterait donc de la conséquence d'épisodes de mortalités. En effet, Bricelj *et al.* (1992) ont remarqué une diminution de la croissance lors des épisodes de mortalités chez le naissain de *Crassostrea virginica*. Dans leur étude, en supplément des deux cohortes produites en mars et avril 1991 puis disposées sur estran en juin, ils ont également produit une 3<sup>ème</sup> cohorte en juin mise sur estran fin juillet. Le suivi de la croissance indique pour les 3 cohortes une diminution de la croissance lors des épisodes de mortalités, soit entre les 11 et 26 juillet pour les 2 premières cohortes, et entre les 9 et 23 août pour la dernière cohorte. Dans notre étude, les mortalités après un mois d'élevage ont été de plus en plus importantes lorsque les séries ont été mises sur estran tardivement. Ces mortalités ont donc pu entraîner une réduction de la croissance des séries 2 et 3 dans les sites de Ronce et RA pendant le premier mois de testage *in situ*. Par la même occasion, ces résultats expliquent l'interaction trouvée entre les sites et les séries à P2. **Les performances de croissance entre les séries en BDV après un mois d'élevage sont principalement dépendante de la température et de la ressource trophique. Pour les sites de Ronce et RA, ces paramètres environnementaux auraient dû également permettre une meilleure croissance des huîtres disposées plus tardivement sur estran. Les épisodes de mortalités estivales plus importants pour les séries 2 et 3 en comparaison de la série 1, pourraient être alors responsables de la diminution de la croissance, et expliqueraient l'absence de différence de croissance entre les séries dans ces 2 sites.**

A la fin de la période estivale et dans les 3 sites, les croissances ont été les meilleures pour les lots de la série 3, puis pour les lots de la série 2 et enfin les lots de la série 1 ont montré les moins bonnes performances de croissance. Par contre, aucune différence significative de mortalité entre les séries n'a été obtenue à la fin de la période estivale. Par conséquent, la mortalité n'intervient plus dans l'explication des croissances obtenues à la fin de la période estivale. Les principaux facteurs responsables des résultats obtenus proviennent donc des niveaux trophiques et thermiques. De la même manière, l'interaction entre ces 2 facteurs et la reproduction permet d'expliquer les différences de croissance entre les séries. Les températures moyennes relevées entre le second prélèvement et point final dans les 3 sites

ateliers montrent une diminution régulière des températures. Les températures moyennes les plus élevées ont été obtenues en série 1 avec 20,1°C, 19,6°C et 18,5°C respectivement pour Ronce, RA et BDV. Pour la série 2, les températures moyennes entre P2 et P3 étaient de 19,7°C, 19,3°C et 18,3°C respectivement pour Ronce, RA et BDV. Enfin, les températures entre P2 et P3 de la série 3 ont été les plus basses avec 17,4°C à Ronce, 17,0°C en RA et 17,2°C en BDV. Ces différences de températures moyennes entre les séries dans les 3 sites laissent supposer qu'une plus grande proportion d'huîtres a été sexuellement mature en série 1 en comparaison aux deux autres séries. De même, la série 3 est celle où la gamétogenèse a été la moins importante pour les 3 sites. Par conséquent, l'allocation d'énergie pour la croissance germinale a été la plus importante pour la série 1, et la moins importante pour la série 3. L'allocation pour la croissance en soma a été la plus importante en série 3 alors qu'elle a été la plus faible en série 1. **A la fin de la période estivale, la température et la reproduction sont donc les principaux facteurs expliquant les performances de croissance entre les séries dans les 3 sites ateliers. En effet, les températures plus froides rencontrées à la fin de la période estivale favorisent la croissance en soma au détriment de la croissance du compartiment germinal.**

#### 4.2.2. Familles de demi-frères

Chez les bivalves, le taux de croissance est connu comme étant très variable entre individus d'un même âge et élevés dans un environnement commun indiquant une composante génétique pour la croissance (Galtsoff, 1964 ; Haley et Newkirk, 1977 ; Zouros *et al.*, 1980 ; Jarayabhand et Newkirk, 1989 ; Collet *et al.*, 1999). La détermination des paramètres génétiques de la croissance aux stades juvéniles et adultes montre que la sélection permet d'améliorer de façon significative les traits se rapportant à la croissance (Strömngren et Nielsen, 1989 ; Rawson et Hilbish, 1990 ; Ibarra *et al.*, 1999 ; Nell *et al.*, 1999). L'héritabilité de la croissance du poids total a fait l'objet de nombreuses études chez les huîtres (Lannan, 1972 ; Haley *et al.*, 1975 ; Toro et Newkirk, 1990 ; Jarayabhand et Thavornyutikarn, 1995 ; Toro *et al.*, 1995 ; Davis, 2000, Ernande, 2001), compte tenu que ce paramètre intervient de façon importante dans les rendements d'élevage. Dans notre étude, les estimations des héritabilités du poids total individuel ont été déterminées en intra- et inter-sites ainsi qu'en intra- et inter-séries.

A la mise sur site, les naissains étaient âgés de 3,5 mois en série 3, 4 mois en série 2 et 4,5 mois en série 1. Des différences de poids total individuel entre les mâles ont été obtenues en intra- et inter-séries suggérant une base génétique pour la croissance. Les estimations d'héritabilité confirment ce résultat avec 19 à 57 % de la variance phénotypique qui est d'origine génétique en intra-série, pour une moyenne de 41 % en inter-séries (tableau 18). Pour un plan de croisement et un parcours zootechnique identiques de l'élevage larvaire à la micronurserie, nos résultats sont différents de ceux obtenus par Ernande *et al.* (2003). Ces auteurs ont obtenu pour des animaux âgés de 6 mois en nurserie, une héritabilité au sens strict de  $-0,01 \pm 0,02$  pour le poids. La densité et le temps d'élevage en nurserie pourraient expliquer ces différences entre les 2 études. Dans notre étude, la densité a été plus importante ce qui a pu entraîner une plus grande compétition pour la ressource trophique et donc l'obtention d'une plus grande variance génétique dans ces conditions.

Après un mois d'élevage, une différence significative de poids individuel total entre les mâles en intra-série et inter-site, est constatée uniquement pour la série 3 (tableau 16). La base génétique de ce trait est donc plus importante pour cette série en comparaison des séries 1 et 2 lorsque les animaux sont sur estran. Pour les séries 1 et 2 en inter-site, la variance génétique additive est pratiquement 5 fois moins importante comparé à celle de la série 3 (tableau 18). Le choix aléatoire des parents choisis pour la constitution de chaque série pourrait expliquer ce résultat.

Dans le cas de l'analyse de la croissance entre les familles de demi-frères, aucune différence de croissance entre les séries n'a été observée entre P0 et P2 et entre P2 et P3. Les séries ont donc été regroupées pour une meilleure estimation de l'héritabilité qui a été déterminée à partir des 17 familles de demi-frères et des 43 familles de plein-frères. A la fin de la période estivale, la variance génétique additive estimée à Ronce est identique à celle obtenue à Bouin à P0. Pour les deux autres sites ateliers, la proportion de la variance génétique additive est plus faible avec 24 % et 23 % respectivement en RA et BDV (tableau 18). La mortalité ne semble pas être responsable de la baisse de la variation génétique dans ces deux sites étant donné que les mortalités sont restées inférieures à 6,4 % en moyenne en BDV contre 24,5 % en RA (tableau 10). De plus, le site de Ronce a montré une mortalité moyenne de 15,7 % pendant la période estivale sans que la variance génétique du poids individuel total ne soit affectée. **Les mortalités estivales n'ont donc aucune influence sur la variabilité génétique de la croissance après la période estivale chez les juvéniles de l'huître creuse.** Les mêmes conclusions peuvent être obtenues à partir de l'analyse intra-

série, notamment avec la série 2 pour laquelle la variance génétique additive était nulle ou très faible dans les 3 sites.

Davis (2000) a trouvé des héritabilités du poids total de  $0,10 \pm 0,05$  et  $0,51 \pm 0,15$  pour du naissain de *C. virginica* âgé de 7 mois. Il suggère que l'amélioration du taux de croissance est envisageable par la sélection même si la variation de la variance génétique additive est importante. Dans notre étude, les héritabilités sont comprises entre  $0,23 \pm 0,15$  et  $0,41 \pm 0,21$  en intra-site et inter-séries (tableau 18). **Nos résultats montrent donc également les possibilités d'améliorer la croissance pour du naissain de *C. gigas*.**

Des variations de la variance génétique additive entre différents environnements ont été décrites notamment chez *Mytilus edulis* (Mallet *et al.*, 1986) ou encore *Mercenaria mercenaria* (Rawson et Hilbish, 1991). Excepté pour la série 2, la variation de la variance génétique additive entre les 3 environnements en intra-série indique des différences entre les mâles plus importantes à Ronce comparé aux 2 autres sites. Pour les sites de RA et BDV, les différences entre les mâles sont plus importantes en RA pour la série 1, et le contraire a été obtenu pour la série 3. La variabilité environnementale favorise donc des familles au détriment d'autres, et elle traduirait l'interaction « génotype-environnement », indiquant que la sélection doit être réalisée pour chaque environnement.

Enfin, au contraire du diamètre maximum au stade larvaire, l'héritabilité du poids total montre des valeurs plus importantes au stade juvénile. Le même constat a été obtenu chez *Mytilus edulis* par Mallet *et al.* (1986) qui ont obtenu une héritabilité faible pour la longueur de la coquille de  $0,11 \pm 0,02$  contre  $0,62 \pm 0,06$  au stade juvénile. Ces résultats suggèrent que les mécanismes physiologiques impliquées dans la croissance dépendent du stage de développement (Strömngren et Nielsen, 1989).

### 4.3. Rendement

#### *Effet du site :*

Le rendement en poids total est un paramètre très important qui dépend de la croissance et de la survie des individus. En France, ce paramètre est suivi dans le cadre du réseau REMORA avec une biomasse multipliée par 2 pour les adultes et des différences

significatives de rendement entre les sites pour la Bretagne sud (Fleury *et al.*, 2001b). Des différences de rendements ont également été obtenues chez les adultes entre 15 sites expérimentaux sur le banc ostréicole de Ronce-Perquis (Soletchnik *et al.*, 1999). Ces auteurs ont montré après 7 mois d'élevage, des rendements en poids total compris entre 2 % et 85 % pour les huîtres élevées sur table, et compris entre -10 % et 49 % pour les élevages à plat. Dans le cas de notre étude, le rendement journalier moyen est également significativement différent entre les sites pour toutes les séries et les 3 points d'échantillonnage (tableau 19). A la fin de la période estivale, les meilleurs rendements journaliers moyens en intra- et inter-séries ont été obtenus en BDV, puis à Ronce alors que le site RA a présenté les rendements journaliers moyens les plus faibles (tableau 19). Les différences de rendement obtenues entre les sites à la fin de la période estivale sont en réalité la conséquence directe des performances de survie et/ou de croissance.

#### ***Effet de la série :***

Dans le cadre de notre étude, les rendements journaliers ont été différents entre les séries en intra-site pour les trois dates d'échantillonnage, excepté à Ronce pour P1. De même, les périodes pour lesquelles les taux de rendements journaliers ont été les meilleurs différent entre les sites. Pour exemple la série 2 après un mois d'élevage, où les meilleurs rendements ont été constatés entre la mi-juin et la mi-juillet pour la série 1 à Ronce avec  $4,54 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ , de la mi-juin à la fin juillet pour les séries 1 et 2 en RA avec  $2,75 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ , et en août pour la série 3 en BDV avec  $5,54 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  (tableau 19). Ayant des différences de survie et de croissance entre les sites et les familles pour l'ensemble des séries, les différences de rendement observées proviennent donc de ces 2 traits qui sont eux-mêmes modulés par les facteurs environnementaux rencontrés dans chacun des sites pendant la période estivale.

#### ***Effet des familles de plein-frères :***

Une interaction « génotype-environnement » a été observée récemment pour *Crassostrea gigas*, pour le rendement pour les sites de « Totten Inlet » et « Yaquina Bay », suggérant que les performances relatives des familles testées différent entre les 2 environnements (Langdon *et al.*, 2003). Dans notre étude, l'interaction « site-famille » est significative pour la série 1, la série 2 et en inter-séries (tableau 20). Les familles de ces séries montrent donc des performances de rendements différents entre les 3 sites. Pour exemple, la

famille F8-29 de la série 2 a présenté en octobre 2001, la meilleure performance de rendement en BDV ( $9,3 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ ) parmi les 15 familles de cette série, alors qu'elle a montré la deuxième plus faible performance de rendement en RA ( $1,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ ) (figure 30). Cette différence de classement de cette famille entre les sites est uniquement due aux performances de survie avec 85,3 % en BDV contre 24,5 % en RA. Ainsi toutes les familles ne présentant pas de mortalité dans les sites de Ronce et RA à la fin de la période estivale ont les rendements les plus importants (F2-5 ; F2-8 ; F9-34 ; F10-39 ; F15-57 ; F15-58) (figures 29, 30 et 31). A l'opposé, dès que les familles montrent des mortalités (F4-15 ; F4-16 ; F7-25 ; F8-32 ; F14-54 ; F14-55), leurs rendements sont alors les plus faibles (figures 29, 30 et 31). Le rendement est donc expliqué à plus de 75 % par la survie pour les séries 1 et 2 à Ronce et en RA, excepté à Ronce pour la série 1. Pour ce cas, la croissance et la survie interviennent respectivement à 49 % et 50 % dans l'explication du rendement (figure 33) car la mortalité moyenne relevée en octobre était inférieure à 12 % (tableau 10). Pour le site de la BDV, les mortalités ont toujours été inférieures à 10 % pour les familles des séries 1 et 2, sauf pour les familles F7-25 et F8-32 avec respectivement 20 % et 15 %. Le rendement entre les familles a donc été dépendant en grande partie de la croissance avec 92 % et 86 % respectivement pour les séries 1 et 2, alors que la survie explique moins de 10 % des performances de rendement (figure 33). Ces résultats expliquent les interactions obtenues pour les séries 1 et 2, et donc aussi en inter-séries.

Pour la série 3, aucune interaction n'a été trouvée entre les familles et les sites. Des mortalités importantes de 24 % (F14-55) et 44 % (F14-54) ont touché pour la première fois 2 familles de la série 3 en BDV. Les rendements de ces 2 familles ont donc été les plus faibles de la série 3 avec  $3,1 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $4,6 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  respectivement pour F14-54 et F14-55 (figure 31). Par conséquent, dès que des mortalités importantes touchent des familles en BDV, la part explicative du rendement par la survie devient plus importante avec 53 % contre 46 % pour la croissance. Ces familles ont également subi des mortalités à Ronce et RA avec des mortalités comprises entre 65 % et 83 %. Le rendement de la série 3 est alors expliqué respectivement pour Ronce et RA, à 68 % et 92 % par la survie contre 31 % et 6 % par la croissance (figure 33). Les rendements des familles de la série 3 dans les 3 sites ont donc été affectés de la même manière par les mortalités ce qui explique l'absence d'interaction entre les familles et les sites. D'après ces résultats, **la mortalité est le principal facteur intervenant dans les différences de rendement des familles entre les 3 sites**. Le même constat a également été relevé chez la moule *Mytilus edulis*. En 1971, l'étude du rendement dans la baie de Saint Margaret et dans le bassin de Bedford indiquait que la mortalité était le principal facteur

intervenant dans les différences de production entre les 2 environnements (Freeman et Dickie, 1979). Les pourcentages de mortalité obtenus dans notre étude en intra- et inter-séries dans les 3 sites permettent même de quantifier l'importance de la survie et de la croissance sur les rendements des juvéniles en fonction des taux de mortalités observés dans les 3 sites selon le tableau 24. Ce tableau nous informe pour des mortalités excédant 15 % que la croissance intervient faiblement (25 %) dans les valeurs de rendements d'élevages en comparaison à la survie (75 %). Le rendement d'élevage. Par conséquent, les professionnels devront privilégier les zones de cultures caractérisées par de très bonnes performances de survie pour les juvéniles s'ils souhaitent obtenir des rendements d'élevages élevés.

**Tableau 24 : Influence du taux de mortalité concernant les parts explicatives du rendement par la croissance et la survie chez les juvéniles de l'huître creuse *Crassostrea gigas*.**

Mortalité (%)	Rendement	
	% expliqué par la croissance	% expliqué par la survie
0-8	90	10
8-15	50	50
15-25	25	75
> 25	10	90

***Effet des familles de demi-frères :***

Des différences significatives de rendement journalier entre les mâles ont été obtenues pour les séries 2 et 3, ainsi qu'en inter-sites suggérant une composante génétique (tableau 21). Langdon *et al.* (2003) ont obtenu des héritabilités réalisées fortes comprises entre  $0,22 \pm 0,11$  et  $0,77 \pm 0,22$  sauf pour la cohorte « 7 » à Tomales Bay (0,01 et 0,10). Dans notre étude, les estimations des héritabilités à la fin de la période estivale sont également fortes, mais la méthode d'estimation de l'héritabilité du rendement ne semble pas adaptée car pratiquement toutes les valeurs excèdent 1 (tableau 22). Le rendement étant la résultante d'un caractère à seuil (la survie) et d'un caractère continu (la croissance), et dont les contributions pour expliquer le rendement diffèrent entre les sites et les séries, l'estimation de l'héritabilité du rendement est plus sujet à ces variations. L'utilisation de la sélection afin d'obtenir la réponse

à la sélection apparaît comme une meilleure méthode pour estimer l'héritabilité du rendement, méthode qui a été employée par Langdon *et al.* (2003).

## 5. Conclusion

A la fin de la période estivale et pour des juvéniles de *Crassostrea gigas* âgés entre 5,5 mois et 8 mois en 2001, le site de la BDV présente les meilleures performances de survie, de croissance et de rendement pour les 3 séries. Les performances les plus faibles pour ces trois caractères sont également obtenues pour les 3 séries, en RA. Enfin le site de Ronce montre des performances intermédiaires. Concernant la mortalité estivale, l'intensité de ce phénomène reste faible en BDV, avec 6,4 %, modéré à Ronce avec 15,7 %, et importante en RA avec 24,5 %. Les conditions environnementales modulent l'intensité des épisodes de la mortalité estivale.

L'effet série qui correspond à la date d'introduction des cheptels pendant la période estivale et à l'âge du naissain montre que la mortalité estivale apparaît « âge indépendant » et qu'elle se produit en 2001 principalement entre le début juillet jusqu'au début septembre. Par conséquent, les productions de naissain d'écloserie peuvent être touchées par ces mortalités pendant la totalité de la période estivale si l'environnement est défavorable.

L'apparition et la dynamique de la mortalité est spécifique à chaque famille et elles sont également dépendantes des sites.

Il existe une composante génétique importante de la survie en période estivale pour les naissains avec 81 % de la variance phénotypique qui est expliquée par la variance génétique additive. L'amélioration génétique de *C. gigas* via la production de naissains d'écloserie sélectionnés devrait permettre ainsi à la profession de s'affranchir d'une partie notable des mortalités estivales.

Les performances de croissance dépendent principalement de l'interaction entre (1) l'hôte, par l'intermédiaire de la base génétique de la croissance et de l'implication de la reproduction, et (2) l'environnement, par l'intermédiaire de la température et de la ressource trophique. De même, la variabilité génétique de la croissance pendant l'élevage *in situ* n'est pas influencée par les mortalités estivales.

Enfin, il apparaît clairement que le rendement est principalement dépendant de la survie pour le naissain de l'huître creuse. Il est donc fortement conseillé à la profession ostréicole de disposer leurs naissains dans un site caractérisé à forte survie (> 90 %) plutôt que dans un site à forte croissance pour optimiser les rendements.



## **D. Caractérisation sur estran en 2002 des familles sélectionnées en première génération : importance du parcours zootechnique**

### **1. Introduction**

La dynamique de la mortalité estivale en intra- et inter-annuelle a été étudiée à de nombreuses reprises chez *C. gigas*. En variabilité inter-annuelle, Glude (1975) a montré que du naissain transféré au printemps ne subissait aucune mortalité la première année. Lors du second été, les mortalités atteignaient 20 à 30% pour les zones connues à fort potentiel de morbidité, et dans les années critiques, les taux de mortalité variaient de 30 à plus de 50% pour la troisième et la quatrième saison d'élevage. A contrario, Garcia-Esquivel *et al.* (2000) ont observé en intra-annuelle que l'essentiel des mortalités se produisait pendant le premier mois post-fixation. Au Japon, le suivi de la mortalité d'un lot d'huîtres de 2 ans de mai à octobre 1965 dans la baie de Matsushima a montré une absence de mortalité jusqu'en juillet. Ensuite, les taux de mortalité relevés chez le groupe d'huîtres utilisé étaient de 23 % en août, 16 % en septembre et 8 % en octobre (Imai *et al.*, 1968). Dans le cadre du suivi des rendements aquacoles en France (réseau IFREMER Remora), les mortalités observées chez les juvéniles se produisent essentiellement en été, alors que les adultes montrent les mortalités les plus importantes au printemps (Fleury *et al.*, 2001b). La comparaison de 2 lots appartenant aux classes d'âge de 1 an et inférieur à 1 an montre que les huîtres les plus jeunes ont des taux de mortalité plus élevés comparés aux huîtres d'une année (Brown et Hartwick, 1988b). Ces auteurs montrent que les jeunes huîtres ont une plus faible tolérance aux fluctuations environnementales comparées aux huîtres plus âgées. Maurer *et al.* (1986) indiquent également une mortalité plus importante pour des cheptels âgés d'un an comparés aux cheptels de deux ans, mettant en évidence une différence de comportement entre les huîtres des deux classes d'âge résultant de besoins métaboliques supérieurs chez les jeunes sujets (Maurer et Borel, 1986). De façon similaire, Walne et Davies (1977) ont montré que les mortalités touchent de façon plus importante le naissain inférieur à 1 g comparé aux classes de tailles supérieures. De même, Shafee et Sabatie (1986) ont observé pour des huîtres de même âge que les mortalités touchaient de façon plus importante les huîtres pesant moins de 20 g comparées à des huîtres de classes de poids supérieures. Le même résultat est obtenu pour du naissain d'écloserie avec une réduction sensible du taux de mortalité le second été, confirmant l'expression de la mortalité à des intensités plus importantes pour les âges les plus jeunes.

Toutes les études précédemment citées ont été effectuées avec des lots issus du milieu naturel ou de lots d'écloserie obtenus à partir de croisements multi-parentaux dont l'origine génétique est non identifiée.

Ayant démontré l'importance du facteur génétique intervenant dans le phénomène des mortalités estivales au stade naissain en première génération, il est nécessaire de déterminer la dynamique de la mortalité pour des lots issus d'écloserie dont l'origine parentale est connue. L'étude de la dynamique de la mortalité à partir de lots bi-parentaux sur plusieurs années de production n'a été abordée en France qu'à partir d'un nombre restreint de familles. En 1997, 6 familles bi-parentales ont été produites puis suivies pendant deux années d'élevage dans les sites de Morlaix, Pen Bé et dans la Baie de Bourgneuf. A la fin du premier été, une différence significative de survie entre les familles a été mise en évidence, avec une famille présentant des mortalités importantes dans tous les sites de culture (Pajot *et al.*, 1998). La seconde année, aucune différence significative de mortalité n'a été trouvée entre les 6 familles avec des faibles mortalités dans l'ensemble des sites testés (Pajot *et al.*, 1999).

Dans le cadre de notre étude, le suivi des performances de survie des familles en 2001 indiquait des différences significatives entre les 44 familles de plein-frères et les 17 familles de demi-frères lors de leur première année de testage en mer. Les naissains âgés en octobre d'environ 6 mois pour les familles de la série 3, 7 mois pour les familles de la série 2 et 8 mois pour les familles de la série 1, ont montré des mortalités comprises entre 0,9 % pour la famille F2-8 à Ronce et 83,3% pour la famille F14-54 en RA. De même, il a été montré une différence significative de survie entre les sites avec les meilleures performances de survie en BDV avec en moyenne 6,4 % de mortalité en BDV contre 15,7 % à Ronce et 24,5 % en RA (figure 35).

Afin de connaître le comportement des familles n'ayant pas présenté de mortalité en 2001, plusieurs familles ont été retenues pour être suivies la seconde année de production. Ainsi, 3 « bonnes » familles par série, présentant des survies moyennes en inter-sites supérieures à 93 % en 2001, ont été suivies de nouveau sur les sites de Ronce, RA et BDV pendant l'été 2002 (figure 35). En supplément, 8 familles ayant subi de fortes mortalités ont également été suivies en RA pour savoir si les survivantes d'un lot ayant exprimé de forte mortalité la première année allaient de nouveau subir des mortalités importantes la seconde année. De plus, la comparaison en seconde année des performances des survies de familles ayant montré des phénotypes opposés en terme de survie la première année sera réalisée. Les objectifs de cette expérience, dénommée « TOP CARES » du fait de la présence parmi les

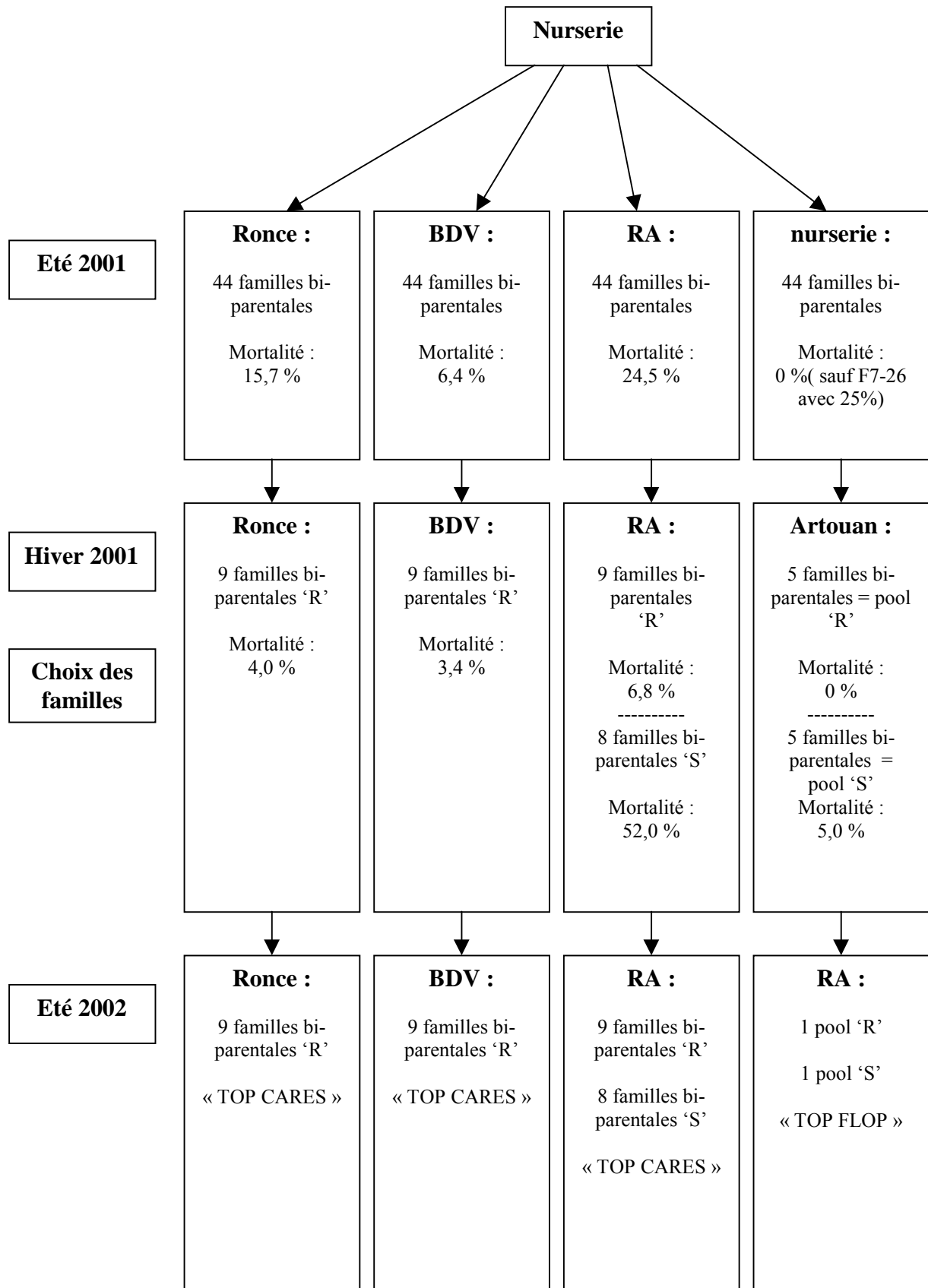


Figure 35 : Schéma représentant le parcours zootechnique en 2001 et 2002 des familles suivies dans le cadre des expériences 1 et 2. Les mortalités correspondent aux valeurs obtenues en octobre 2001.

familles étudiées des meilleures familles en terme de survie (« TOP ») de la caractérisation sur estran (« CARES ») en 2001, sont donc de déterminer après la seconde année d'élevage *in situ* :

- le maintien des performances de survie des familles 'R' sur l'ensemble des sites,
- le comportement des survivantes des familles 'S' en RA,
- le potentiel de mortalité des sites la deuxième année sur des animaux âgés d'environ 18 mois.

Par la suite, les familles n'ayant pas subi de mortalité en 2001 ont été dénommées familles « résistantes », ou 'R', et les familles ayant présenté des mortalités importantes en 2001 ont été appelées familles « sensibles » ou 'S'.

En parallèle, une seconde expérience, nommée « TOP FLOP » pour le suivi des 5 meilleures (« TOP ») et des 5 plus mauvaises (« FLOP ») familles en terme de survie de la série 2 lors de la caractérisation sur estran en 2001, a été menée en RA, identifié comme le site le plus mourant en 2001. A partir d'animaux conservés dans des environnements favorables (aucune exondation, conditions trophiques riches) et qui sont alors indemnes de mortalité la première année, des familles identifiées comme 'R' et 'S' aux mortalités estivales de 2001, ont été mélangées et mises en élevage en RA la seconde année (figure 35). Ce site a présenté en 2001 les plus fortes mortalités pour le naissain, l'objectif étant d'exacerber d'éventuelles différences de survie entre les bonnes et les mauvaises familles. L'objectif principal est de comparer les mortalités en deuxième année des lots 'R' et 'S' conservés indemnes de mortalités la première année.

Les 2 expériences menées ont également permis de comparer les taux de survie en 2002, et les taux de mortalité cumulée des animaux ayant vécu pendant les 2 années sur estran, et des animaux n'y ayant vécu que la seconde année (sur le site de RA).

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Choix des familles

#### ◆ **Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage *in situ* (« TOP CARES »).**

Les familles suivies pendant le second été sur estran ont été choisies en fonction de leurs performances de survie en 2001 dans le site où les mortalités ont été les plus importantes à savoir RA :

- familles 'R' testées à Ronce, RA et BDV :
  - ✓ Série 1 : F2-5 F2-7 F2-8.
  - ✓ Série 2 : F9-34 F9-35 F9-36.
  - ✓ Série 3 : F15-57 F15-58 F15-59.
- familles 'S' testées en RA :
  - ✓ Série 1 : F4-15 F4-16 F5-17.
  - ✓ Série 2 : F7-25 F7-26 F7-27.
  - ✓ Série 3 : F14-55 F16-62.

#### ◆ **Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage *in situ* (« TOP FLOP »).**

Comme pour « TOP CARES », le choix des familles a été effectué en fonction des performances de survie enregistrées sur le site de la RA en 2001. Seules les familles de la série 2 ont été utilisées pour ce suivi réalisé uniquement sur le site de la RA :

- Famille 'R' : F9-34, F9-35, F9-36, F10-39 et F10-40.
- Famille 'S' : F7-25, F7-26, F7-27, F8-29 et F8-32.

### 2.2. Suivi *in situ*

#### ◆ **Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage *in situ* (« TOP CARES »).**

A partir des poches d'huîtres de réserves disposées dans les 3 sites en 2001 en même temps que les demi-poches ayant servi à la caractérisation sur estran des familles, 3 poches ostréicoles par famille 'R' ont été mises en élevage avec des effectifs allant de 103 à 207

huîtres par poche. Pour les familles 'S' en RA, les mortalités ont été très importantes en 2001 avec des taux compris entre 31,3 % et 80,8 %. Par conséquent, les effectifs d'huîtres vivantes dans ces poches de réserves étaient très faibles, et seules 1 à 2 poches par famille (contenant chacune 104 à 246 huîtres) ont été disposées pour ce site. La technique d'élevage utilisée est la même que celle utilisée pendant le premier été, à savoir la culture sur table ostréicole en surélevé.

L'expérience a débuté le 26 mars 2002, et trois points de suivi de la mortalité ont été réalisés les 14 mai 2002, 26 juin 2002 et 09 octobre 2002. Le suivi *in situ* de l'expérience « TOP CARES » a été réalisé par les laboratoires côtiers en charge des 3 sites ateliers MOREST, soit le Laboratoire Conchylicole de Bretagne, le Laboratoire Conchylicole de Normandie et le Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes.

♦ **Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage *in situ* (« TOP FLOP »).**

Une partie de chaque famille a été conservée à la nurserie de Bouin après la mise en élevage des familles sur les 3 sites. En octobre 2001, les naissains des 10 familles sélectionnées n'ont pas présenté de mortalités significatives, exceptée la famille F7-26 avec 25 % de mortalité sur une période de 15 jours en juillet 2001. Le 16 novembre 2001, les naissains ont été transférés en claires ostréicoles à Artouan (Charente-Maritime) jusqu'au début de l'expérience. En raison d'un nombre restreint d'individus, les huîtres des familles 'R' ont été mélangées ainsi que les huîtres des familles 'S'. Pour chaque catégorie de lots 'R' et 'S', 3 poches de 200 huîtres ont été disposées en RA sur des tables ostréicoles, et un suivi mensuel ou bimensuel a été réalisé du 05 avril au 10 octobre 2002. Pour l'expérience « TOP FLOP », le suivi de la mortalité a été réalisé par le Laboratoire Conchylicole de Bretagne.

### **2.3. Analyses statistiques**

Les données de survie ont subi une transformation angulaire par  $\arcsin(\sqrt{\text{survie}})$ , et ont été traitées par analyse de variance par la procédure GLM de SAS<sup>®</sup> afin de tester ces différentes hypothèses :

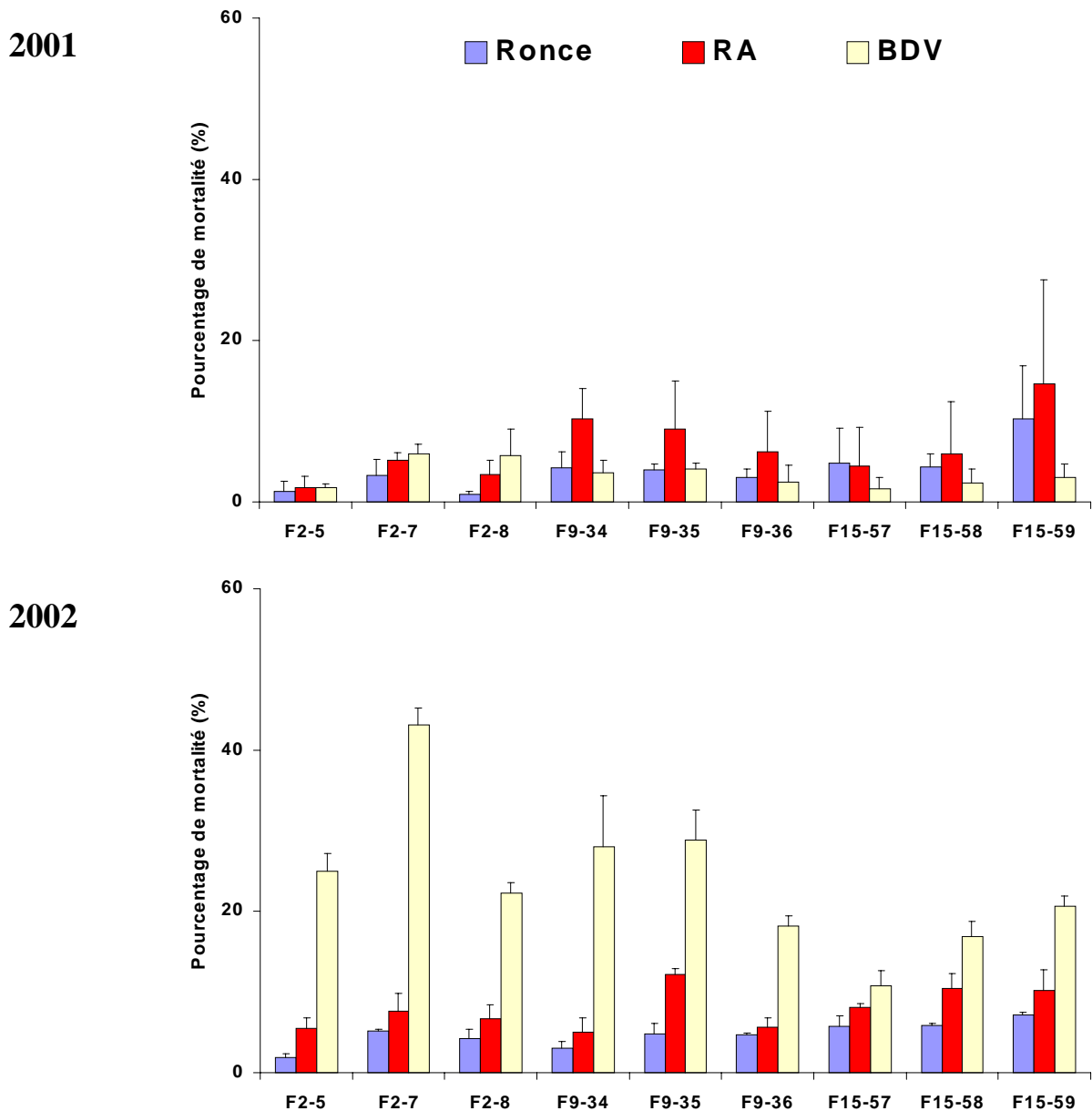
- ◆ **Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage *in situ* (« TOP CARES »).**
  - Existe-t-il une différence de survie entre 2001 et 2002 pour les familles 'R' à Ronce, RA et BDV, et les familles 'S' en RA ?
  - Existe-t-il une différence de survie entre les familles 'R' et 'S' en 2001 et 2002 en RA?
  - Existe-t-il une différence de survie entre les sites pour les familles 'R' en 2001 et en 2002 ?
  - Existe-t-il une différence de mortalité cumulée (2001 et 2002) entre les sites pour les familles 'R'?
  
- ◆ **Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage *in situ* (« TOP FLOP »).**
  - Existe-t-il une différence significative de survie entre les 'R' et 'S' en 2002 en RA et avant leur mise sur site?
  
- ◆ **Comparaison des performances de survie entre les expériences 1 et 2 (« TOP CARES » *versus* « TOP FLOP »).**
  - Existe-t-il une différence significative de mortalité en 2002 (en RA) entre les familles ('R' ou 'S') ayant passé les 2 années sur site et celles préservées indemnes de mortalité en 2001?
  - Existe-t-il une différence significative de mortalité cumulée sur les deux années entre les familles ('R' ou 'S') ayant passé les 2 années sur site et celles préservées indemnes de mortalité en 2001?

Les tests de comparaison entre les sites, entre les années et entre 'R' et 'S' ont été effectués par un test de Duncan via l'option MEANS de la procédure GLM (SAS Institute Inc., 1989).

### 3. Résultats

#### 3.1. Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage *in situ* (« TOP CARES »)

Lors des prélèvements en mai et en juin 2002, les mortalités moyennes relevées dans les sites étaient inférieures à 6 % pour les 'R' (dans les 3 sites) et les 'S' (en RA). Aucun épisode de mortalité important ne s'est donc produit avant la période estivale.



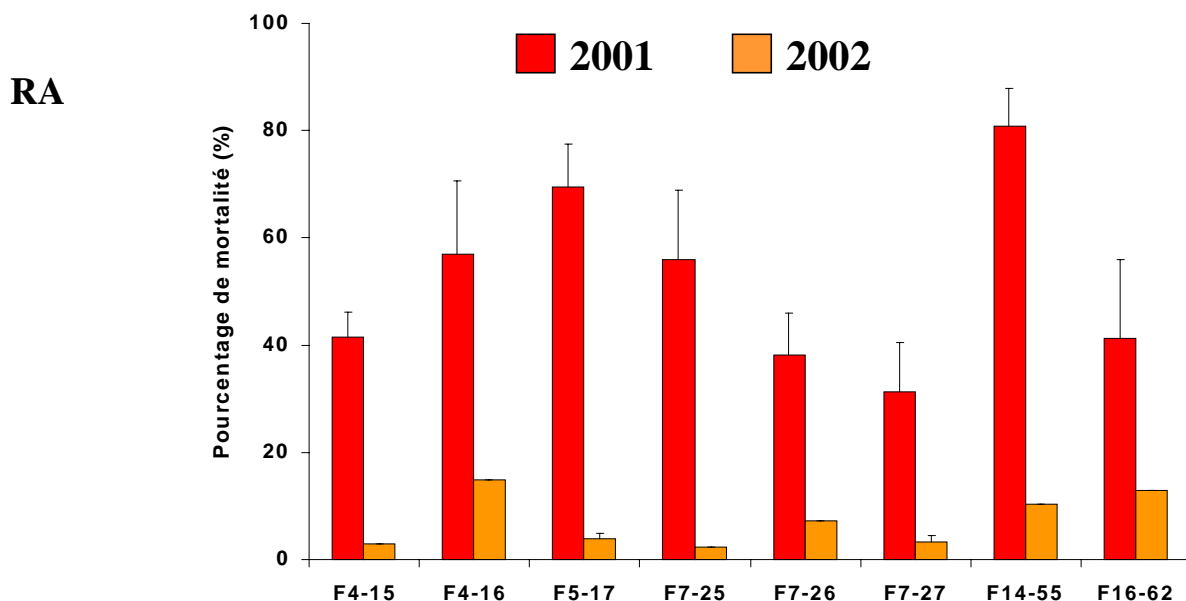
**Figure 36 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des 9 familles 'R' en octobre 2001 et octobre 2002 dans les 3 sites expérimentaux. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys.**



La figure 36 représente les mortalités enregistrées pour les familles 'R' en octobre 2001 et en octobre 2002 dans les 3 sites expérimentaux. Entre 2001 et 2002, aucune différence significative de survie n'a été trouvée à Ronce ( $F = 2,26$ ,  $p = 0,14$ ) et en RA ( $F = 2,61$ ,  $p = 0,11$ ). Par contre en BDV, une différence significative de survie entre 2001 et 2002 a été mise en évidence chez les familles 'R' ( $F = 157,06$ ,  $p < 0,0001$ ) avec des survies plus importantes en 2001. Entre le 26 juin et le 09 octobre 2002, l'ensemble des familles 'R' en BDV a subi des mortalités comprises entre 11 % et 43 %.

En octobre 2001, les mortalités moyennes des 9 familles 'R' étaient de 4 %, 7 % et 3 % respectivement pour Ronce, RA et BDV. Une différence significative de survie entre les sites a été mise en évidence ( $F = 4,53$ ,  $p = 0,02$ ) avec le site de la RA qui présentait des mortalités significativement plus importantes que les 2 autres sites pour des naissains âgés de 6 à 8 mois. A la fin de l'été 2002, les mortalités enregistrées pour ces 9 familles 'R' étaient en moyenne de 5 %, 8 % et 24 % respectivement pour Ronce, RA et BDV. De nouveau, une différence significative de survie entre les sites a été obtenue ( $F = 227,35$ ,  $p < 0,0001$ ) avec des survies significativement plus importantes à Ronce comparées aux 2 autres sites, et une mortalité significativement plus importante en BDV par rapport aux deux autres sites pour du naissain âgé de 18 à 20 mois. Enfin, les mortalités cumulées 2001-2002 des familles 'R' ont été significativement différentes entre les sites ( $F = 18,42$  ;  $p < 0,0001$ ) avec des mortalités cumulées moyennes de 9 %, 14 % et 26 % respectivement à Ronce, RA et BDV.

Pour les familles 'S', une différence significative de survie entre octobre 2001 et octobre 2002 a été constatée ( $F = 59,50$ ,  $p < 0,0001$ ) (figure 37). En effet, les mortalités moyennes enregistrées chez les 8 familles 'S' étaient de 52 % en 2001, alors que les survivantes à ces mortalités de première année ne présentaient plus que 8 % de mortalité la seconde année. En 2001, une différence significative de survie entre les 'R' et les 'S' en RA a été mise en évidence ( $F = 67,29$ ,  $p < 0,0001$ ) avec une survie plus importante pour les familles 'R' (93 %) par rapport aux familles 'S' (48 %). A contrario, il n'existe plus de différence significative de survie en 2002 entre les 'R' et les 'S' sur ce site ( $F = 0,35$ ,  $p = 0,56$ ). La comparaison des mortalités cumulées 2001-2002 des familles 'R' et 'S' en RA montre une différence significative de survie ( $F = 53,94$ ,  $p < 0,0001$ ) avec des survies beaucoup plus élevées pour les familles du groupe sélectionné comme « résistant » (86 %) aux mortalités estivales, comparées aux familles du groupe sélectionné comme « sensible » (45 %).

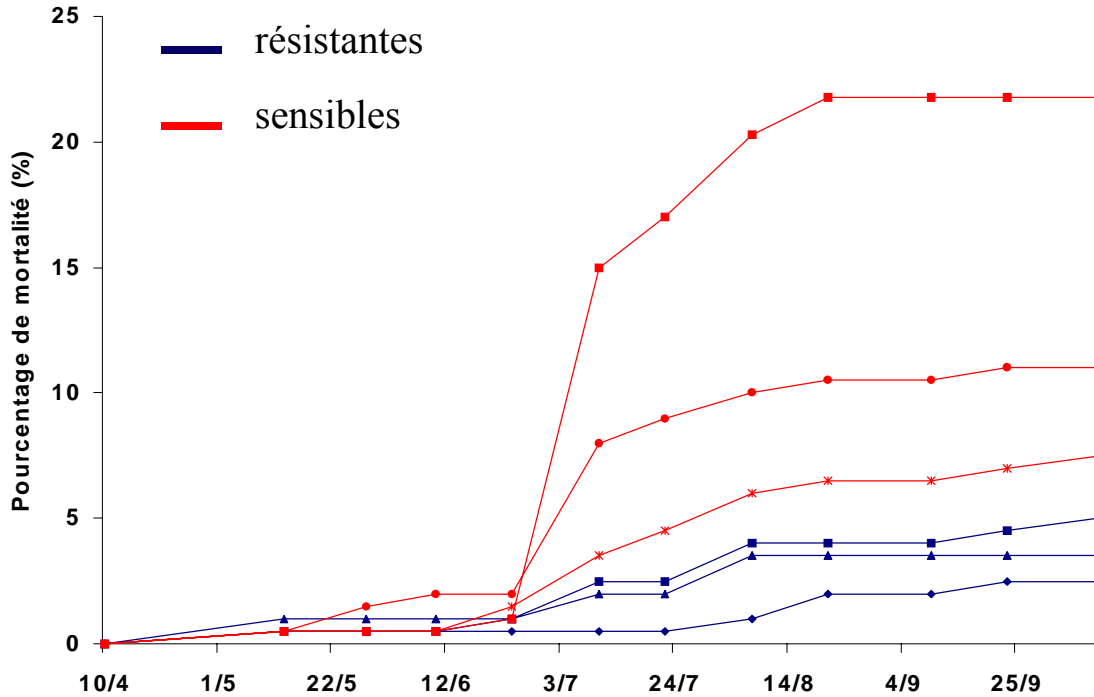


**Figure 37 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des 8 familles ‘S’ en octobre 2001 et octobre 2002 en Rivière d’Auray (RA).**

### 3.2. Expérience 2 : performances de survie la première année d’élevage *in situ* (« TOP FLOP »)

En octobre 2001, une mortalité de 25 % avait été constatée pour la famille F7-26 en nurserie. Malgré cette mortalité, aucune différence significative entre les 5 familles ‘R’ et les 5 familles ‘S’ n’a été relevée ( $F = 1,00$ ,  $p = 0,35$ ) avant la constitution des pools ‘R’ et ‘S’.

La dynamique de la mortalité des lots ‘R’ et ‘S’ en 2002 est représentée en figure 38. En RA, les mortalités se sont produites entre le 24 juin et la fin août 2002 pour atteindre 13,5 % pour le lot ‘S’ et 3,7 % pour le lot ‘R’ en octobre de la même année. Le pic de mortalité s’est produit au début de l’été 2002 entre le 24 juin et le 10 juillet. En octobre 2002, aucune différence significative de survie entre les lots ‘R’ et ‘S’ n’a été mise en évidence ( $F = 7,29$ ,  $p = 0,0541$ ). La comparaison des mortalités cumulées 2001-2002 indique une différence significative de survie entre les lots ‘R’ et ‘S’ ( $F = 18,09$ ,  $p = 0,0131$ ) avec des survies plus importantes pour les lots sélectionnés comme « résistants » (96 %) comparées aux lots sélectionnés comme « sensibles » (81 %).



**Figure 38 : Evolutions de la mortalité moyenne en 2002 des lots 'R' et 'S' en RA pour l'expérience « TOP FLOP ».** Chaque courbe correspond à un réplicat.

### 3.3. Comparaison des performances de survie entre les expériences 1 et 2 (« TOP CARES » et « TOP FLOP »)

La figure 39 représente les mortalités moyennes annuelles ou cumulées des lots 'R' et 'S' pour les 2 expériences en RA. En 2001, une différence significative de survie a été observée entre les lots 'R' de « TOP CARES » et « TOP FLOP » ( $F = 51,51$ ,  $p < 0,0001$ ), ainsi qu'entre les lots 'S' des 2 expériences ( $F = 38,00$ ,  $p < 0,0001$ ), avec les meilleures survies pour les huîtres préservées indemnes de mortalités la première année (à savoir celles utilisées pour « TOP FLOP »). Pour la mortalité annuelle enregistrée en 2002, il a été montré une différence significative de survie entre les lots 'R' de « TOP CARES » et « TOP FLOP » ( $F = 10,10$ ,  $p = 0,0098$ ), les premiers présentant des survies plus faibles que les seconds, alors qu'aucune différence significative entre les lots 'S' de « TOP CARES » et « TOP FLOP » n'a été observée ( $F = 2,68$ ,  $p = 0,14$ ).

La comparaison de la mortalité cumulée indique une différence significative de survie entre les lots 'R' ( $F = 18,85$ ,  $p = 0,0015$ ) et entre les lots 'S' ( $F = 13,96$ ,  $p = 0,0047$ ) des 2 expériences, avec les meilleures survies pour les lots de l'expérience « TOP FLOP ».

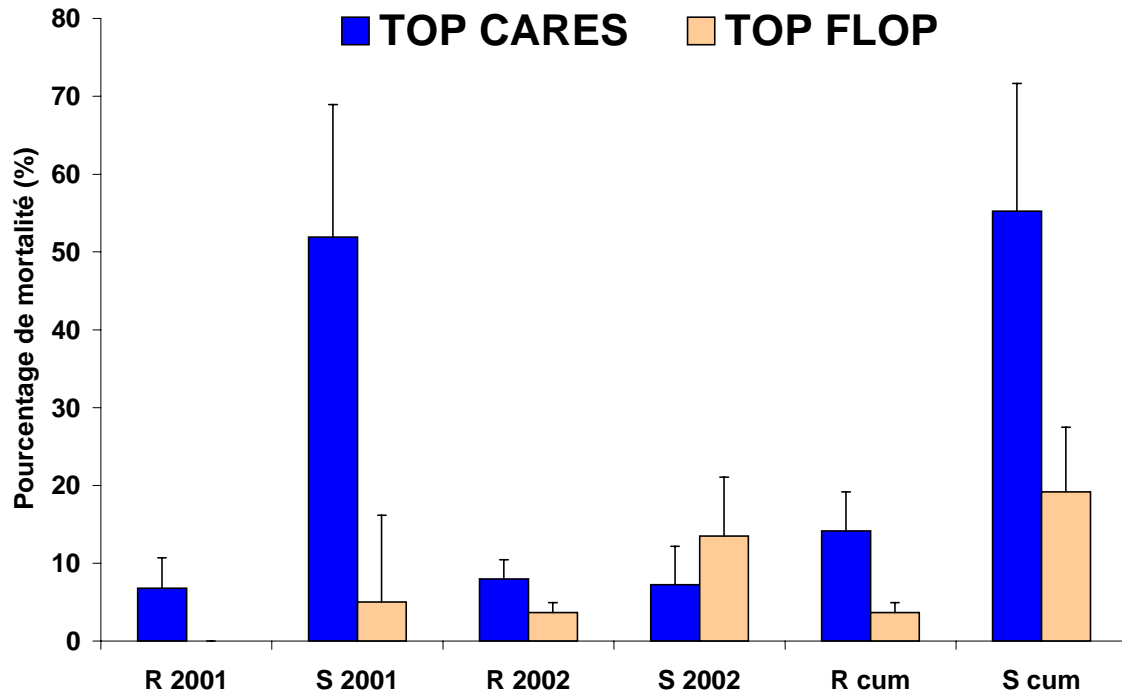


Figure 39 : Mortalités moyennes annuelles (%) et écart-types des lots ‘R’ et ‘S’ en 2001 et 2002, et mortalités cumulées (%) et écart-types des lots ‘R’ et ‘S’ des deux expériences « TOP CARES » et « TOP FLOP » en Rivière d’Auray. Cum = mortalités cumulées.

## 4. Discussion

### 4.1. Expérience 1 : performances de survie la seconde année d'élevage *in situ* (« TOP CARES »)

Les mortalités constatées chez les familles 'R' à Ronce et en RA la seconde année ont été faibles de l'ordre de 5 à 8 % en moyenne permettant de démontrer **le maintien des bonnes performances de survie des familles 'R'** sur ces sites, sachant que ceux ci avaient été choisis pour leur potentiel de mortalité élevé chez les juvéniles. L'étude de Glude (1975), abordant le suivi de la mortalité inter-annuelle, n'a pas montré une mortalité faible dans les deux premières années d'élevage dans des sites caractérisés pour leur fort potentiel de mortalité. De même, Imai *et al.* (1968) ont observé une mortalité annuelle de près de 50 % pour des animaux âgés de 2 ans.

En 2002, les familles 'S' ont montré un bon comportement en terme de survie. En effet, les animaux ayant survécu à l'épisode de mortalité de 2001 en RA n'ont subi que 7,6 % de mortalité la seconde année de production. Ces résultats des 8 familles 'S' confirment celui obtenu par Pajot *et al.* (1998) à partir d'une seule famille. Ainsi les mortalités cumulées des familles 'S' en RA après les 2 ans d'élevage s'élevaient à 55 % (figure 39), et 94 % de cette mortalité a eu lieu la première année, confirmant les travaux de Garcia-Esquivel *et al.* (2000). Par conséquent, en terme de gestion de cheptels, il apparaît relativement intéressant pour la profession ostréicole de conserver les lots ayant présenté de fortes mortalités la première année, car les animaux survivants ne présenteront plus de mortalité significative l'année suivante.

Dans notre étude, aucune différence significative de survie entre les familles 'R' et les familles 'S' n'a été constatée la seconde année de production en RA. En effet, une grande partie des mortalités s'est produite en première année entraînant une différence significative entre les groupes 'R' et 'S' en 2001 mais pas en 2002. **Il en résulte donc qu'une sélection intra-famille des huîtres s'effectue pendant les premiers mois d'élevage et pourrait s'apparenter à une 'purge' en première année.**

Dans le cadre du réseau REMORA, 2 classes d'âges sont suivies annuellement depuis 1993 à savoir les juvéniles (<1an) et les adultes (>2 ans) (Fleury *et al.*, 2001b). En BDV, les juvéniles ont montré une mortalité annuelle de 15 % et 11 % respectivement pour 2001 et 2002, alors que les mortalités enregistrées chez les adultes ont été plus importantes avec 31 % et 17 % respectivement pour 2001 et 2002 (Fleury *et al.*, 2003a ; Fleury *et al.*, 2003b). Ce site est donc caractérisé par des mortalités qui touchent de façon plus importante les animaux de classe d'âge supérieure, alors qu'à Ronce et en RA, les mortalités affectent de façon préférentielle les juvéniles. En BDV, les familles 'R' ont subi des mortalités importantes avec en moyenne 24 % de taux de mortalité en 2002. Les naissains des 9 familles suivies n'avaient pas présenté de mortalités significatives sur ce site en première année de culture avec une moyenne de 3 % de taux de mortalité. Nos résultats confortent donc ceux obtenus dans le cadre de REMORA. **L'importance de l'origine génétique des lots et les caractéristiques environnementales des sites sont donc des facteurs importants à prendre en considération pour le suivi inter-annuel de cheptels.**

Une des facteurs pouvant expliquer ce phénomène de mortalité plus importante en BDV comparé aux deux autres sites est la reproduction. En effet, le cycle de mise en réserve du glycogène dans les cellules vésiculeuses chez *C. gigas* montre qu'en période de maturité sexuelle, ces cellules sont tournées vers un métabolisme de mobilisation des réserves et présentent un taux très bas de glycogène. L'effort de reproduction associé à une période de croissance active s'avère donc plus coûteux d'un point vue énergétique, et fragilise les animaux qui sont alors plus sensibles à des stress du milieu. Heude-Berthelin (2000) a montré que les huîtres de Marennes-Oléron sont caractérisées par une émission totale des gamètes alors qu'en Normandie, l'émission des gamètes n'est que partielle. Des décalages dans le développement de la gonade et la constitution des réserves ont été mises en évidence en fonction des conditions environnementales. Ces décalages peuvent être une des causes responsables des mortalités plus importantes relevées dans le cas de notre étude en BDV. La seconde hypothèse explicative des mortalités importantes relevées en BDV est le facteur trophique. Dans la littérature, les sites de Marennes-Oléron et la Rivière d'Auray ont été caractérisés par de faibles niveaux trophiques (Fauray *et al.*, 1999 ; Fauray et Geairon, 2001a,b ; Allenou *et al.*, 2002), alors que le site de la BDV est caractérisé par un fort potentiel trophique (Ropert, 1999). Dans le cadre du programme MOREST, Ropert *et al.* (2003) ont conservé une partie d'un lot d'huîtres adultes en BDV (témoin BDV), puis transféré l'autre partie de la BDV le 25 avril 2002, c'est à dire avant le bloom phytoplanctonique, sur la côte ouest du

Cotentin, milieu à faible potentiel trophique. Le 05 septembre 2002, une partie des huîtres transférées en côte ouest a été de nouveau remise en élevage en BDV (lot transfert), l'autre partie restant sur la côte ouest (témoin côte ouest). A la fin de l'expérience le 17 octobre 2002, les mortalités enregistrées étaient de 2,4 % pour le témoin côte ouest, 2,7 % pour le lot transfert et 23,9 % pour le lot témoin BDV resté pendant toute l'expérience en BDV. Le pourcentage de mortalité obtenu dans le cadre de cette expérience pour le témoin BDV est en parfait accord avec nos résultats concernant les familles 'R', montrant que **la mortalité en 2002 pour les huîtres âgées de 18 à 20 mois serait la conséquence du facteur trophique élevé en BDV. Ce site est donc caractérisé par une sensibilité accrue aux mortalités estivales pour les cheptels de 18 mois comparé aux cheptels de moins d'un an.**

#### **4.2. Expérience 2 : performances de survie la première année d'élevage *in situ* (« TOP FLOP »)**

En octobre 2002, les mortalités du lot 'S' étaient supérieures à celles du lot 'R' mais aucune différence significative de survie n'a été observée entre les deux catégories de cheptels. Ce résultat s'explique par une mortalité anormale pour l'une des poches répliquées pour le lot 'S' augmentant la variance pour ce lot. Le suivi de ces 2 lots a été poursuivi jusqu'en décembre 2002, et une différence significative de survie entre les lots a été observée avec des mortalités de 3,8 % et 14,3 % respectivement pour les lots sélectionnés comme « résistants » et « sensibles » aux mortalités estivales (Bédier, 2003). L'hypothèse retenue pour expliquer des mortalités plus importantes pour le lot 'S' par rapport au lot 'R' est que pour ces animaux préservés indemnes de mortalité la première année, la variabilité familiale est complète en début de l'expérience. Les huîtres du lot 'S' expriment donc un 'potentiel' de mortalité plus important que les familles 'R' du fait de leur génotype « sensible ». **En préservant ces cheptels indemnes de mortalité la première année, la 'purge' n'a pas eu lieu. La seconde année, cette dernière a tendance à s'exprimer de manière beaucoup plus faible.**

Dans le cadre de l'expérience « TOP FLOP » du programme MOREST, des suivis de la gamétogenèse, de la composition biochimique, de la charge énergétique, de la composition de l'hémolymphe et de la force du muscle adducteur, ont été également réalisés sur les lots 'R' et 'S'. L'un des principaux résultats montre une stratégie différente d'effort de reproduction et de ponte entre les lots 'R' et 'S'. Les huîtres appartenant au groupe 'R'

allouent moins d'énergie au compartiment germinal que les huîtres 'S'. Elles présentent une ponte complète à la fin août 2002 contrairement aux huîtres 'S' où la ponte n'est que partielle (Enriquez-Diaz *et al.*, 2003 ; Moal *et al.*, 2003). Dans la littérature, la reproduction est fréquemment associée aux épisodes de mortalités estivales (Perdue, 1983 ; Soletchnik *et al.*, 1996 ; Gouletquer *et al.*, 1998 ; Heude-Berthelin *et al.*, 2000), et l'importance de la composante génétique pendant la gamétogenèse a également été démontrée (Perdue *et al.*, 1981 ; Hershberger *et al.*, 1984). **L'expérience « TOP FLOP » confirme l'implication de la reproduction dans le phénomène des mortalités estivales en mettant en évidence l'importance de l'origine génétique dans la stratégie de reproduction.**

#### **4.3. Comparaison des performances de survie entre les expériences 1 et 2 (« TOP CARES » versus « TOP FLOP »)**

La composition familiale des deux groupes 'R' et 'S' pour les expériences « TOP CARES » et « TOP FLOP » ne sont pas strictement identiques. Cependant les familles ont été choisies en fonction de l'intensité de la mortalité mesurée en élevage sur estran en 2001, et sont donc tout à fait comparables de ce point de vue. De plus, la comparaison des taux de mortalité des 5 familles « sensibles » utilisées pour « TOP FLOP » et des 8 familles « sensibles » utilisées pour « TOP CARES » en RA n'a montré aucune différence significative de survie en octobre 2001 ( $F=0,03$ ,  $p=0,87$ ).

En 2002, les mortalités ont été deux fois plus importantes pour les huîtres 'R' ayant vécu la première année en RA (8 %), comparées à celles des huîtres 'R' préservées indemnes de mortalité la première saison (4 %)(figure 39). La mortalité observée chez les 'R' de « TOP CARES » en deuxième année est équivalente à celle de l'année précédente (7 %). Par conséquent, les huîtres 'R' subissent une mortalité annuelle constante de 7 à 8 % sur estran en RA. Cette mortalité peut être diminuée à 4 % la seconde année lorsque les cheptels ont été préservés dans un meilleur environnement la première année (ressource trophique *ad libitum*, températures inférieures à 19°C, temps d'immersion important...). Le parcours zootechnique des huîtres pendant le cycle d'élevage est donc un paramètre important influençant de façon significative la survie des cheptels. **Notre expérience montre qu'une optimisation de ce parcours en première année permet d'obtenir un gain dans les performances de survie des huîtres après deux années d'élevage.**



Par contre pour les familles 'S', les mortalités relevées en 2002 chez les individus préservés indemnes de mortalité sont deux fois plus élevées comparées à celles des huîtres ayant vécu la première année sur estran (figure 39). Cette particularité provient du fait que les huîtres 'S' préservées en première année des mortalités estivales possèdent encore la seconde année toute la variance familiale, et qu'aucune sélection via les épisodes de mortalités n'a réduit cette variabilité en 2001. De ce fait, une proportion plus importante d'huîtres 'S' a subi une mortalité en 2002, alors que les huîtres ayant subi la sélection de première année ont montré une mortalité équivalente aux familles 'R'. Il est à noter que les mortalités observées pour les familles 'S' en 2002 (14 %) pour les animaux préservés des mortalités en première année sont beaucoup plus faibles que les mortalités relevés en 2001 (52 %) sur ces mêmes familles en RA. **Ce résultat met en évidence une sensibilité accrue aux mortalités estivales pour les cheptels de moins d'un an comparé aux cheptels de 18 mois en RA.**

Les mortalités cumulées en 2002 des lots 'R' et 'S' sont plus importantes pour les lots présents les deux années en RA (figure 39), alors que l'intensité des mortalités est 4 fois plus faible pour les lots 'R' et 3 fois plus faible pour les lots 'S' préservés indemnes de mortalités en 2001. **En conséquence, le fait de préserver la première année des cheptels dans des zones propices à une bonne survie (ressource trophique ad libitum, température inférieure à 19°C, temps d'immersion important...) permet l'année suivante d'obtenir de très bons résultats de survie dans un site reconnu à fort risque de mortalité. L'origine des lots est également à prendre en considération avec de meilleures survies pour les lots sélectionnés comme « résistant ».** Par conséquent, en terme de gestion des cheptels, il est possible pour un professionnel de mettre des huîtres au stade naissain dans un environnement favorable à une bonne survie la première année, puis de disposer l'année suivante ces lots dans des zones caractérisées à fort risque de mortalité, sans qu'ils ne subissent des mortalités importantes quelle que soit l'origine génétique du lot.

Dans le cadre du réseau REMORA, les sites ne sont pas sélectionnés en fonction de ces critères de « risque » de mortalité chez les juvéniles. Par exemple à Marennes-Oléron, les lieux d'élevage des juvéniles ne sont pas les lieux choisis par les professionnels pour cette fonction (Gouilletquer, com. pers.). Nos résultats montrent clairement l'importance du site d'élevage et du parcours zootechnique des cheptels, indiquant qu'une optimisation des réseaux de surveillance est à envisager.

## 5. Conclusion

Après deux années de culture, les mortalités cumulées en intra-site étaient de 9 % à Ronce, 14 % en RA et 26 % en BDV pour les familles 'R' contre 55 % pour les familles 'S' en RA. Pour les animaux préservés indemnes de mortalités la première année, l'intensité des mortalités cumulées en RA est réduite de 14 % à 4% pour les lots 'R' et de 55 % à 19 % pour les lots 'S'.

A Ronce et en RA, le maintien des performances de survie des familles 'R' en 2<sup>ème</sup> année confirme la résistance de ces familles aux phénomènes des mortalités estivales. Le suivi des familles 'S' en RA montre une sélection des animaux les plus sensibles en première année d'élevage (2001), et les survivants à cette épisode de mortalité, présentent la seconde année d'aussi bonnes survies que les huîtres des familles 'R'.

Enfin, l'importance des sites de culture est de nouveau mise en évidence avec des mortalités plus conséquentes la seconde année chez les familles 'R' en BDV (24 %) contre moins de 8 % à Ronce et RA. Il eût été intéressant de suivre en parallèle le comportement des familles 'S' sur ce site afin de connaître l'intensité des mortalités pour ces familles "sélectionnées".

En 2003, dans le cadre de MOREST, une expérience supplémentaire (« BERAY » pour comparaison de la mortalité et de la reproduction en Baie des Veys et Rivière d'Auray) a pour but de suivre des lots sélectionnés de la seconde génération comme « résistants » et « sensibles » aux mortalités estivales. Les cheptels suivis en 2003 correspondent à des pools des familles 'R' ou 'S' de la seconde génération ayant subi des mortalités en 2002 sur estran (« TOP CARES G2 » et « FLOP CARES G2 »), et préservés indemnes de mortalités en 2002 (« TOP G2 » et « FLOP G2 »). En supplément en troisième génération, des pools sélectionnés comme 'R' et 'S', âgés d'environ 4 mois lors de la mise en élevage, ont également été suivis en 2003. Les taux de survie de ces cheptels seront comparés à ceux de la seconde génération.

Partie III :  
Seconde génération : réponse à la  
sélection pour la survie du naissain  
de l'huître creuse *Crassostrea gigas*



*Demi-poches ostréicoles utilisées dans le cadre de la caractérisation sur estran  
des cheptels MOREST*



---

## **PARTIE III : Seconde génération : réponse à la sélection pour le caractère survie du naissain de l’huître creuse *Crassostrea gigas***

---

### **A. Introduction**

L’amélioration génétique a été largement documentée en aquaculture (Newkirk, 1980 ; Fjalestad *et al.*, 1993 ; Hulata, 2001). Chez les huîtres, une grande majorité des programmes de sélection abordent l’amélioration du taux de croissance et/ou du poids total, la sélection pour la résistance à des maladies, ou encore la forme et la couleur de la coquille (voir pour revue Sheridan, 1997).

Concernant l’amélioration de la survie chez les huîtres, il a été observé dans le milieu naturel que certains stocks d’huîtres ont présenté des survies élevées lors d’épisodes de mortalités. A partir de 1915, des mortalités massives déclenchées par une maladie dont l’étiologie est encore inconnue, ont entraîné une réduction importante de la production ostréicole dans la baie de Malpeque (Canada) (Needler et Logie, 1947). Ces auteurs ont observé que certains stocks d’huîtres étaient résistants à ces mortalités, entraînant une reconstitution naturelle de la population de la baie dans les années suivantes malgré la présence permanente de l’agent infectieux. Des pertes importantes causées par le protiste *Haplosporidium nelsoni* ont affecté *Crassostrea virginica* dans la baie du Delaware (USA) à la fin des années 1950 (Haskin *et al.*, 1966). Haskin et Ford (1979) ont également observé une reconstitution de la population naturelle de la baie par les individus survivants à ces épisodes de mortalité. Par conséquent, certains stocks montrent des résistances à certains épisodes de mortalités. Ford et Haskin (1987) ont donc procédé à une sélection artificielle en laboratoire pour améliorer le taux de survie de *C. virginica* à l’infection par *H. nelsoni*. Une amélioration graduelle de la survie a été obtenue au cours des générations passant de 36 % en première génération à 68 % en cinquième génération après une période d’exposition de 2,5 ans pour le groupe sélectionné comme résistant à *H. nelsoni*, alors que le groupe non sélectionné a subi des mortalités de 92 %. *In situ*, le suivi d’un lot sélectionné résistant à MSX et d’un lot « contrôle » dans la baie de Chesapeake entre 1988 et 1989 a révélé que le premier groupe avait une prévalence à la maladie de 0 à 4 %, alors que le contrôle présentait une prévalence beaucoup plus importante de l’ordre de 36 à 60 % (Chintala et Fisher, 1991). Les mêmes résultats ont été observés pour des lots sélectionnés au parasite *Bonamia ostreae* chez *Ostrea edulis*. Elston *et al.* (1987b) ont ainsi obtenu après 46 semaines d’expérimentation *in situ*, une

mortalité de 26 % pour les huîtres sélectionnées comme résistantes alors que le témoin a montré une mortalité de 99 %. Naciri-Graven *et al.* (1998) ont trouvé qu'après 3 générations de sélection pour améliorer la résistance de l'huître plate à *Bonamia ostreae*, les taux de survie étaient 4 fois supérieurs comparés au témoin après 20 mois d'expérimentation *in situ*, et une différence significative dans la prévalence à ce parasite. De même, Baud *et al.* (1997) ont montré chez *O. edulis* des meilleures croissances et survies pour le groupe sélectionné pour la résistance à *B. ostreae* comparé au contrôle en l'absence de pression de sélection par le parasite. Ces résultats suggèrent en général que la sélection pour la résistance aux maladies entraîne une augmentation de la tolérance aux stress.

Des améliorations de la survie ont été également démontrées dans des programmes de sélection visant à améliorer la croissance. Newkirk et Haley (1983) ont entrepris un programme de sélection pour améliorer la croissance chez *Ostrea edulis*. Les résultats obtenus en seconde génération n'indiquent aucune différence de croissance entre les lots sélectionnés et le témoin, mais une amélioration significative de la survie a été observée pour les lots sélectionnés. De la même manière, il a été montré chez *C. virginica* que l'intensité des mortalités provoquées par la JOD (Juvenile Oyster Disease) peut être minimisée pour du naissain ayant une taille supérieure à 25 mm au moment de l'exposition à la JOD (Davis et Barber, 1994 ; Barber *et al.*, 1996). Des programmes de sélection visant à améliorer la croissance de *C. virginica* ont donc été réalisés afin que les huîtres atteignent plus rapidement la taille « refuge » de 25 mm. Les résultats de ces études indiquent une réduction de la mortalité des huîtres sélectionnées d'après leur performance de croissance comparée au contrôle (Barber *et al.*, 1998 ; Davis et Barber, 1999), suggérant une base génétique pour la tolérance à la maladie.

Concernant l'amélioration de la survie en période estivale, des mortalités massives en laboratoire ont été déclenchées chez *Crassostrea gigas* pour des températures de l'eau supérieures à 18°C et à des niveaux trophiques riches (Lipovsky et Chew, 1972). Dans le milieu naturel, les mortalités estivales se produisent lorsque la température de l'eau de mer est élevée (Koganezawa, 1975 ; Gouletquer *et al.*, 1998 ; Cheney *et al.*, 2000) et dans des milieux trophiques riches (Glude, 1975). Beattie *et al.* (1980) ont donc proposé un schéma de sélection basé sur des challenges thermiques appliqués aux géniteurs ce qui a permis de montrer une amélioration significative de la survie chez les descendants. Les mortalités moyennes obtenues en troisième génération étaient comprises entre 13 et 23 % pour les familles sélectionnées contre 62 % pour le contrôle (Hershberger *et al.*, 1984). Pour *C.*

*virginica*, des huîtres ayant subi un choc thermique acquièrent une thermotolérance pendant les deux semaines qui suivent le choc thermique (Shamseldin *et al.*, 1997 ; Clegg *et al.*, 1998). Ainsi, ces auteurs ont proposé la possibilité d'améliorer la survie sur estran en période estivale via l'application de stress thermique.

Malgré toutes ces expériences, aucun programme de sélection visant à améliorer la survie en période estivale n'a été réellement développé, et l'héritabilité réalisée de la survie n'a jamais été déterminée. Or d'après nos résultats acquis en 2001, il a été montré des différences significatives de mortalités pendant la période estivale entre familles de plein- et demi-frères en première génération (G1). De plus, certaines familles de demi-frères ont présenté des mortalités élevées dans l'ensemble des sites testés, indiquant une base génétique forte pour ce caractère ( $h^2 = 0,81 \pm 0,29$ ). A partir de familles sélectionnées pour les performances de survie en G1, la production d'une seconde génération a été entreprise. Six familles G1 « résistantes » et 6 familles G1 « sensibles » au phénomène des mortalités estivales ont été retenues pour la constitution de la seconde génération. Celle-ci est constituée d'une part d'une sélection divergente hors consanguinité, et d'autre part d'une sélection divergente faisant intervenir le facteur consanguinité. L'objectif principal de cette partie est de déterminer la réponse à la sélection pour déterminer si l'amélioration de la survie des juvéniles chez *C. gigas* est réalisable par la mise en place de programme de sélection.

Dans la suite de cette partie, la sélection divergente hors consanguinité sera nommée lignée haute ('R') et lignée basse ('S'), et la sélection divergente avec consanguinité sera nommée lignée consanguine haute (LCH) et lignée consanguine basse (LCB).

## B. Sélection divergente : production et caractérisation sur estran en 2002

### 1. Introduction

La réponse à la sélection peut-être obtenue soit après plusieurs générations de sélection comme chez *Barbodes gonionotus* (Hussain *et al.*, 2002), *Ictalurus punctatus* (Rezk *et al.*, sous presse), *Penaeus stylirostris* (Goyard *et al.*, 2002), soit après seulement une génération de sélection comme chez *Penaeus japonicus* (Hetzl *et al.*, 2000), *Litopenaeus vannamei* (Argue *et al.*, 2002), *Ostrea edulis* (Newkirk et Haley, 1982 ; Toro et Newkirk, 1990) et *Argopecten ventricosus* (Ibarra *et al.*, 1999) ou pour le rendement chez *Crassostrea gigas* (Langdon *et al.*, 2003). Toutes ces études abordent la croissance en poids total exceptée la dernière où il s'agit du rendement.

Chez la crevette *Penaeus japonicus*, l'héritabilité réalisée obtenue par la régression parent-enfant est de 27,7 % pour le poids total à 6 mois indiquant une réponse à la sélection modérée (Hetzl *et al.*, 2000). Chez *Ostrea edulis*, la réponse à la sélection a été décrite à de nombreuses reprises pour la croissance. Newkirk et Haley (1982) ont trouvé une réponse à la sélection positive avec pour le groupe sélectionné, un gain de poids total à l'âge de 2 ans de 23 % par rapport au contrôle. Pour la seconde génération, la réponse à la sélection est aussi positive mais les descendants sélectionnés ont un poids total moyen à peine supérieur au témoin (Newkirk et Haley, 1983). De même, Toro et Newkirk (1990) ont obtenu à partir des performances de croissance de 24 familles chez *O. edulis* une réponse à la sélection positive et des héritabilités estimées pour le poids total comprises entre  $0,14 \pm 0,12$  à 6 mois et  $0,24 \pm 0,20$  à 18 mois. Ces auteurs ont également démontré des corrélations génétiques fortes entre le poids total et la longueur de la coquille à 6 et 18 mois, et des héritabilités estimées de la longueur de la coquille de  $0,11 \pm 0,04$  et  $0,19 \pm 0,07$  respectivement à 6 et 18 mois.

D'après ces quelques exemples aquacoles, les estimations de l'héritabilité réalisée abordent toutes des caractères liés à la croissance. Langdon *et al.* (2003) ont également obtenu l'héritabilité réalisée pour le rendement chez *Crassostrea gigas*, mais à l'heure actuelle, l'héritabilité réalisée de la survie n'a jamais été obtenue. Pour la réalisation d'une sélection divergente, les parents sélectionnés sont ceux présentant des phénotypes extrêmes pour le caractère étudié. Or si la sélection vise à améliorer la survie, les animaux morts ne peuvent servir de géniteurs pour la réalisation d'une lignée basse. De même, les résultats peuvent être biaisés pour la lignée basse si les parents utilisés pour les familles 'sensibles' sont des



animaux ayant survécu aux épisodes de mortalités. C'est pourquoi, l'originalité de notre expérience a tout d'abord consisté pendant la caractérisation des familles de première génération sur estran en 2001 à préserver des animaux de tous les épisodes de mortalités dans un environnement considéré comme favorable à de bonnes survies (débit important, milieu trophique riche, aucune émergence, nettoyage quotidien...). La sélection familiale dans notre étude apparaît donc plus importante que la sélection individuelle, car la sélection vise à diminuer les performances de survie pour la lignée basse.

Les estimations de l'héritabilité de la survie chez *Crassostrea gigas* en période estivale sont comprises entre 0,52 et 2,66 en intra-série pour une moyenne de 1,65 en inter-séries pour la méthode des caractères à seuil, et entre  $0,23 \pm 0,35$  et  $1,21 \pm 0,57$  en intra-série pour une moyenne en inter-séries de  $0,81 \pm 0,29$  pour la méthode ASReml. Ces estimations obtenues à partir du naissain de première génération testé dans les 3 sites ateliers en 2001 montrent l'importance de la variance génétique additive. Afin d'estimer les possibilités de sélectionner à plus long terme des individus présentant une résistance aux phénomènes des mortalités estivales en France, une sélection divergente a été réalisée en seconde génération, et correspond en réalité à la première génération de la sélection. A partir de la sélection divergente, la réponse à la sélection peut-être déterminée dès cette première génération de sélection pour la survie.

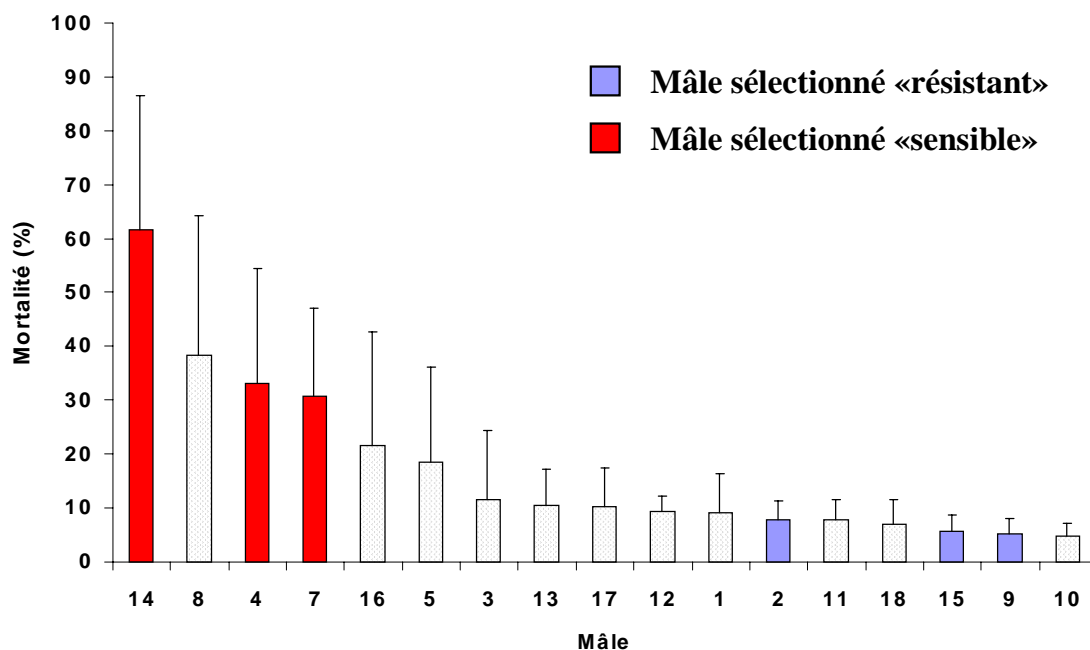
Les familles ayant présenté des performances extrêmes de survie en 2001 ont été sélectionnées pour la constitution d'une lignée haute et d'une lignée basse pour le caractère survie. Les lots des 2 lignées ont ensuite été testés dans les 3 sites ateliers selon le même protocole expérimental utilisé en 2001, et l'héritabilité réalisée a été obtenue par une régression parent-enfant. En choisissant les phénotypes extrêmes en première génération, la variance de la variable indépendante, à savoir ici la survie, est augmentée (Hill, 1972). Ceci permet alors d'obtenir plus d'information à propos de la régression (Falconer, 1981), et améliore la précision de l'estimation de l'héritabilité par une diminution de l'écart-type (Hill et Thompson, 1977).

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1. Choix des géniteurs**

Suite aux performances de survie de la première génération enregistrées en 2001 dans les 3 sites expérimentaux (figure 40), la meilleure et la plus mauvaise famille de demi-frères

pour chaque série ont été retenues, sachant que chaque famille de demi-frères comprenait au minimum 3 familles de plein-frères. Ainsi, les familles issues des mâles 2, 9 et 15 ont été retenues comme étant les « meilleures » de leur série respective, et la famille de demi-frères issue du mâle 7 a été choisie comme étant la « plus mauvaise » de la série 2 en terme de survie. Ensuite, les familles de demi-frères issues des mâles 4 et 14, représentées sur estran chacune par 2 familles de plein-frères, ont également été retenues comme étant les moins performantes des séries 1 et 3 respectivement en terme de survie. Le fait de choisir les familles de demi-frères composées de 3 familles de plein-frères permet de s'assurer du caractère « résistant » et « sensible » des familles retenues. Dans la suite de ce chapitre, les familles sélectionnées n'ayant pas ou peu subi les mortalités estivales de 2001 ont été dénommées familles « résistantes », ou 'R', et les familles sélectionnées comme ayant présentées des mortalités importantes en 2001 ont été appelées familles « sensibles » ou 'S'.



**Figure 40 : Pourcentages de mortalités moyens (%) et écart-types des familles de demi-frères en inter-sites en octobre 2001.** Les bars verticales en rouge correspondent aux familles de demi-frères sélectionnées comme « sensibles » aux mortalités estivales et utilisées pour la constitution de la lignée basse de la sélection divergente, et les bars verticales en bleue correspondent aux familles de demi-frères sélectionnées comme « résistantes » aux mortalités estivales et utilisées pour la constitution de la lignée haute de la sélection divergente.

Suite à la sélection des familles de demi-frères, 2 familles de plein-frères par famille de demi-frères ont été retenues. Pour les familles de demi-frères composées de 3 familles de

plein-frères, les deux meilleures familles pour les ‘R’ et les deux moins bonnes pour les ‘S’ en terme de survie ont été sélectionnées pour la réalisation des 2 lignées de la sélection divergente. En supplément des familles sélectionnées pour constituer les 2 lignées de la sélection divergente, les pools d’écloserie produits pour chaque série en 2001 ont également été retenus afin de former de nouveaux témoins.

## 2.2. Parcours zootechniques des géniteurs

Pour chaque famille et pool de la première génération, 500 individus ont été conservés à la nurserie de Bouin (LCPL) en 2001 pour grossissement intensif afin d’obtenir des animaux aptes à se reproduire dès l’âge de 9 mois. Ces animaux, **indemnes de toute mortalité**, ont été mis en élevage sur estran dans le bassin de Marennes-Oléron de fin septembre à mi-janvier afin de varier l’apport trophique qui est mono-spécifique à Bouin. Le 17 janvier 2002, aucune mortalité n’est constatée et 60 individus par lot ont été récupérés pour être conditionnés en salle de maturation à l’écloserie du Laboratoire de Génétique et Pathologie de La Tremblade.

## 2.3. Plan de croisements

Les croisements ont eu lieu le 18 mars 2002 avec la constitution de 12 lots pour la lignée haute ‘R’ (tableau 25) et 12 lots pour la lignée basse ‘S’ (tableau 26). Afin de représenter au mieux chaque lot, 27 mâles et 26 femelles en moyenne (fonction des sex-ratios) ont été utilisés pour chaque croisement. Afin d’éviter les effets maternels, les croisements entre familles ont été réalisés dans les deux sens possibles (exemple : lot 1 : femelles F9-35 \* mâles F2-5 et femelles F2-5 \* mâles F9-35 puis mélange des deux sous-lots 30 minutes après fécondation). Dans la suite de ce chapitre, les 12 lots issus des parents sélectionnés ‘R’ seront dénommés lots ‘R’ ou lignée haute, et les 12 lots issus des parents sélectionnés ‘S’ seront dénommés lots ‘S’ ou lignée basse.

En supplément, 3 lots témoins diploïdes (2N) ont été réalisés à partir des pools d’écloserie de 2001 en croisant les pools en inter-séries (pool de la série 1 \* pool de la série 2...). Un lot triploïde (3N) a également été constitué à partir d’un croisement entre les femelles des pools 1, 2 et 3 et trois mâles tétraploïdes.

Comme l’année précédente, les 24 lots de la sélection divergente ont été placés en jarres cylindro-coniques d’un volume de 30 litres, alors que les témoins diploïdes et triploïdes ont été disposés dans des jarres d’un volume de 150 litres. Tous les lots ne sont représentés

que par un seul réplicat en élevage larvaire excepté le lot triploïde qui a été disposé dans 3 jarres de 150 litres.

**Tableau 25 : Plan de croisement pour l'obtention de la sélection divergente lignée haute.**

Les numéros correspondent à la nomenclature utilisée en élevage larvaire, micronurserie et nurserie, les lettres correspondent à la nomenclature des lots sur estran.

Mâle		9		15	
	Famille	F9-35	F9-36	F15-57	F15-58
2	F2-5	1 (A)	2 (D)	5 (I)	6 (K)
	F2-8	3 (E)	4 (H)	7	8 (N)
9	F9-35			9 (O)	10 (R)
	F9-36			11 (S)	12 (V)

**Tableau 26 : Plan de croisement pour l'obtention de la sélection divergente lignée basse.**

Les numéros correspondent à la nomenclature utilisée en élevage larvaire, micronurserie et nurserie, les lettres correspondent à la nomenclature des lots sur estran.

Mâle		7		14	
	Famille	F7-25	F7-26	F14-54	F14-55
4	F4-15	13	14 (W)	17 (B)	18 (C)
	F4-16	15 (Z)	16 (AB)	19 (F)	20 (G)
7	F7-25			21 (J)	22 (L)
	F7-26			23 (M)	24 (P)

#### 2.4. Elevage larvaire, micronurserie et nurserie

Les mêmes protocoles zootechniques d'élevage larvaire, micronurserie et nurserie utilisés en première génération ont été de nouveau appliqués pour la sélection divergente et les témoins. L'élevage larvaire a eu lieu du 18 mars au 12 avril 2002, la micronurserie du 03 avril au 02 mai 2002 et la nurserie du 02 mai au 10 juillet 2002. Aucun tamisage sélectif n'a été réalisé, afin de conserver l'intégralité des lots pendant les phases précoces. Une semaine avant la mise sur site, les individus non retenus par la maille de 8 mm ont été éliminés. La seule modification apportée a été réalisée en élevage larvaire où une distribution évolutive des rations de phytoplancton en fonction de l'âge des larves a été préférée pour optimiser la croissance des larves (Dégremont, 2002). De plus, un contrôle continu de la température par

des thermo-boutons « Thermo Track Pcpro » a été réalisé pendant les phases larvaires, micronursage et nurserie avec une acquisition toute les 20 minutes en élevage larvaire et micronurserie, et toutes les heures en nurserie.

Lors de la première filtration, les larves excédentaires de la remise en densité des témoins diploïdes ont été utilisées dans des proportions identiques pour constituer un 4<sup>ème</sup> témoin diploïde. De la même manière, un pool 'R' constituée de 3 lots 'R' a été réalisé en micronurserie à partir du naissain surnuméraire, ainsi qu'un pool 'S', constitué également d'un mélange de 3 lots 'S'. Enfin, deux témoins de captage naturel ayant pour origine Fouras et Arcachon ont été transférés en nurserie à Bouin en même temps que les lots d'écloseries, c'est à dire le 02 mai 2002. Ainsi, ils disposeront du même statut de réserve lors de la mise sur site.

## **2.5. Caractérisation sur estran : suivi *in situ***

La nomenclature des témoins sur estran est Q, T, U et X pour les 4 lots diploïdes, Y pour le lot triploïde, CNA et CNF pour les captages naturels issus d'Arcachon et Fouras. Les pools 'R' et 'S' sont représentés respectivement par les lettres AC et AD. A cause d'effectifs trop faible en nurserie, le lot F n'a pas été testé en BDV, et les B, E, G, O et V, n'ont été suivis qu'à Ronce. La mise en élevage sur estran des cheptels a été effectuée le 11 juillet 2002, soit environ 4 mois après la fécondation pour les lots d'écloserie. Le protocole expérimental, à savoir les poches utilisées, la pratique culturale et les sites expérimentaux, est identique à celui de première génération. Le suivi de la survie, du poids individuel et du rendement a été réalisé 15 jours et 42 jours après la mise sur site, et le 8 octobre 2002 soit après une période de 3 mois de testage sur estran. Pendant la période estivale 2002, un suivi continu de la température dans les 3 sites ateliers a été réalisé par l'intermédiaire de sondes multiparamétriques TPS ou YSI.

Enfin, il est à signaler que pour le site de la BDV et lors du prélèvement du 8 octobre, une partie des huîtres a été perdue à cause d'un tamisage des lots sur une maille trop importante avant les comptages de mortalités. Une surestimation de 3 à 5 % des mortalités est donc constatée sur ce site pour ce prélèvement.

## 2.6. Analyses statistiques

Pour des raisons de simplicité dans la compréhension des résultats, les témoins diploïdes et triploïdes ont été exclus des analyses statistiques concernant les phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie.

### 2.6.1. Phase larvaire

#### *Taux d'éclosion et survie larvaire :*

L'estimation du taux d'éclosion du lot 12 n'a pas pu être déterminée en raison d'un tamis percé lors de la première filtration en élevage larvaire. Ce lot a donc été exclu des analyses du taux d'éclosion et du taux de survie larvaire à cause du trop faible nombre de larves récupérées. De façon similaire, le lot 7 a été exclu des analyses de survie larvaire à cause d'une fuite de la jarre d'élevage larvaire et de la perte de ce lot.

Les données des taux d'éclosions, rapport entre le nombre de larve D à la première filtration (J2) sur le nombre d'ovocytes utilisés pour les croisements, des lots 'R' et 'S' ont été traitées par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit. Le modèle suivant a été utilisé :

#### Modèle qualité des cheptels - taux d'éclosion :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)}$$

La survie larvaire des lots 'R' et 'S', depuis J2 jusqu'à ce que la totalité des larves pédivéligères ait été envoyée en fixation soit à J25, a été également traitée par la procédure GENMOD avec une transformation log des données, et traitement selon une distribution de Poisson (McCullagh et Nelder, 1989 pour les détails) par le modèle :

#### Modèle qualité des cheptels - taux survie larvaire :

$$\text{Log (survie larvaire)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)}$$

La qualité correspond aux lots 'R' et 'S', et les lots sont hiérarchisés par la qualité (1 à 11 pour le lot 'R' et 13 à 24 pour le lot 'S'). Le facteur temps représente les effectifs à J2, J7, J16 et J25 après la fécondation, sachant que les effectifs ont été corrigés par les remises à densité

effectuées au cours de l'élevage larvaire. Le classement entre les groupes a été déterminé par l'option lsmeans de la procédure (SAS Institute Inc., 1995b).

### ***Taux de croissance larvaire :***

Les lots 7 et 12 ont été exclus de l'analyse de la croissance larvaire pour les raisons invoquées dans la paragraphe précédent. Pour augmenter la normalité et l'homoscédasticité des variances, une transformation log a été réalisée. Les données de croissance acquise à J2, J4, J7, J9, J11 et J16 ont été analysées par une ANCOVA par l'intermédiaire de la procédure GLM de SAS® selon le modèle suivant :

#### ***Modèle qualité des cheptels - taux croissance larvaire :***

Log (longueur) = qualité + lot(qualité) + jour + jour\*qualité + jour\*lot(qualité) + résiduelle.

« Qualité » est définie comme un facteur fixe, « lot » comme facteur aléatoire et « jour » en facteur continu (covariable), et l'option TEST a été utilisée pour redéfinir les bons dénominateurs pour le calcul du F statistique de « qualité » et « jour\*qualité ».

### **2.6.2. Elevages en micronurserie et nurserie**

#### ***Taux de fixation et taux de survie en micronurserie :***

Le lot 12 n'a pas été pris en compte dans les 2 analyses. Les données ont été traitées de la même façon que les taux d'éclosions. Le taux de fixation correspond au rapport entre le nombre de larves fixées à J32 et le nombre total de larves pédivéligères mises en fixation à J25. Le taux de survie en micronurserie correspond au rapport entre le nombre de naissain compté avant le transfert en nurserie, c'est à dire à J43, et le nombre de naissain fixé à J32.

#### ***Taux de survie en nurserie :***

Les effectifs du lot 12 ont permis une estimation de la survie pendant la phase de nursage. Il a donc été pris en considération pour la première fois dans l'analyse de la survie en nurserie. La survie pendant cette phase de production correspond à la période entre le transfert en micronurserie (J43) et le comptage final précédent la mise en élevage sur site des animaux

à J108. Un point intermédiaire de la survie a également été réalisé à J92. Le modèle utilisé est identique à celui de la survie larvaire.

En supplément, une ANOVA, effectuée par la procédure GLM du logiciel SAS<sup>®</sup>, a été utilisée pour comparer la survie des lots 'R' et 'S' présents dans un bac commun en nurserie et pour lequel des mortalités importantes ont été observées. La survie a donc subi la transformation angulaire par arcsinus√survie avant traitement.

### **2.6.3. Caractérisation sur estran**

Les données ont été traitées entre les lignées haute et basse, ainsi qu'entre les lignées haute, basse, témoin 2N et 3N. Pour l'analyse des données en intra-site, tous les lots testés sur chaque site ont été pris en considération dans le traitement statistique pour les 3 dates d'échantillonnage. A l'inverse pour la comparaison inter-sites, qui n'a été effectuée que pour le point final, les lots B, E, F, G, O et V (cf § 2.5.) ont été exclus de l'analyse statistique afin de ne pas biaiser l'importance de l'effet site.

#### ***Taux de survie sur estran :***

La probabilité de la survie a été analysée en intra-site pour chaque point d'échantillonnage par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit. Le classement entre les lots a été déterminé par l'option lsmeans (SAS Institute Inc., 1995b).

#### **Modèle qualité des cheptels – intra-site :**

$$\text{Logit (survie estran)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)}$$

#### **Modèle qualité des cheptels – inter-sites :**

$$\text{Logit (survie estran)} = \text{site} + \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{site*qualité} + \text{site*lot(qualité)}$$

En supplément, le modèle suivant a été utilisé pour tester l'effet « site » pour la lignée haute, la lignée basse, et les témoins 2N et 3N. Le classement entre les sites a été déterminé par l'option lsmeans de la procédure:



Modèle inter-sites – lignée haute, lignée basse, témoin 2N, témoin 3N :

$$\text{Logit (survie estran)} = \text{site}$$

***Poids total individuel et croissance sur estran :***

Les données du poids total individuel ont été traitées après transformation log par une ANCOVA selon les modèles suivants :

Modèle qualité des cheptels – intra-site :

$$\text{Log (poids)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{temps} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

Modèle qualité des cheptels – inter-sites :

$$\begin{aligned} \text{Log (poids)} = & \text{site} + \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{site*qualité} + \text{site*lot(qualité)} + \text{temps} + \\ & \text{temps*site} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)} + \text{temps*site*qualité} + \\ & \text{temps*site*lot(qualité)} + \text{résiduelle} \end{aligned}$$

Les effets « site » et « qualité » ont été définis en facteur « fixe », et les effets « lot(qualité) » et « site\*lot(qualité) » en facteur aléatoire. « Temps » est défini en facteur continu, il s'agit donc de la covariable, et correspond au temps passé sur estran. Enfin l'option test a été utilisée pour calculer la statistique F correctement des effets « qualité », « site », « site\*qualité », « temps\*site », « temps\*qualité » et « temps\*site\*qualité ».

***Rendement journalier sur estran :***

Le rendement journalier n'a été analysé que pour le point final d'octobre 2002. Il a été calculé par la même formule qu'en première génération à savoir :

$$\text{Rendement journalier } (\% \cdot \text{j}^{-1}) = 100 \times (\text{biomasse finale} - \text{biomasse initiale}) / (\text{biomasse initiale} \times \text{durée en jour sur estran})$$

La biomasse initiale correspond au poids total des 150 huîtres mises dans la poche à Bouin et la biomasse finale correspond au poids total des huîtres vivantes comptées lors des différents points d'échantillonnages. Les données ont été traitées par la procédure GLM (SAS Institute

Inc., 1989). Le classement entre les lots et entre les sites a été déterminé par l'option means de la procédure.

Modèle qualité des cheptels – intra-site :

$$\text{Rendement journalier} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

Modèle qualité des cheptels – inter-sites :

$$\text{Rendement journalier} = \text{site} + \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{site*qualité} + \text{site*lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

Les effets « qualité » et « site » ont été définis en facteurs fixes, alors que les effets « lot » et « site\*lot(qualité) » ont été définis en facteur aléatoire.

***Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance :***

Avant le traitement, les données de la survie ont subi une transformation angulaire par  $\arcsin\sqrt{\text{survie}}$ . Le rendement journalier a été calculé par la formule du paragraphe précédent, et la croissance a été définie selon la formule suivante :

$$\text{Croissance journalière} = (\text{Poids total individuel final} - \text{poids total individuel initial}) / (\text{poids total individuel initial} \times \text{durée en jour sur estran})$$

Les coefficients de corrélation entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier ont été déterminés par la procédure CORR de SAS<sup>®</sup>, et la régression multiple a été effectuée par la procédure REG (SAS Institute Inc., 1995a). Les données ont été analysées pour la lignée haute et pour la lignée basse, ainsi que pour les 2 lignées confondues de la sélection divergente.

## **2.7. Réponse à la sélection pour la survie**

A partir des performances de survie sur estran des parents sélectionnés 'R' et 'S', l'écart à la sélection (SG1) est obtenu pour la première génération. Il correspond à la valeur phénotypique moyenne des parents choisis, exprimée en écart à la valeur phénotypique de la

population, que l'on calcule à partir de tous les individus appartenant à la génération des parents avant sélection ( $\bar{X}G1$ ). Par l'intermédiaire des performances de survie obtenues pour les descendants de chaque lignée, la réponse à la sélection (RG2) a été déterminée pour la seconde génération. Elle correspond à la différence entre la valeur phénotypique moyenne des enfants issus des parents sélectionnés et la moyenne de la génération des parents avant sélection. La réponse à la sélection a été déterminée en fonction de l'écart de sélection ce qui permet d'obtenir l'héritabilité réalisée. Dans le cas de notre étude, l'héritabilité réalisée a été déterminée par la même méthode mais de 2 façons différentes :

- Détermination de l'héritabilité réalisée pour la lignée haute et pour la lignée basse,
- Détermination de l'héritabilité réalisée pour les 2 lignées confondues.

La relation entre la réponse (RG2) et l'écart à la sélection (SG1) s'écrit (Falconer et Mackay, 1996):

$$RG2 = h^2 SG1$$

$h^2$  étant l'héritabilité réalisée et correspond à la régression des enfants sur le parent moyen. L'écart-type de l'héritabilité réalisée a été calculé comme l'écart-type du coefficient de régression selon la formule du Sokal et Rohlf (1995) :

$$\sigma h^2 = \sqrt{(S^2 YX / \Sigma x^2)}$$

$\sigma h^2$  étant l'écart-type de l'héritabilité réalisée,  $S^2 YX$  est la moyenne des carrés inexpliqués, et  $x^2$  correspond au carré des déviations entre les valeurs phénotypiques du couple de parents sélectionnés et de la moyenne de première génération.

Les lots AC et AD qui correspondent à des mélanges de lots des lignées haute et basse ont été exclus des analyses. De même, seuls les lots présents dans chaque site, puis les lots communs présents dans les 3 sites ont été utilisés pour déterminer l'héritabilité réalisée (voir le point précédent de l'analyse du poids individuel). L'écart et la réponse à la sélection sont calculés à partir de la mortalité enregistrée en intra-site et inter-sites en 2001 et 2002.

### 3. Résultats

#### 3.1. Elevage larvaire

Pour des raisons de concision, seuls les résultats des tests statistiques entre les lots ‘R’ et ‘S’ ont été indiqués.

##### *Survie :*

Les températures enregistrées au cours de la phase larvaire étaient en moyenne de  $21,8 \pm 0,7^\circ\text{C}$ . A la première filtration à J2, des larves D ont été observées dans les 24 lots de la sélection divergente, et les 5 témoins 2N et 3N. Pour le lot issu du croisement entre les familles F9-36 et F15-58, pratiquement toutes les larves ont été perdues à J2 à cause d’un tamis percé, et des larves anormales ont été observées pour la famille 13 et le témoin 3N avec des proportions respectives de 32 % et 15 %. Les taux d’éclosion étaient en moyenne de  $53,9 \pm 14,2$  % tous lots confondus. Les taux d’éclosion de chaque qualité de cheptels sont indiqués en tableau 27. Une différence significative de taux d’éclosion a été mise en évidence entre les lots ‘R’ et ‘S’ de la sélection divergente ( $\chi^2 = 40,14$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleurs résultats obtenus pour les lots ‘R’.

**Tableau 27 : Principaux résultats des caractères survies en phases précoces des lots d’éclosion produits dans le cadre de la seconde génération sélection divergente (%).**

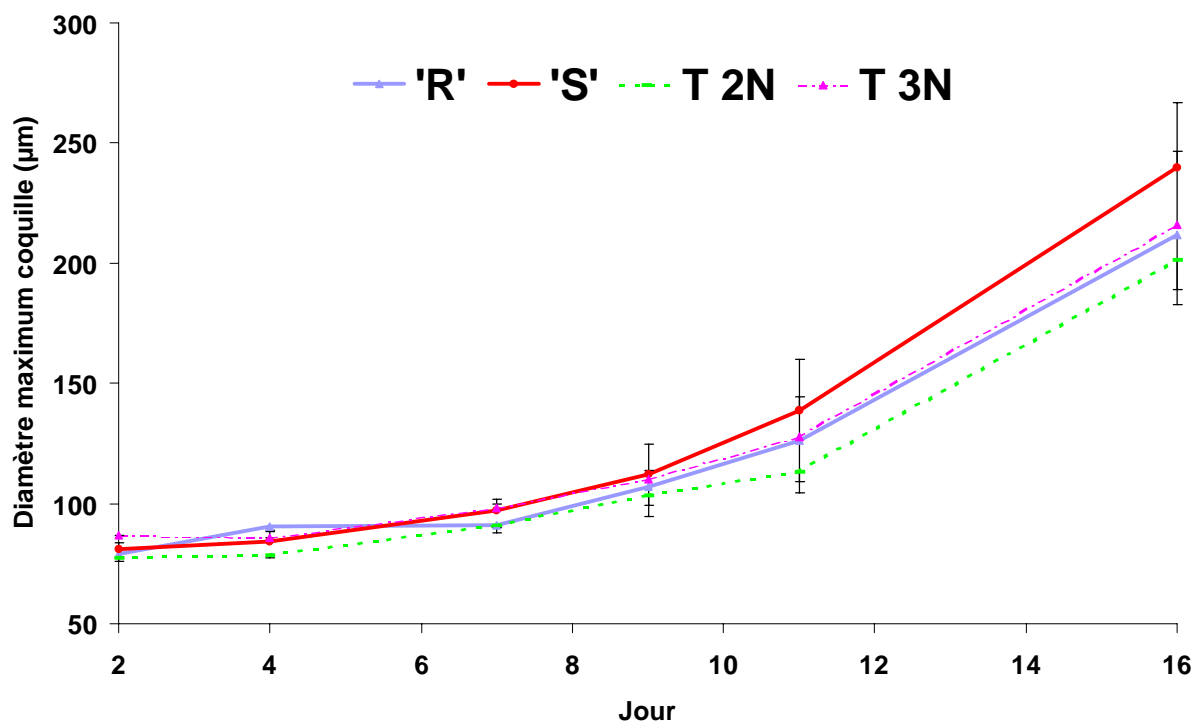
Qualité	Taux d’éclosion	Taux survie larvaire	Taux de fixation	Taux de survie en micronurserie	Taux de survie en nurserie
Lignée haute	$60,3 \pm 16,5$	$8,1 \pm 6,1$	$78,9 \pm 17,9$	$82,7 \pm 14,8$	$84,0 \pm 16,0$
Lignée basse	$52,5 \pm 10,1$	$13,6 \pm 10,4$	$79,8 \pm 19,7$	$84,0 \pm 15,7$	$76,7 \pm 23,2$
Témoin 2N	$37,1 \pm 7,4$		$81,4 \pm 16,9$	$76,5 \pm 16,5$	$81,6 \pm 18,3$
Témoin 3N	$24,4 \pm 6,1$		$68,8 \pm 10,4$	$89,5 \pm 12,4$	$95,2 \pm 10,5$

Pendant la phase larvaire entre J2 et J25, la totalité du lot 7 a été perdue suite à la fuite d’une jarre, et le lot 13 est mort. Les lots ‘R’ et les lots ‘S’ ont présenté respectivement une survie moyenne de  $8,1 \pm 6,1$  % et  $13,6 \pm 10,4$  % montrant une différence significative de

survie entre les lots pendant la phase larvaire ( $\chi^2 = 1308,94$  ;  $p < 0,0001$ ) (tableau 27). Pour information, les survies des témoins 2N étaient en moyenne de  $59,0 \pm 9,8$  %, entre J2 et J16, contre  $37,3 \pm 17,9$  % pour le témoins 3N, mais pour des raisons de place disponible en micronurserie, seuls la « tête » et le « corps » de lots ont été mis en fixation.

### **Croissance :**

A J2, aucune différence significative de longueur de la coquille entre les lots 'R' et 'S' n'est constatée. De la même manière, il n'y a pas de différence significative de croissance entre les lots 'R' et 'S' au stade larvaire (tableau 28). A J16, lorsque les lots débutent le processus de fixation, les longueurs moyennes étaient de 212  $\mu\text{m}$ , 240  $\mu\text{m}$ , 201  $\mu\text{m}$  et 216  $\mu\text{m}$  respectivement pour les lots 'R', 'S', T2N et T3N (figure 41). Les fixations ont été terminées à J25, où toutes les larves pédivéligères des lots 'R' et 'S' ont été transférées en micronurserie.



**Figure 41: Evolution du diamètre maximum moyen de la coquille au stade larvaire ( $\mu\text{m}$ ) et écart-type pour les lots produits lors du croisement de la sélection divergente. 'R' : lots 'résistants' ; 'S' : lots « sensibles » ; T2N : témoin diploïde ; T3N : témoin triploïde.**

**Tableau 28 : ANCOVA pour la croissance larvaire des lots ‘R’ et ‘S’.**

Source	ddl	F	p
Qualité	1	2,18	0,1552
Lot(qualité)	20	8,20	< 0,0001
Jour	1	26895,1	< 0,0001
jour*qualité	1	1,35	0,2596
jour*lot(qualité)	20	57,73	< 0,0001
Erreur	12962		

### 3.2. Micronurserie

La température moyenne pendant la phase de nursage était de  $19,6 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ . Les taux moyens de fixation étaient de  $78,9 \pm 17,9 \%$  et  $79,8 \pm 19,7 \%$  respectivement pour les lots ‘R’ et ‘S’, et une différence significative a été observée entre ces 2 lots ( $\chi^2 = 5,62$  ;  $p = 0,0178$ ). Le taux de fixation moyen des témoins 2N était de  $81,4 \pm 16,9 \%$  et pour les témoins 3N, le taux de fixation moyen était de  $68,8 \pm 10,4\%$  (tableau 27). En micronurserie, aucune différence significative de survie entre les lots ‘R’ et ‘S’ n’a été trouvée ( $\chi^2 = 0,03$  ;  $p = 0,85$ ) avec une survie moyenne de  $82,7 \pm 14,8 \%$  pour le lot ‘R’ et  $84,0 \pm 15,7 \%$  pour le lot ‘S’. Pour les témoins d’écloserie, les taux de survie en micronurserie étaient respectivement de  $76,5 \pm 16,5 \%$  et  $89,7 \pm 12,4 \%$  respectivement pour les 2N et les 3N (tableau 27).

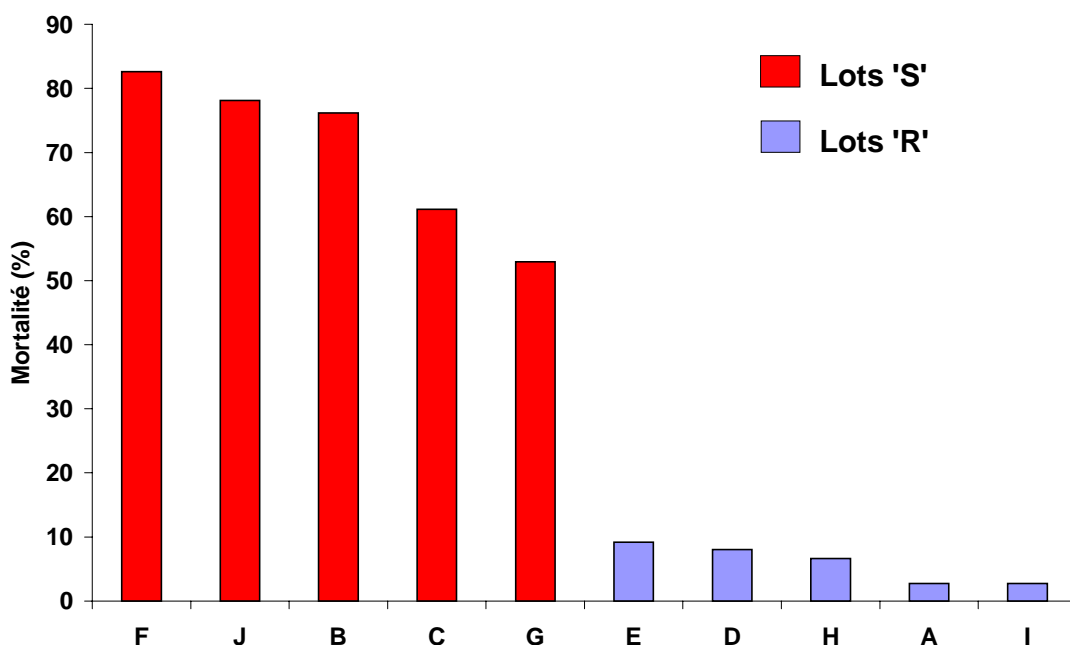
### 3.3. Nurserie

Les températures enregistrées en phase de nursage par le Laboratoire Conchylicole des Pays de Loire ont été comprises entre  $13,0$  et  $24,5^{\circ}\text{C}$  pour une moyenne de  $18,4 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$ .

Une différence significative de survie entre les lots ‘R’ et ‘S’ a été mise en évidence en nurserie ( $\chi^2 = 8,27$  ;  $p = 0,0160$ ) avec la meilleure survie pour le lot ‘R’ avec  $84,0 \pm 16,0 \%$  contre  $76,7 \pm 23,2 \%$  pour le lot ‘S’ au 04 juillet 2002. Les témoins d’écloserie ont présenté une survie moyenne de  $81,6 \pm 18,3 \%$  pour les 2N et  $95,2 \pm 10,5\%$  pour les 3N (tableau 27).

Lors de la phase de nursage, des mortalités importantes sont apparues dans un bac contenant 5 lots ‘R’ et 5 lots ‘S’. Ces mortalités ont débuté vers le 15 juin 2002 pour le lot J de la lignée basse. Les autres lots ont été touchés 10 jours plus tard avec une mortalité qui s’est poursuivie jusqu’à la mise en poche le 10 juillet 2002. Les mortalités des 10 familles à

cette date sont représentés en figure 42. A la mise en poche, les mortalités moyennes étaient de  $70,2 \pm 12,6$  % pour les 5 lots 'S' contre  $5,8 \pm 3,0$  % pour les 5 lots 'R'. Il en résulte donc une différence significative de survie entre les lots ( $F = 123,83$  ;  $p < 0,0001$ ).



**Figure 42 : Pourcentage de mortalité (%) au 11 juillet 2002 des lots présents dans le bac où des mortalités ont été observées. Lots 'R' : lots de lignée haute ; Lots 'S' : lots de la lignée basse.**

Suite à ces épisodes de mortalité en nurserie, des huîtres vivantes et moribondes (en cours de mortalité) ont été analysées par l'équipe de pathologie du Laboratoire de Génétique et Pathologie, afin de déterminer la présence ou non de virus de type herpès. Les analyses herpès sur ces cheptels indiquent des résultats positifs pour tous les animaux moribonds des lignées haute et basse, alors que les animaux vivants issus de la lignée haute ne présentaient aucun signe de contamination (tableau 29). Par contre, pour les lots de la lignée basse, des résultats positifs ont été relevés chez les individus vivants au moment des mortalités.

**Tableau 29 : Analyses herpès de quelques lots en nurserie pendant la période de mortalité** (H : lignée haute, B : lignée basse, V : animaux vivants, M : animaux moribonds, - : pas de virus herpès détecté, + : présence de virus herpès) (Analyses REPAMO).

Lignée	Lot	Statut	Résultats
H	A	V	-
H	A	M	+
B	B	V	+
B	B	M	+
B	C	V	+
B	C	M	+
H	D	V	-
H	D	M	+
B	F	V	-
B	F	M	+
B	J	V	+
B	J	M	+

### 3.4. Caractérisation sur estran

#### 3.4.1. Suivi de la température

L'évolution des températures dans les 3 sites ateliers est représentée en figure 43. Les températures moyennes entre le 11 juillet et 08 octobre 2002 étaient respectivement de  $19,1 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$  à Ronce,  $18,4 \pm 0,9^{\circ}\text{C}$  en RA et  $18,3 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$  en BDV. Les températures moyennes de 2002 sont équivalentes à celles de 2001 en BDV avec en moyenne entre le 11 juillet et le 02 octobre,  $18,5^{\circ}\text{C}$  en 2002 et  $18,4^{\circ}\text{C}$  en 2001. A l'inverse, un écart de température de  $0,7^{\circ}\text{C}$  et  $1,1^{\circ}\text{C}$  a été obtenu pour cette même période pour Ronce et RA respectivement, avec des températures plus basses en 2002 comparées à 2001.



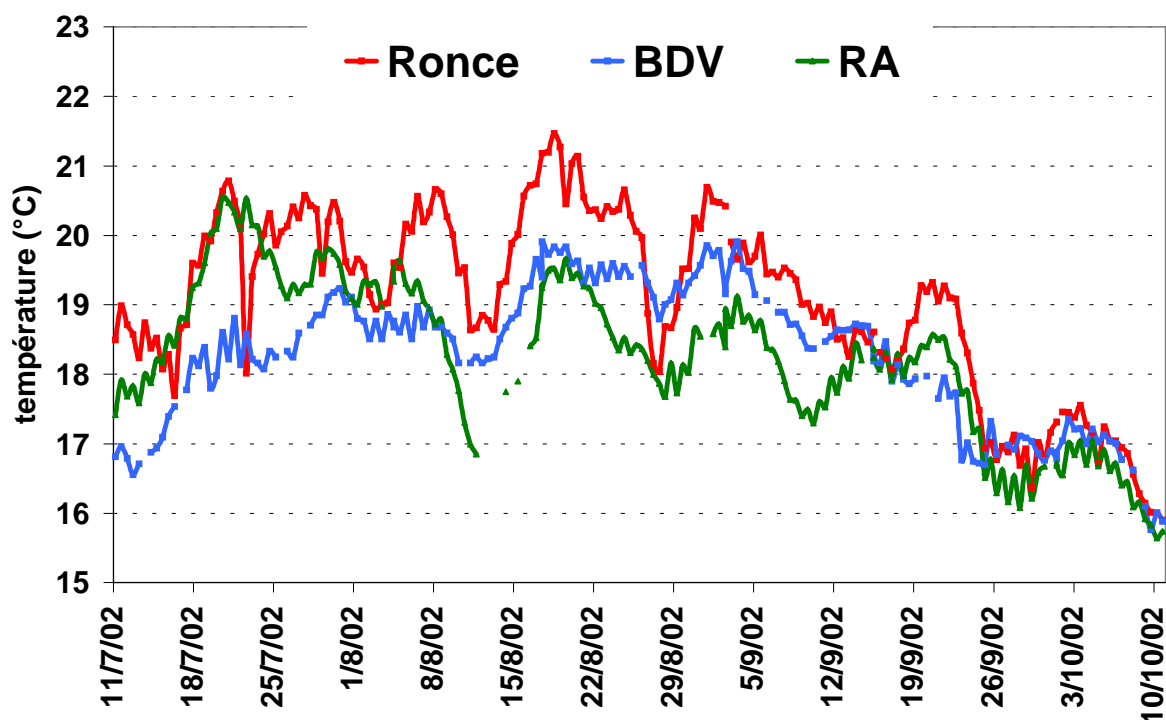


Figure 43 : Evolution de la température dans les 3 sites expérimentaux pendant la période estivale 2002. Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d’Auray ; BDV : Baie des Veys.

### 3.4.2. Survie

#### 3.4.2.1. Prélèvement du 24 juillet 2002 (J15)

Les résultats du premier point d’échantillonnage réalisé le 24 juillet indiquent des faibles taux de mortalité pour les lots des lignées haute et basse et les témoins 2N et 3N (figure 44). Les mortalités moyennes enregistrées pour ces lots d’écloserie sont de  $3,9 \pm 6,8$  %,  $2,1 \pm 4,1$  % et  $1,4 \pm 2,2$  % respectivement à Ronce, RA et BDV. Les pourcentages de mortalités obtenus pour chaque qualité de cheptels, et les témoins de captage naturel sont indiqués en tableau 30.

Parmi les lots des lignées haute et basse, seuls les lots B, C, F et J ont présenté des mortalités supérieures à 15 % à Ronce, alors qu’en RA, toutes les familles ont présenté moins de 7 % de mortalité exceptée la famille C. Enfin en BDV, aucune mortalité importante n’a été enregistrée lors de ce prélèvement. La comparaison entre les lots ‘R’ et ‘S’ indique une différence significative de survie uniquement sur le site de Ronce ( $\chi^2 = 4,42$  ;  $p = 0,0352$ ). Concernant les témoins d’écloserie (2N et 3N), aucune mortalité significative n’a été

enregistrée dans les 3 sites. A l’opposé, le naissain issu de captage naturel présente des mortalités élevées après 15 jours de testage en mer, avec des mortalités plus importantes relevées pour les naissains ayant pour origine Fouras (CNF – figure 44).

**Tableau 30 : Mortalités moyennes et écart-types (%) des lots d’écloserie et issus des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 24 juillet 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV
Lignée haute	1,6 ± 1,3	2,2 ± 2,3	2,0 ± 2,0
Lignée basse	7,5 ± 9,6	3,1 ± 6,9	1,6 ± 3,1
Témoin 2N	0,5 ± 0,3	0,6 ± 0,5	0,3 ± 0,4
Témoin 3N	1,3 ± 1,1	0,7 ± 0,7	1,1 ± 0,8
Captage naturel	14,4 ± 15,7	10,6 ± 6,7	2,9 ± 1,4

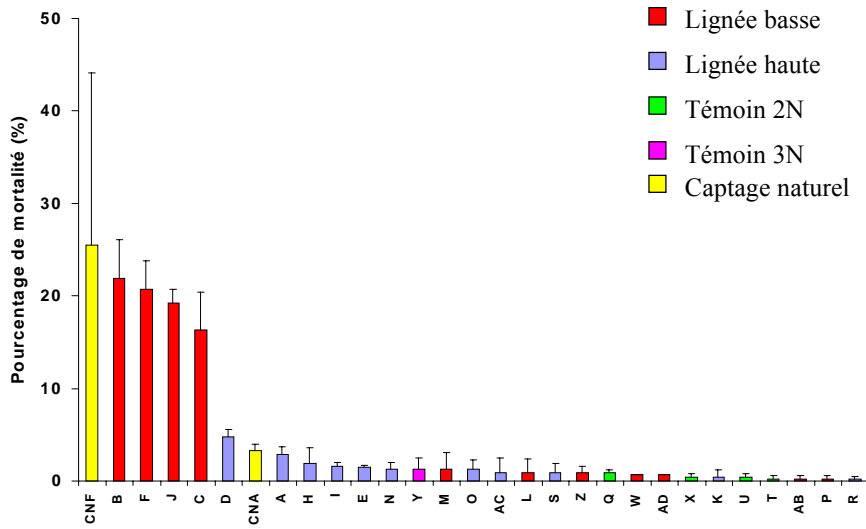
#### 3.4.2.2. Prélèvement du 22 août 2002 (J43)

Les mortalités moyennes des lots d’écloserie après 43 jours de testage *in situ* étaient de  $6,1 \pm 10,0$  %,  $19,6 \pm 15,6$  % et  $3,5 \pm 6,5$  % respectivement à Ronce, RA et BDV. D’après la figure 45, des mortalités importantes (> 30%) se sont produites pour les lots L, M, P, W et AB sur le site RA entre le 24 juillet et le 22 août 2002. A Ronce, les lots B, F et J continuent à exprimer des mortalités passant de  $20,6 \pm 1,4$  % à J15 à  $29,5 \pm 1,7$  % à J43. Enfin, le lot C présente des mortalités équivalentes sur l’ensemble des sites expérimentaux (25 à 30 %). Pour les autres lots des lignées haute et basse, ainsi que pour les témoins 2N et 3N et les témoins issus de captage naturel, aucune mortalité supplémentaire ne s’est produite durant le mois de d’août excepté pour les témoins 2N Q, T et X en RA.

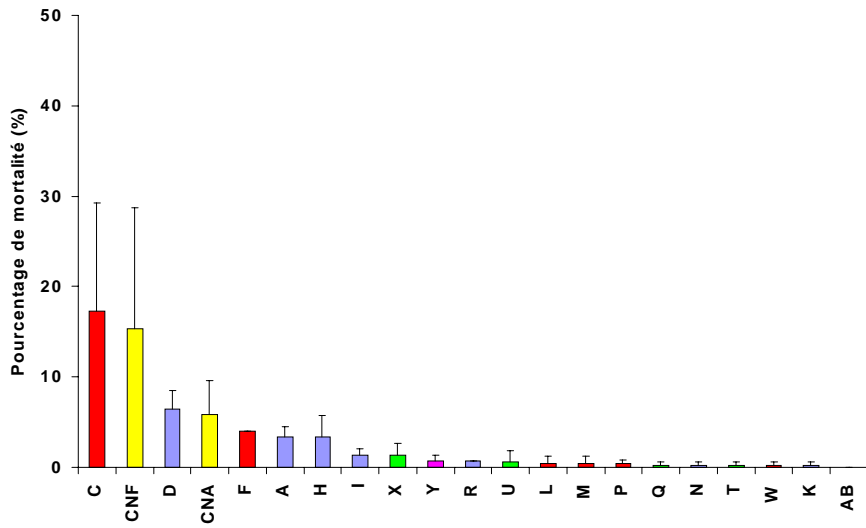
**Tableau 31 : Mortalités moyennes (%), et écart-types des lots d’écloserie et des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 22 août 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV
Lignée haute	2,9 ± 1,9	7,8 ± 2,1	3,2 ± 2,6
Lignée basse	11,6 ± 14,2	38,7 ± 9,9	5,8 ± 11,1
Témoin 2N	1,3 ± 0,7	15,7 ± 6,6	1,1 ± 0,4
Témoin 3N	0,4 ± 0,4	3,6 ± 2,1	1,1 ± 0,8
Captage naturel	19,9 ± 19,3	18,4 ± 12,7	15,7 ± 5,7

### Ronce



### RA



### BDV

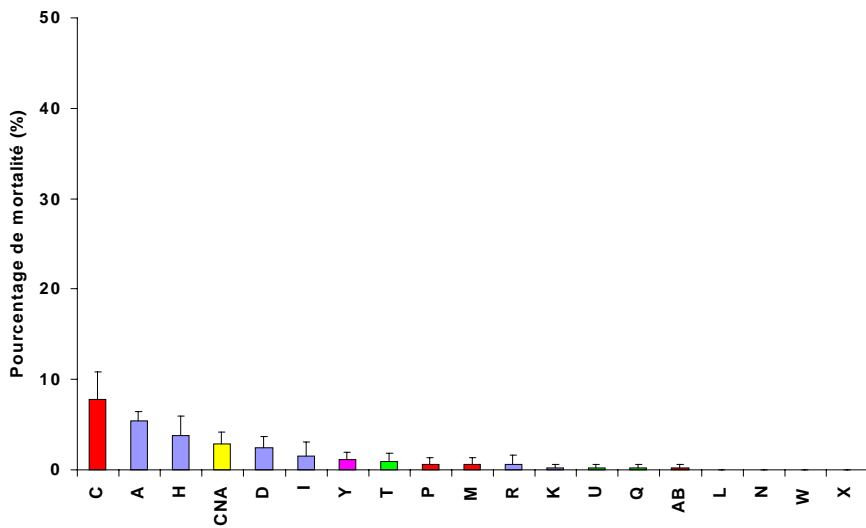


Figure 44 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 24 juillet 2002 dans les 3 sites ateliers (J15).

En RA, les mortalités moyennes des lots de la lignée basse étaient de 38,7 % contre 7,8% pour les lots de la lignée haute montrant ainsi une différence significative de survie entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 129,90$  ;  $p < 0,0001$ ). Pour les deux autres sites, aucune différence significative de survie entre les lots 'R' et 'S' n'a été trouvée à Ronce ( $p = 0,97$ ) et en BDV ( $p = 0,97$ ).

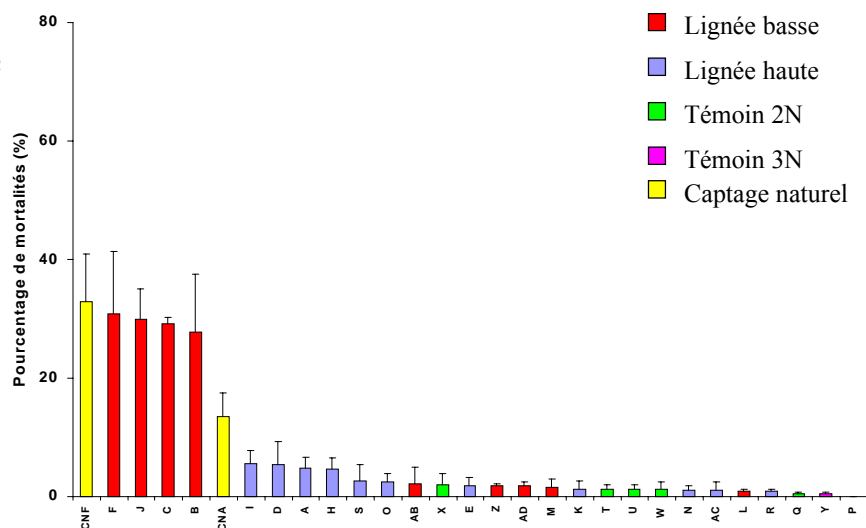
### 3.4.2.3. Prélèvement du 08 octobre 2002 (J90)

#### *Intra-site :*

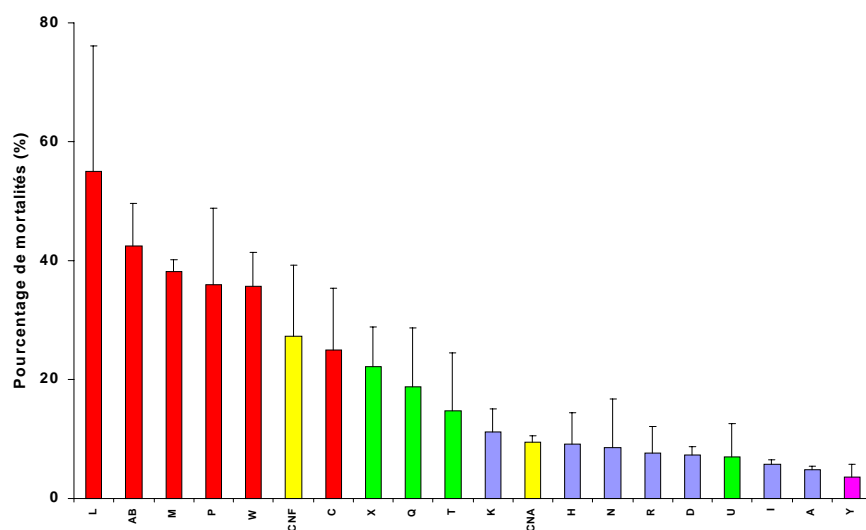
A la fin de la période estivale, les mortalités relevées pour les lots d'écloserie étaient de  $16,9 \pm 17,9$  % à Ronce,  $25,0 \pm 18,7$  % en RA et  $11,5 \pm 11,2$  % en BDV. Les données de mortalités acquises pour chaque lot d'écloserie ainsi que pour les témoins issus de captage naturel sont représentées en figure 46. Les mortalités moyennes de chaque qualité de cheptels sont indiquées en tableau 32. Tous les lots de la lignée basse ont montré des mortalités importantes à Ronce et en RA à l'exception des familles W et P avec 9 % de mortalité à Ronce. En BDV, seules les familles de la lignée basse C, J, AD et M ont montré des mortalités élevées ( $> 19$  %). Les lots de la lignée haute et le témoin triploïde présentent des survies élevées dans l'ensemble des sites. Le pourcentage de mortalité le plus important observé pour les lots des lignées hautes est de 11,3 % et 12 % pour le D respectivement à Ronce et en BDV, alors qu'il est de 11,5 % pour le lot AC en RA après 3 mois de testage *in situ* (figure 46). Enfin, les témoins d'écloserie 2N ont montré des mortalités importantes comprises entre 16,7 et 31,6 % en RA. Dans les 2 autres sites, les mortalités enregistrées étaient en moyenne de 7,9 % et 5,5 % respectivement à Ronce et BDV (tableau 32). Depuis le prélèvement du 22 août 2002 (date), les témoins de captage naturel ont conservé des taux de mortalité équivalents dans les 3 sites avec les meilleures survies pour le naissain ayant pour origine « Arcachon » comparé à celui de « Fouras ».

Pour les 3 sites, des différences significatives de survie entre les lignées haute et basse ont été observées (Ronce :  $\chi^2 = 117,11$  ;  $p < 0,0001$  ; RA :  $\chi^2 = 335,61$  ;  $p < 0,0001$  ; BDV :  $\chi^2 = 11,51$  ;  $p = 0,0007$ ) avec les meilleures survies pour les lots de la lignée haute (tableau 32).

## Ronce



## RA



## BDV

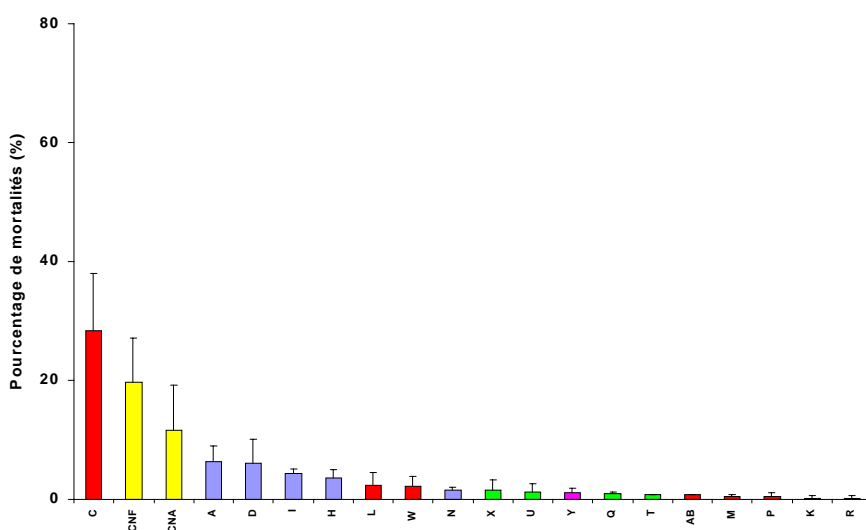


Figure 45 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 22 août 2002 dans les 3 sites ateliers (J42).

**Tableau 32 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des lots d'écloserie et des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV
Lignée haute	5,0 ± 3,7	7,2 ± 3,2	7,2 ± 2,6
Lignée basse	33,1 ± 17,4	43,3 ± 12,0	19,0 ± 14,9
Témoin 2N	7,9 ± 6,5	23,7 ± 6,6	5,5 ± 1,9
Témoin 3N	2,0 ± 1,2	7,3 ± 6,3	6,0 ± 3,3
Captage naturel	19,5 ± 8,8	15,6 ± 1,5	19,6 ± 6,0

La comparaison entre les lignées haute et basse et les témoins 2N et 3N en intra-site révèle une différence significative de survie entre les 4 qualités de cheptels dans les 3 sites (Ronce :  $\chi^2 = 127,51$  ;  $p < 0,0001$  ; RA :  $\chi^2 = 337,00$  ;  $p < 0,0001$  ; BDV :  $\chi^2 = 20,13$  ;  $p = 0,0007$ ). Le classement entre les qualités ne montre aucune différence significative de survie entre la lignée haute et les témoins 2N et 3N à Ronce et en BDV, alors que la lignée basse présente des performances de survie significativement plus faibles dans ces 2 sites. En RA, aucune différence significative de survie entre la lignée haute et le témoin 3N n'a été observée, alors que le témoin 2N a montré une survie significativement plus faible. Enfin, la lignée basse a montré une survie significativement plus faible comparée à la survie des cheptels de la lignée haute et des témoins d'écloserie.

#### ***Inter-sites :***

D'après le tableau 33, les mortalités moyennes enregistrées en octobre 2002 dans les 3 sites étaient de 13,8 %, 24,1% et 11,5 % respectivement à Ronce, RA et BDV. Il a été trouvé une différence significative de survie entre les sites pour les analyses entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 24,88$  ;  $p < 0,0001$ ) et entre les 4 qualités de cheptels (lignées haute et basse, témoins 2N et 3N) ( $\chi^2 = 35,36$  ;  $p < 0,0001$ ). Il a été trouvé dans les 2 cas que les sites de la BDV et de Ronce ont montré des performances de survies équivalentes, alors que le site de RA est caractérisé par des performances de survie significativement plus faibles comparées aux 2 autres sites (tableau 33). Des différences significatives de survie entre les qualités de cheptels ont également été observées pour les analyses entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 162,53$  ;  $p < 0,0001$ ) et entre les 4 qualités de cheptels ( $\chi^2 = 174,11$  ;  $p < 0,0001$ ). La lignée basse a montré des performances de survie significativement plus faibles par rapport à la lignée haute dans

l'analyse entre les 2 lignées. Pour l'analyse entre les 4 qualités de cheptels, le témoin 3N et la lignée haute ont les meilleures performances de survie. Le témoin 2N a une survie significativement plus faible par rapport à ces deux lots, et enfin, la lignée basse présente des survies significativement plus faibles comparées aux celles des 3 autres qualités de cheptels (lignée haute, témoin 2N et 3N). L'interaction « site-qualité » s'est révélée significative ( $\chi^2 = 28,91$  ;  $p < 0,0001$ ) pour l'analyse entre les 2 lignées ainsi que pour l'analyse entre les 4 qualités de cheptels ( $\chi^2 = 40,29$  ;  $p < 0,0001$ ). En détail, pour la lignée haute, un effet site significatif a été obtenu ( $\chi^2 = 12,09$  ;  $p = 0,0024$ ) avec des performances de survie significativement plus importantes à Ronce comparées aux sites de RA et BDV. (tableau 33). Pour la lignée basse ( $\chi^2 = 25,13$  ;  $p < 0,0001$ ) et le témoin 2N ( $\chi^2 = 36,18$  ;  $p < 0,0001$ ), l'effet site a également été significatif en octobre 2002, mais le classement entre les sites montre que le site de la RA présente une survie significativement plus faible que dans les 2 autres sites. Enfin pour le témoin 3N, aucune différence de survie n'a été obtenue entre les 3 sites ( $\chi^2 = 3,55$  ;  $p = 0,17$ ).

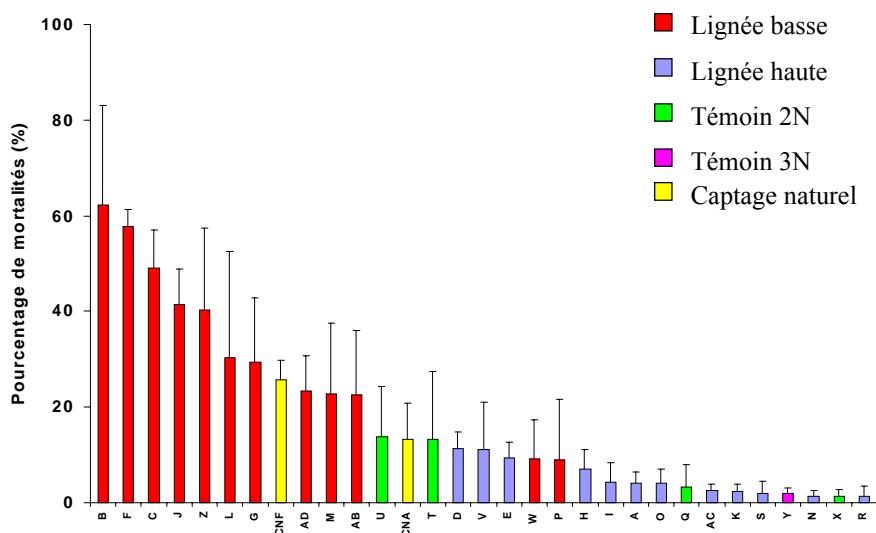
**Tableau 33 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des lots communs testés dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV	Inter-sites
Lignée haute	4,0 ± 3,3	7,2 ± 3,2	7,2 ± 2,6	6,1 ± 2,3
Lignée basse	27,5 ± 14,0	43,1 ± 12,7	19,0 ± 14,9	29,9 ± 10,2
Témoin 2N	7,9 ± 6,5	23,7 ± 6,6	5,5 ± 1,9	12,4 ± 2,6
Témoin 3N	2,0 ± 1,2	7,3 ± 6,3	6,0 ± 3,3	5,1 ± 2,8
Moyenne	13,8 ± 14,5	24,1 ± 18,6	11,5 ± 11,2	16,5 ± 12,9

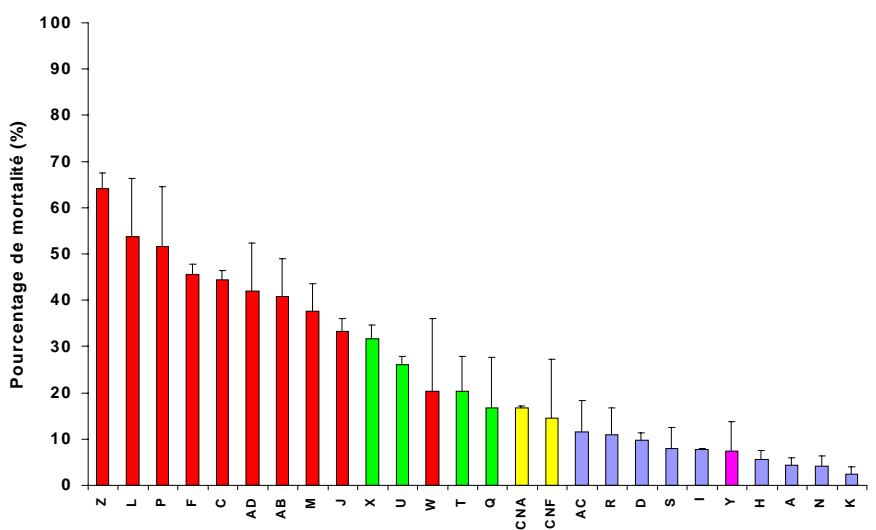
### 3.4.3. Poids total individuel

A la mise en poche à Bouin, les poids totaux individuels moyens étaient de  $1,1 \pm 0,2$  g pour la lignée haute,  $1,1 \pm 0,2$  g pour la lignée basse,  $1,0 \pm 0,1$  g pour les témoins 2N,  $1,3 \pm 0,56$  g pour le témoin 3N et  $2,25 \pm 1,11$  g pour les témoins de captage naturel. D'après le tableau 36, aucune différence significative de poids individuel n'a été obtenue entre les lignées haute et basse, et entre les lignées haute, basse, témoins 2N et 3N lors de la mise en poche.

## Ronce



## RA



## BDV

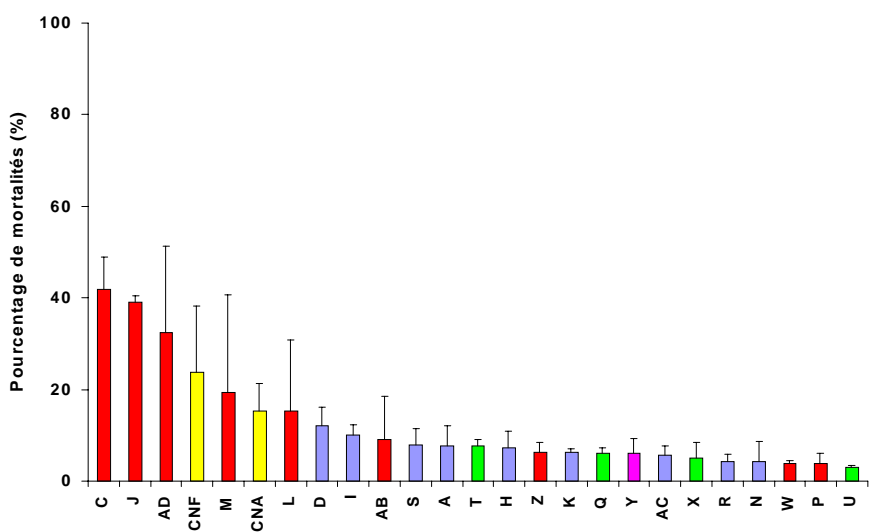


Figure 46: Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 08 octobre 2002 dans les 3 sites ateliers (J90).



**Intra-site :**

Les poids individuels des différentes qualités de cheptels dans les 3 sites à la fin de la période estivale sont indiqués en tableau 34. Même si le témoin 3N présente un poids total individuel plus important comparé aux cheptels d'écloserie 2N, aucune différence significative de croissance n'a été constatée entre les 2 lignées et entre les 4 qualités de cheptels (lignée haute, lignée basse, témoin 2N et témoin 3N) dans les 3 sites (temps\*qualité) (tableau 36).

**Tableau 34 : Poids total individuel moyen (g) et écart-type des 5 qualités de cheptels dans les 3 sites ateliers le 08 octobre 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV
Lignée haute	8,0 ± 0,7	9,2 ± 0,7	13,2 ± 1,6
Lignée basse	7,5 ± 0,6	8,3 ± 1,0	14,1 ± 2,3
Témoin 2N	7,5 ± 1,1	8,9 ± 0,7	14,9 ± 3,5
Témoin 3N	7,9 ± 3,0	11,4 ± 2,5	20,3 ± 6,3
Captage naturel	9,7 ± 1,3	11,1 ± 1,7	15,8 ± 0,2

**Inter-sites :**

Les poids individuels à la fin de la période estivale des lots communs testés dans les 3 sites sont indiqués en tableau 34. Comme pour l'analyse en intra-site, aucune différence significative de croissance n'a été obtenue en inter-sites entre les 2 lignées et entre les 4 qualités de cheptels (temps\*qualité) (tableau 36).

**Tableau 35: Poids total individuel moyen (g) et écart-type des lots communs testés dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.**

Qualité	Ronce	RA	BDV	Inter-sites
Lignée haute	7,8 ± 0,6	9,2 ± 0,7	13,2 ± 1,6	10,1 ± 0,7
Lignée basse	7,6 ± 0,4	8,3 ± 1,1	14,1 ± 2,3	10,0 ± 1,1
Témoin 2N	7,5 ± 1,1	8,9 ± 0,7	14,9 ± 3,5	10,4 ± 1,7
Témoin 3N	7,9 ± 3,0	11,4 ± 2,5	20,3 ± 6,3	13,2 ± 7,3
Moyenne	7,7 ± 0,6	8,9 ± 1,1	14,2 ± 2,6	10,2 ± 1,2

**Tableau 36 : ANCOVA du poids total individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées haute, basse, témoins d'écloserie en intra-site et inter-sites** (le facteur temps n'est pas indiqué).

Site	Source	Lignée haute et basse			Lignée haute et basse, témoin 2N et 3N		
		ddl	F	p	ddl	F	p
Ronce	Qualité	1	0,03	0,8736	3	0,68	0,5754
	Lot(qualité)	22	32,43	<0,0001	25	29,28	<0,0001
	Temps*qualité	2	0,71	0,4101	4	0,65	0,5904
	Temps*lot(qualité)	22	11,76	<0,0001	25	11,09	<0,0001
	Erreur	7235			8747		
RA	Qualité	1	0,82	0,3789	3	1,44	0,2611
	Lot(qualité)	17	18,25	<0,0001	20	16,33	<0,0001
	Temps*qualité	2	2,68	0,1201	4	1,18	0,3427
	Temps*lot(qualité)	17	5,88	<0,0001	20	5,09	<0,0001
	Erreur	4332			5472		
BDV	Qualité	1	0,60	0,4489	3	1,32	0,2981
	Lot(qualité)	16	18,76	<0,0001	19	16,75	<0,0001
	Temps*qualité	2	0,01	0,9178	4	0,75	0,5344
	Temps*lot(qualité)	16	6,28	<0,0001	19	6,02	<0,0001
	Erreur	4104			5244		
Inter-sites	Site	2	0,51	0,7033	2	0,20	0,8307
	Qualité	1	0,50	0,4890	3	1,30	0,3041
	Lot(qualité)	16	50,01	<0,0001	19	28,31	<0,0001
	Site*qualité	2	1,17	0,3220	6	0,52	0,7878
	Site*lot(qualité)	32	0,19	1,0000	38	0,18	1,0000
	Temps*site	2	56,09	0,0175	2	76,33	<0,0001
	Temps*qualité	1	0,97	0,3384	3	0,66	0,5865
	Temps*lot(qualité)	16	19,54	<0,0001	19	18,75	<0,0001
	Temps*site*qualité	2	3,01	0,0635	6	2,89	0,0204
	Temps*site*lot(qualité)	32	1,99	0,0007	38	1,87	0,0009
	Erreur	16029			20708		

Une différence significative de croissance a été mise en évidence entre les sites (temps\*site) pour les analyses entre les 2 lignées et entre les 4 qualités de cheptels. Dans les 2 cas, les meilleures performances de croissance ont été obtenues en BDV comparées aux sites de RA et Ronce. De même, les lots élevés en RA ont présenté une croissance significativement plus importante comparée à ceux élevés à Ronce (tableau 35). L'interaction « temps\*site\*qualité » a été significative pour les 4 qualités de cheptels et non pour l'analyse entre les 2 lignées (tableau 36). Ce résultat montre une croissance entre les sites différente en fonction de la qualité de cheptels pour les témoins 2N et 3N.

#### 3.4.4. Rendement

##### *Intra-site :*

Les rendements journaliers moyens observés pour les 5 qualités de cheptels sont représentés dans le tableau 37. Aucune différence significative de rendement journalier entre les lignées haute et basse n'a été observée en BDV ( $F = 1,08$  ;  $p = 0,31$ ). Pour les sites de Ronce ( $F = 18,45$  ;  $p = 0,0003$ ) et RA ( $F = 33,88$  ;  $p < 0,0001$ ), des différences significatives de rendement ont été mises en évidence avec les meilleurs rendements pour la lignée haute dans les 2 sites.

**Tableau 37 : Rendements journaliers moyens (%.j<sup>-1</sup>) et écart-types entre le 11 juillet et le 08 octobre 2002 des 5 qualités de cheptels dans les 3 sites ateliers.**

Qualité	Ronce	RA	BDV
Lignée haute	7,8 ± 1,1	7,8 ± 0,8	15,2 ± 1,5
Lignée basse	5,4 ± 1,6	4,4 ± 1,5	13,9 ± 3,4
Témoin 2N	7,4 ± 1,2	6,2 ± 0,8	17,6 ± 1,9
Témoin 3N	7,0 ± 0,6	7,2 ± 0,2	17,1 ± 0,2
Captage naturel	3,7 ± 0,6	4,5 ± 0,9	8,7 ± 0,2

Pour l'analyse comprenant en plus les témoins 2N et 3N, les rendements ont été compris entre 13,9 %.j<sup>-1</sup> pour la lignée basse et 17,6 %.j<sup>-1</sup> pour les témoins 2N en BDV (tableau 37). Malgré une tendance à de plus faibles rendements en lignée basse, aucune différence significative de rendement journalier n'a été observée entre les 4 qualités de cheptels en BDV ( $F = 2,22$  ;  $p = 0,12$ ). A Ronce, une différence significative de rendement a

été observée ( $F = 6,77$  ;  $p = 0,0017$ ) avec des rendements similaires pour la lignée haute et les témoins 2N et 3N. Seule la lignée basse présente des rendements significativement plus faibles comparés aux trois autres cheptels. Enfin en RA, une différence significative de rendement entre les lignées haute, basse, témoin 2N et 3N a également été trouvée ( $F = 12,66$  ;  $p < 0,0001$ ). La lignée basse a montré de nouveau les rendements les plus faibles comparés aux 2 témoins d'écloserie et à la lignée haute. Aucune différence de rendement journalier n'a été rapporté entre les témoins d'écloserie, ainsi qu'entre la lignée haute et le témoin 3N. Par contre, il a été observé une différence significative de rendement entre la lignée haute et le témoin 2N avec les meilleures performances pour la lignée haute.

### **Inter-sites :**

Les rendements journaliers moyens observés pour les 5 qualités de cheptels sont représentés dans le tableau 38. Pour l'analyse entre les 2 lignées, des différences significatives de rendement journalier ont été obtenues entre les lignées haute et basse ( $F = 12,85$  ;  $p = 0,0025$ ), et entre les sites ( $F = 77,92$  ;  $p = 0,0127$ ). Les rendements significativement plus importants ont été observés en BDV par rapport aux deux autres sites, et les rendements des cheptels élevés en à RA ont été significativement inférieurs à ceux élevés dans les deux autres sites (tableau 38). Aucune interaction significative n'a été observée entre les sites et la qualité des cheptels ( $F = 2,05$  ;  $p = 0,15$ ).

**Tableau 38: Rendements journaliers moyens (%·j<sup>-1</sup>) et écart-types entre le 11 juillet et le 08 octobre 2002 des lots communs testés dans les 3 sites ateliers.**

Qualité	Ronce	RA	BDV	Inter-sites
Lignée haute	8,1 ± 1,1	7,8 ± 0,8	15,2 ± 1,5	10,4 ± 0,9
Lignée basse	5,8 ± 1,6	4,4 ± 1,6	13,9 ± 3,4	8,0 ± 1,7
Témoin 2N	7,4 ± 1,2	6,2 ± 0,8	17,6 ± 1,9	10,4 ± 0,3
Témoin 3N	7,0 ± 0,6	7,2 ± 0,2	17,1 ± 0,2	10,4 ± 5,7
Moyenne	7,0 ± 1,6	6,2 ± 1,9	15,2 ± 2,7	9,5 ± 1,6

L'analyse du rendement journalier pour les 4 qualités de cheptels a également montré des différences significatives de rendement journalier entre les lignées haute et basse et les témoins 2N et 3N ( $F = 6,23$  ;  $p = 0,004$ ), et entre les sites ( $F = 90,36$  ;  $p < 0,0001$ ). Seule la

lignée basse avec  $8 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  a montré un rendement journalier significativement inférieur aux 3 autres qualités de cheptels ( $10,4 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ )(tableau 38). Pour les sites, des différences significatives de rendement entre les 3 sites ont été observés avec les meilleures performances en BDV, les moins bonnes en RA, le site de Ronce ayant des performances intermédiaires. Enfin, l'interaction « site\*qualité » a également été non significative pour l'analyse entre les 4 qualités de cheptels ( $F = 2,02$  ;  $p = 0,09$ ).

### 3.4.5. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance

Les corrélations entre les caractères pour la lignée haute, la lignée basse et les deux lignées confondues pour chaque site sont indiquées en tableau 39.

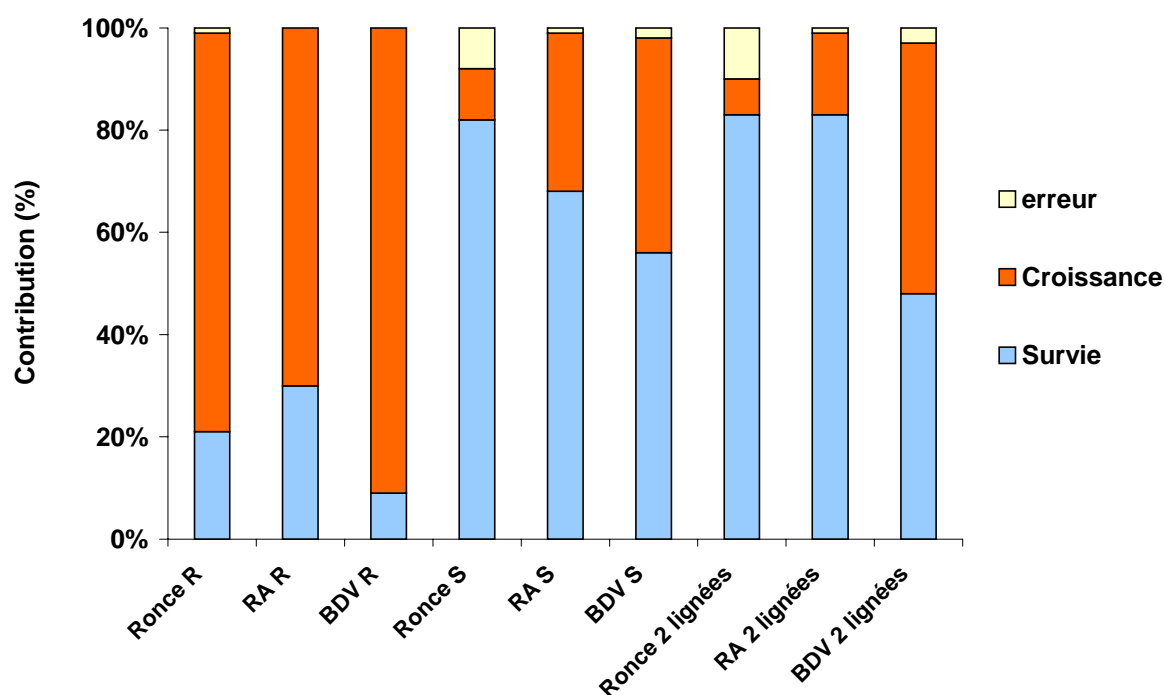
**Tableau 39 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier dans les 3 sites ateliers pour les lots de la sélection divergente.**

Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys. (\*\* :  $p < 0,01$  ; \*  $p < 0,05$ ). Crois : croissance journalière ; Rdt : rendement journalier.

Site	Caractère	Lignée haute		Lignée basse		2 lignées	
		Crois	Rdt	Crois	Rdt	Crois	Rdt
Ronce	Survie	0,41*	0,66**	-0,32	0,83**	-0,26*	0,86**
	Crois		0,95**		0,20		0,18
RA	Survie	0,48*	0,76**	0,42*	0,92**	0,19	0,94**
	Crois		0,94**		0,73**		0,50**
BDV	Survie	-0,03	0,28	-0,05	0,73**	-0,11	0,68**
	Crois		0,95**		0,63**		0,64**

Pour la lignée haute et dans les 3 sites, les corrélations sont les plus importantes entre la croissance journalière et le rendement journalier avec des valeurs comprises entre 0,94 et 0,95. A l'inverse, pour les lots de la lignée basse, les meilleures corrélations sont observées entre le rendement et la survie (0,73 à 0,92). Enfin pour les 2 lignées confondues, les meilleures corrélations sont également obtenues entre la survie et le rendement pour les sites de Ronce et RA, alors qu'en BDV, les corrélations entre la survie et le rendement, et entre la croissance et le rendement sont identiques.

Ces données indiquent que la contribution de la croissance dans l'explication du rendement est très importante pour la lignée haute avec 78 %, 70 % et 91 % respectivement à Ronce, RA et BDV (figure 47). A l'inverse, le rendement est plus sous l'influence de la survie pour les lots de la lignée basse avec 82 % à Ronce, 68 % en RA et 56 % en BDV. Pour tous les lots de la sélection divergente, les contributions de la croissance et de la survie pour expliquer le rendement correspondent à celles obtenues pour les lots de la lignée basse. A Ronce et en RA, le rendement journalier est fortement influencé par la survie avec 83 % d'explication contre 7 % pour la croissance à Ronce et 16 % pour la croissance en RA. Enfin en BDV, le rendement journalier est expliqué par des contributions identiques de la survie et de la croissance avec 51 % et 46 % respectivement (figure 47).



**Figure 47 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement des lignées haute et basse, et des 2 lignées confondues dans les 3 sites ateliers.** Ronce : Ronce-Perquis ; RA : Rivière d'Auray ; BDV : Baie des Veys. 'R' : lignée haute, 'S' : lignée basse.

### 3.4.6. Réponse à la sélection pour la survie

Les écarts à la sélection (SG1) sont reportés en tableau 40. Les valeurs obtenues pour l'héritabilité réalisée sont indiquées en tableau 41. Pour exemple, la réponse à la sélection des

lots des lignées haute et basse, et des 2 lignées confondues en fonction de l'écart à la sélection sont représentées pour le site de Ronce en figure 48 et 49 à titre d'exemple.

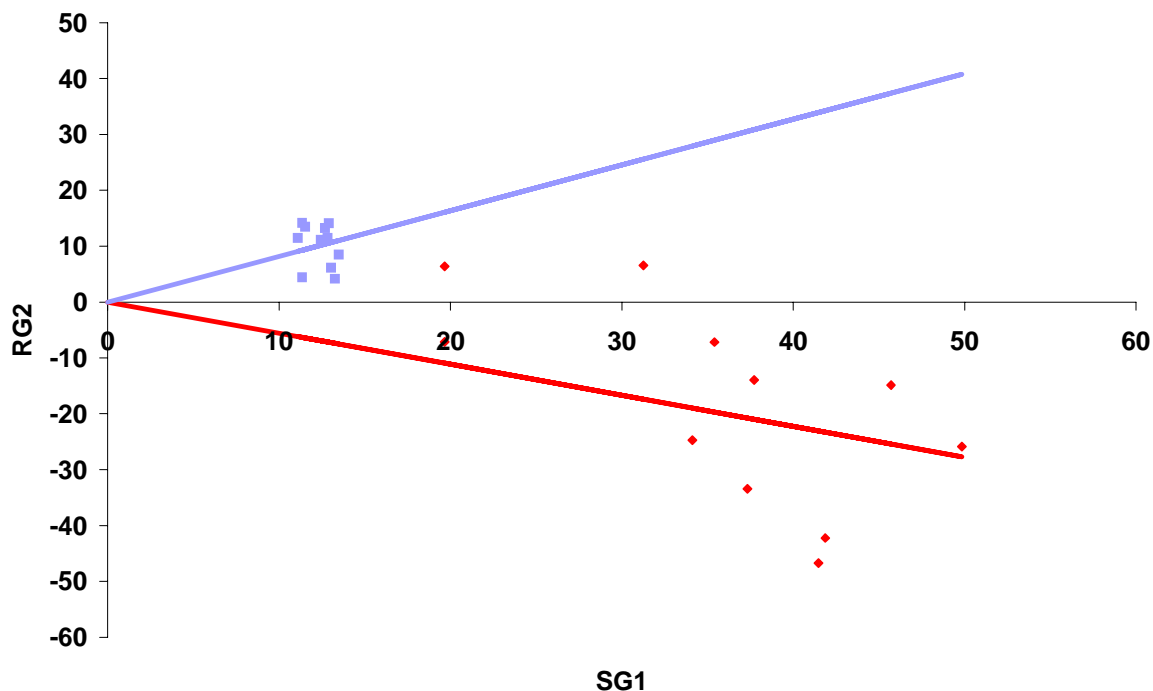
**Tableau 40 : Ecart (SG1) et réponses (RG2) à la sélection de la survie en intra- et inter-sites.**

Qualité	Ronce		RA		BDV		Inter-sites	
	SG1	RG2	SG1	RG2	SG1	RG2	SG1	RG2
Lignée haute	12,4	10,2	19,4	17,6	3,5	-1,2	11,8	9,3
Lignée basse	-35,8	-18,5	-35,8	-19,2	-11,7	-11,1	-26,5	-14,2
2 lignées	48,2	28,7	55,2	36,8	15,2	9,9	38,3	23,5

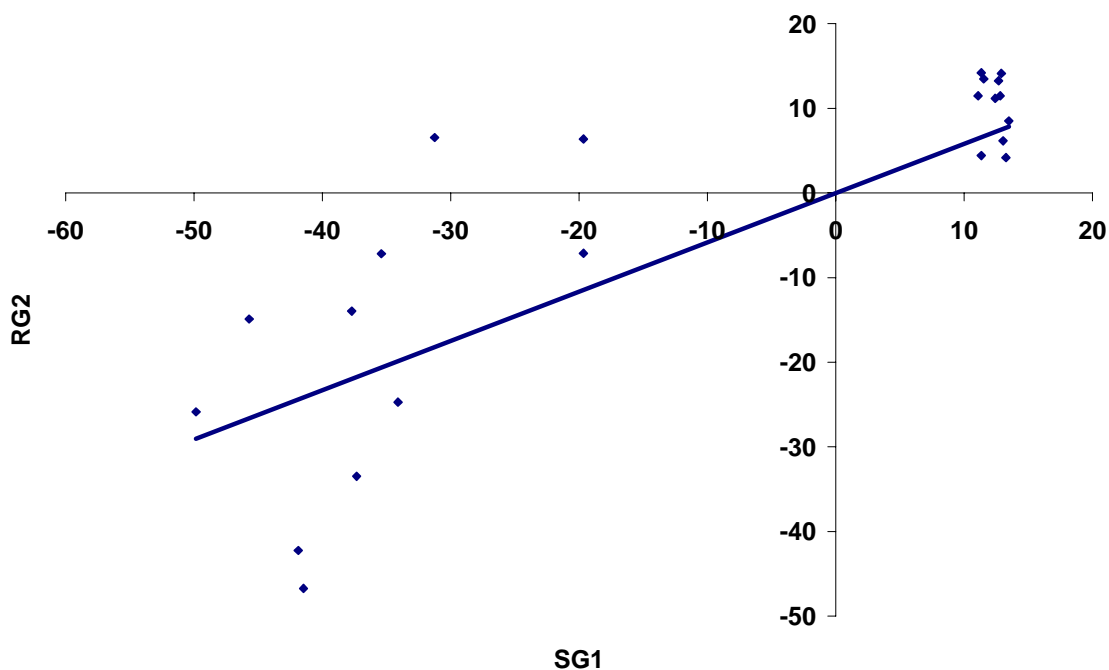
**Tableau 41 : Héritabilités réalisées et écart-types de la survie en intra- et inter-sites.**

Qualité	Ronce	RA	BDV	Inter-sites
Lignée haute	0,82 ± 0,33	0,90 ± 0,14	-0,43 ± 0,38	0,77 ± 0,23
Lignée basse	0,56 ± 0,41	0,53 ± 0,33	1,01 ± 0,87	0,56 ± 0,30
2 lignées	0,58 ± 0,40	0,61 ± 0,33	0,92 ± 0,90	0,59 ± 0,29

En intra-site, les estimations de l'héritabilité réalisée pour les lignées haute et basse et les 2 lignées confondues montrent des valeurs similaires pour les sites de Ronce et RA. Les héritabilités réalisées sont comprises entre 0,77 et 0,90 pour la lignée haute, et entre 0,53 et 0,56 pour la lignée basse. Les 2 lignées confondues montrent des héritabilités réalisées comprises entre 0,58 et 0,61. Enfin pour le site de la BDV, les valeurs des héritabilités réalisées diffèrent des 2 autres sites (tableau 41).



**Figure 48 : Régression parent-enfant des lignées haute et basse à Ronce.** SG1 : écart à la sélection, RG2 : réponse à la sélection. Les lots de la lignée haute sont représentés en bleu, et les lots de la lignée basse en rouge. L'axe des abscisses est en valeur absolue car SG1 est négatif pour tous les lots de la lignée basse.



**Figure 49 : Régression parent-enfant des lots de la sélection divergente à Ronce.** SG1 : écart à la sélection, RG2 : réponse à la sélection. Les lots de la lignée haute sont représentés à droite de l'axe des ordonnées, et les lots de la lignée basse à gauche de cet axe.



## 4. Discussion

### 4.1. Phases larvaire et micronurserie

Les taux d'éclosion obtenus en seconde génération ( $53,9 \pm 14,2 \%$ ) ont été meilleurs comparé aux taux d'éclosion des familles produites en première génération ( $41,0 \pm 34,1 \%$ ) avec un niveau de variabilité entre les lots beaucoup moins importants. Ce résultat s'explique par le fait que les croisements de première génération ne faisait intervenir que 2 parents par croisement contre environ 50 géniteurs en seconde génération. Le taux d'éclosion étant très dépendant de la qualité des gamètes (Gaffney *et al.*, 1993), celui-ci sera donc moins variable lorsqu'il fait intervenir de nombreux géniteurs. Pendant la phase d'élevage larvaire, les taux d'éclosions obtenus pour les lots des lignées haute et basse correspondent aux valeurs habituellement rencontrées à l'écloserie de La Tremblade entre 1992 et 1996 (Robert et Gérard, 1999). Par contre, les taux de survie larvaire, qui correspondent à la proportion des larves capables d'atteindre le stade de la métamorphose, étaient de 8 et 14 % pour les lignées haute et basse, alors que Robert et Gérard (1999) ont obtenu des rendements larvaires moyens de 15 % entre 1992 et 1996. Ces faibles rendements sont la résultante d'un épisode de mortalité important qui a débuté entre le 4<sup>ème</sup> et le 7<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire. Ces mortalités larvaires, de l'ordre de 20 à 30 % en moyenne entre chaque filtration à savoir tous les 2 à 3 jours, se sont poursuivies jusqu'au 14<sup>ème</sup> jour d'élevage pour tous les lots des lignées haute et basse. Ces mortalités ont également affecté à des intensités identiques les témoins 2N et 3N à la même époque. Après le 11<sup>ème</sup> jour d'élevage larvaire, plus aucune mortalité anormale n'a été enregistrée excepté pour un des réplicats du témoin 3N où la totalité du lot a disparu entre le 14<sup>ème</sup> et le 16<sup>ème</sup> jour. De la même façon, le taux moyen de croissance journalier de tous les lots étaient de  $2,8 \mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$  pendant la première semaine d'élevage larvaire, alors que Robert et Gérard (1999) reporte un taux de croissance compris entre 5 et  $7 \mu\text{m}\cdot\text{j}^{-1}$ . De part ces résultats, **un problème de la qualité de l'eau de mer au moment du renouvellement d'eau au 4<sup>ème</sup> jour est suspecté car l'ensemble des lots a été affecté pour les 2 caractères suivis.** L'éventuel lien avec les agents pathogènes a également été abordé lors de ces épisodes de mortalités notamment par la recherche de détection du virus de type herpès. En effet, des épisodes de mortalités larvaires enregistrées dans des lots d'écloserie entre 1991 et 1993 en France (Nicolas *et al.*, 1992 ; Renault *et al.*, 1994 ; Renault *et al.*, 1995), et en 1992 en Nouvelle-Zélande (Hine *et al.*, 1992) ont été associés à cet agent pathogène. Ces auteurs reportent que les températures élevées et les conditions d'élevages

intensifs pourraient augmenter la sensibilité des huîtres à ces infections virales. Le Deuff *et al.* (1996) ont ainsi montré la présence de particules virales au stade larvaire dans le velum ou le manteau pour des températures de 25-26°C, alors que pour les larves élevées à 22-23°C, aucune présence de particules virales n'a été observée même si des lésions nucléaires sont constatées. Dans notre étude, la température moyenne était inférieure à 22°C, et les densités larvaires étaient inférieures à 10 larves par ml. L'analyse herpès des lots en élevage larvaire ne montre pas de corrélation entre le statut infectieux des larves et les mortalités enregistrées (Barbosa-Solomieu *et al.*, soumis).

Pendant la phase d'élevage larvaire et micronurserie, les taux d'éclosions et taux de fixation de la lignée haute ont été plus importants que ceux obtenus pour la lignée basse. Au contraire, la survie larvaire était meilleure pour la lignée basse et enfin, aucune différence significative entre les 2 lignées n'a été relevée pour la survie en micronurserie. **Ces résultats ne montrent aucun effet de la sélection réalisée pour la survie en période estivale au stade naissain sur les performances de survie des descendants pendant la phase d'élevage larvaire et en micronurserie.**

#### 4.2. Nurserie

A l'inverse de 2001 où seule la famille F7-26 avait montré des mortalités de l'ordre de 25 % en 15 jours, des mortalités importantes se sont produites dans un des bacs d'élevage pendant la période de nursage. Il a été observé que les 5 lots de la lignée basse présent dans ce bac ont tous subi des mortalités importantes comprises entre 53 % et 83 % contre moins de 10 % pour des 5 lots de la lignée haute suggérant une réponse à la sélection dès la phase de nursage. **Des mortalités différentielles précoces entre les 2 lignées de la sélection divergente ont été observées avec une mortalité moyenne de 70 % pour la lignée basse contre 6 % pour la lignée haute. Ce résultat montre une réponse positive à la sélection pour une partie des lots dès la phase de nursage.** Le facteur déclenchant de cet épisode de mortalité est inconnu, mais il apparaît clairement lié à la détection du virus herpès chez le naissain qui a été variable en fonction des croisements réalisés. Les conditions intensives de l'élevage en nurserie ont été incriminées par le passé comme pouvant augmenter la sensibilité des huîtres notamment à des infections virales de type herpès (Hine *et al.*, 1992 ; Renault *et al.*, 1994).

Aux Etats-Unis, Elston *et al.* (1999) ont étudié des épisodes persistants de mortalités se produisant en nurserie entre le début juin et la fin juillet 1997. Pour les échantillons

présentant des survies inférieures à 30 %, des lésions de la coquille associées à des infections bactériennes ont été trouvées dans plus de 80 % des individus examinés en histologie. Au contraire, pour les lots présentant des survies supérieures à 90 %, moins de 20 % des individus ont montré ces lésions. Ces résultats suggèrent une différence de sensibilité entre les cheptels analysés pour des infections bactériennes (Elston *et al.*, 1999). Dans notre étude, les analyses pathologiques ont toutes montré des résultats positifs à l'herpès pour les moribonds des 2 lignées. Par contre, aucun résultat positif n'a été observé pour les animaux vivants de la lignée haute alors que 75 % des lots de la lignée basse analysés ont montré la présence de virus herpès chez les individus vivants. Ces résultats suggèrent éventuellement d'une possible différence de sensibilité à l'infection entre les 2 lignées mais ils restent à être confirmés. En effet, les mortalités observées peuvent être déclenchées par d'autres facteurs (inconnus), ce qui permettrait ensuite au virus herpès de s'exprimer pour des individus fragilisés.

#### **4.3. Caractérisation sur estran**

Les tailles des individus de captage naturel issu de Fouras étaient comparables aux à ceux du naissain d'écloserie lors de la mise en poche, alors que les animaux issus d'Arcachon étaient de taille plus importante. Le mélange de plusieurs saisons de captages est donc possible pour ce lot. De plus, ces témoins de captage naturel subissaient des mortalités au moment de leur réception par le LGP, et le lot de Fouras a dû être remplacé à cause de mortalités trop importantes en nurserie. Le nouveau lot issu de Fouras subissait également des mortalités à la réception, et des pourcentages de mortalités de 30 % en nurserie ont été observés en 15 jours de nursage. Par conséquent, compte tenu de ces épisodes de mortalités importants avant la mise sur estran, compte tenu que les parcours zootechniques de ces cheptels sont inconnus et que les mortalités touchent de façon plus importante le naissain inférieur à 1 g comparé aux classes de tailles supérieures (Walne et Davies, 1977), les lots de captage naturel n'ont pas été pris en considération dans les analyses.

### 4.3.1. Survie

#### *Survie des lignées haute et basse:*

Les mortalités enregistrées lors du premier point d'échantillonnage pour les lots d'écloserie confirment que **la mise en poche et la mise sur site ne sont pas des facteurs déclenchant des mortalités estivales**. Les taux de mortalités obtenus pour les lots B, C, F et J lors de ce point ne sont que la résultante des mortalités qui touchaient ces lots en nurserie.

Pour le second point d'échantillonnage, des mortalités importantes touchent l'ensemble des lots de la lignée basse en RA avec des mortalités comprises entre 25 et 55 %, alors que dans les 2 autres sites, aucune mortalité n'a été enregistrée pour ces lots (figure 45). **L'apparition des mortalités est donc dépendante des facteurs environnementaux liés aux sites**. De même, ces observations indiquent que l'apparition des mortalités dépend également des lots et confirme les résultats obtenus en première génération. L'appartenance à la lignée basse des lots présentant des mortalités importantes en RA, alors que pour la lignée haute, aucune mortalité n'a été relevée, indique **l'importance du facteur génétique qui commence à s'exprimer pour ce site**. En revanche, les lots des lignées basses n'ont pas exprimé de mortalité dans les 2 autres sites exceptés pour les lots ayant montré des mortalités dès la nurserie.

A la fin de la période estivale de 2002, des mortalités importantes ont touché l'ensemble des familles de la lignée basse en RA avec en moyenne 43,3 %. A l'opposé, les familles de la lignée haute ont montré des mortalités faibles inférieures à 8 % sur ce site qui est pourtant caractérisé à fort potentiel de mortalité chez les juvéniles (tableau 32). A Ronce, les lots de la lignée basse ont subi une mortalité moyenne de 33 %. Parmi les lots de la lignée basse, les lots W et P ont montré des mortalités inférieures à 10 % (figure 46). Ces deux lots proviennent de croisements ayant utilisé la famille F7-26 comme parents. Cette famille a également participé à la constitution des lots AB et M qui ont montré des mortalités de 23 %. De même, le lot AD est constitué pour 2/3 à partir de lots issus de la famille F7-26, et ce lot se classe en 5<sup>ème</sup> position des lots de la lignée basse en terme de survie (figure 46). En BDV, les lots C, J et AD ont montré des mortalités supérieures à 30 %. Compte tenu qu'il s'agit du premier point d'échantillonnage pour les lots J et AD, nous ne pouvons pas déterminer à

quelle période les mortalités sont apparues. Pour le lot C, le taux de mortalité est passé de  $28,4 \pm 9,6 \%$  à  $41,8 \pm 7,1 \%$  de la mi-août au début octobre. Pendant cette période, la progression des mortalités a été la plus forte pour les lots M, L et AB passant respectivement de  $0,4 \pm 0,4 \%$ ,  $2,4 \pm 2,1 \%$  et  $0,7 \pm 0,0 \%$  à  $19,3 \pm 21,3 \%$ ,  $15,2 \pm 15,6 \%$  et  $9,1 \pm 9,5 \%$ . Comme à Ronce, les lots W et P, ainsi que le lot Z de la lignée basse n'ont pas exprimé de mortalités. De même, aucune mortalité significative ne s'est produite pendant les trois mois sur estran pour les lots de la lignée haute et les témoins d'éclosion. **D'après ces informations, l'apparition, la dynamique et l'intensité des mortalités de chaque famille sont spécifiques des sites et confirment les résultats obtenus en 2001.** De même, les lots issus de la famille F7-26 ont montré des mortalités moins importantes en comparaison des autres lots de la lignée basse dans les 3 sites. Ce résultat pourrait être la conséquence des mortalités qui ont touché la famille F7-26 en nurserie pendant l'été 2001. En effet afin de conserver l'intégralité de la variabilité génétique familiale pour la constitution de la seconde génération, une partie des naissains a été conservée indemnes de mortalité à la nurserie de Bouin pendant l'été 2001. A la fin de la période estivale, seule la famille F7-26 a montré une mortalité de 25 %. Les animaux survivants de cette famille ont ensuite été utilisés pour la constitution des lots M, P, W et AB de la lignée basse qui ont montré des mortalités moins importantes en comparaison des autres lots de la lignée basse. **Les mortalités qui ont touché la famille F7-26 en nurserie ont donc réduit la variabilité familiale de cette famille avec la perte des animaux les moins résistants aux phénomènes des mortalités estivales. Les descendants de cette famille ont alors présenté une amélioration relative des performances de survie en comparaison des descendants des autres lots de la lignée basse dont la variabilité familiale des parents était complète.** Ce résultat renforce également la préférence de la sélection familiale pour diminuer les performances de survie des lots de la lignée basse plutôt que de la sélection individuelle.

Des différences significatives de survie entre les sites ont été de nouveau observées confirmant les résultats obtenus en 2001. Les meilleures performances de survie sont à nouveau rencontrées pour le site de la BDV pour du naissain âgé de 7 mois. Le site de Ronce possède des performances de survie intermédiaire, et enfin le site de RA permet d'exprimer un maximum de potentiel de mortalité chez les cheptels de seconde génération confirmant les résultats acquis en 2001. L'interaction « site-qualité », qui correspond à l'interaction « génotype-environnement », révèle une différence de classement entre les sites concernant les performances de survies de la lignée haute et de la lignée basse dans les 3 environnements

à la fin de la période estivale. En effet, les mortalités de la lignée haute sont restées inférieures à 8 % dans les 3 sites. Pour la lignée basse, les mortalités ont atteint 28 %, 43 % et 19 % respectivement à Ronce, RA et BDV (tableau 33), confirmant le potentiel de mortalité des sites obtenu en 2001 pour les naissains de moins d'une année. Des mortalités différentielles entre les 2 lignées ont également été démontré dans les 3 sites et plus particulièrement à Ronce et RA. **La qualité des cheptels (lignées haute et basse) explique à elle seule, 61% de la variance de la mortalité enregistrée en 2002, contre 11% pour l'effet lot et seulement 6 % pour l'effet site. Le facteur génétique est donc l'effet principal intervenant dans les épisodes de mortalité estivale chez le naissain de *Crassostrea gigas*.**

### **Réponse à la sélection :**

En aquaculture, des différences significatives entre les lignées haute et basse d'une sélection divergente ont été observées pour les caractères sélectionnés. Ainsi Hetzel *et al.* (2000) ont montré chez *Perna japonicus* une différence de poids total entre les lignées haute et basse passant de 11,5 % à 3 mois à 21,4 % à 6 mois, les meilleures performances de croissance étant à l'actif des familles de la lignée haute. Toro et Newkirk (1990) ont également montré pour *Ostrea edulis*, une différence de poids total entre les 18 familles de la lignée haute et les 6 familles de la lignée basse pour les deux premières saisons de croissance. Ainsi à l'âge de 6 mois, les familles de la lignée basse présentent un poids total moyen de 1,87 g contre 2,36 g pour les familles de la lignée haute, et à 18 mois, les poids totaux moyens relevés dans les 2 lignées étaient respectivement de 11,30 g et 10,03 g pour les lignées haute et basse. Jarayabhand et Thavornytikarn (1995) ont obtenu des héritabilités réalisées chez *Saccostrea cucullata* de  $0,38 \pm 0,10$  et  $0,19 \pm 0,04$  respectivement pour l'augmentation et la diminution du poids total à 15 mois montrant une différence significative entre les 2 lignées. Enfin, Toro *et al.* (1995) ont produit 2 lignées en sélectionnant le poids total pour l'huître plate *Ostrea chilensis*. Ils ont également obtenu une différence de poids total entre les 2 lignées dans les 4 sites du suivi des performances de croissance, 14 et 27 mois après la production de ces cheptels (Toro *et al.*, 1996). Les héritabilités pour augmenter le poids total étaient comprises entre  $0,42 \pm 0,18$  et  $0,69 \pm 0,11$ , alors que les héritabilités pour diminuer le poids total étaient comprises entre  $0,24 \pm 0,06$  et  $0,35 \pm 0,08$  (Toro *et al.*, 1995). Dans le cas de notre étude, **des différences significatives de mortalités entre les lignées haute et basse ont été observées dans les 3 sites ateliers et en inter-sites à la fin de la période estivale,**

**avec les meilleures performances de survies pour les lots de la lignée haute indiquant une réponse positive à la sélection pour la survie.**

**Les héritabilités réalisées obtenues dans les 3 sites et en inter-sites indiquent que la survie est fortement héritable, et permet d'envisager une sélection efficace pour ce caractère.** Les estimations d'héritabilité entre les sites montrent des valeurs similaires à Ronce et RA. En BDV, l'héritabilité réalisée diffère des 2 autres sites (tableau 41). Pour la lignée basse, ces résultats s'expliquent par des différences de mortalité entre les sites en 2001 pour les familles de demi-frères issues de mâles 4, 7 et 14. Ainsi, les 2 familles sélectionnées par mâle ont montré des mortalités moyennes similaires respectivement à Ronce et en RA avec 41,2 % et 49,2 % pour le mâle 4, 43,1 % et 47,0 % pour le mâle 7, et 69,0 % et 82,0 % pour le mâle 14. Au contraire en BDV, les mortalités moyennes des 2 familles sélectionnées par mâle en lignée basse sont différentes de celles des deux autres sites avec respectivement pour les mâles 4, 7 et 14, 8,7 %, 14,2 % et 33,7 % de mortalité en 2001. Cette hypothèse peut expliquer la différence d'héritabilité réalisée pour la lignée basse entre les sites, ce qui n'est pas le cas pour la lignée haute. La seconde hypothèse concerne la pression de la sélection. En effet, elle est pratiquement nulle en BDV pour la lignée haute, c'est à dire qu'il n'y a eu aucune sélection visant à améliorer la survie dans ce site (tableau 40). Les résultats obtenus pour la lignée haute montre une réponse à la sélection négative, c'est à dire que la survie a été diminuée au lieu d'être améliorée. Ce résultat est la conséquence d'une surestimation des mortalités de l'ordre de 3 à 5% sur ce site lors du comptage final. De même pour la lignée basse, cette surestimation de la mortalité a eu comme conséquence d'augmenter la réponse à la sélection, et expliquerait l'héritabilité réalisée de  $1,01 \pm 0,90$  en BDV.

Les écarts à la sélection dans les 3 sites ont été plus importants pour la lignée basse comparée à la lignée haute (tableau 40). Malgré des écarts à la sélection plus faibles pour la lignée haute, les héritabilités réalisées sont les plus fortes à Ronce et RA montrant une meilleure réponse à la sélection comparée à la lignée basse. La plus faible héritabilité obtenue pour la lignée basse dans les sites de Ronce et RA est probablement due aux mortalités qui se sont produites en nurserie pour 5 des lots de la lignée basse. La réponse à la sélection de cette lignée a donc été sous-estimée dans ces deux sites ainsi qu'en BDV.

Concernant les 2 lignées, les héritabilités réalisées montrent des valeurs similaires à celles obtenues pour la lignée basse, et indiquent également une réponse à la sélection

positive. En effet, la dispersion plus importante des lots constituant la lignée basse comparée à celle des lots de la lignée haute, permet une meilleure estimation du coefficient de la régression parent-enfant, et donc de l'héritabilité réalisée. Celle-ci est donc plus sous l'influence des lots de la lignée basse par rapport aux lots de la lignée haute. Mais encore une fois, l'héritabilité réalisée obtenue à partir des performances de survies sur estran des lots de la sélection divergente est sous-estimée du fait des fortes mortalités qui se sont produites en nurserie dans 5 des lots de la lignée basse.

Enfin en inter-sites, les mêmes résultats que pour les sites de Ronce et RA ont été observés indiquant une réponse à la sélection importante. D'après tous ces éléments, **la survie du naissain est fortement héritable. Des programmes de sélection visant à améliorer la survie du naissain, plus particulièrement dans les sites caractérisés à fort potentiel, pourront être développés.**

#### ***Survie des lignées haute et basse, témoins 2N et 3N :***

Chez les bivalves, la comparaison des survies entre des lots diploïdes et triploïdes montre des résultats contrastés. Ainsi aucune différence de survie entre les 2N et les 3N n'a été observée pour *Mya arenaria* entre 8 mois et 2 ans (Allen *et al.*, 1986), et chez *Argopecten irradians* entre 3 mois et 1 an (Taberini, 1984). Le même constat a été obtenu par Stanley *et al.* (1984) chez *C. virginica* entre l'âge de 9 mois et 3 ans, et par Chaiton et Allen (1985) pour *Crassostrea gigas* avant et après la métamorphose. Plus récemment, la comparaison des mortalités entre les huîtres triploïdes et diploïdes mises en contact avec le parasite *Perkinsus marinus* a montré des mortalités identiques entre les 2 ploïdies pour *Crassostrea virginica* avec 100 % de mortalités, ainsi que pour *C. gigas* mais à des taux moindres compris entre 25 et 34 % (Meyers *et al.*, 1991). A l'inverse, des différences de survie entre les individus diploïdes et triploïdes ont également été observées chez les huîtres. Ainsi, Gouletquer *et al.* (1996) ont mis en évidence pour *C. gigas* à l'âge de 26 mois, des mortalités plus élevées chez les triploïdes que les huîtres diploïdes en Baie des Veys et à Sainte Marie du Mont (France). Le même constat a été observé aux Etats-Unis par Cheney *et al.* (2000), avec des mortalités journalières de 2,5 % pour les triploïdes contre 0,6 % pour les diploïdes. Allen et Downing (1986) ont trouvé des résultats opposés avec une meilleure survie pour les lots triploïdes comparés au contrôle diploïde à l'âge de 18 mois chez *C. gigas* dans la baie de Humboldt. Matthiessen et Davis (1992) montre également pour des huîtres sélectionnées pour leur



résistance à *Haplosporidium nelsoni* (MSX) chez *C. virginica* que les triploïdes présentent de meilleures survies comparées au diploïdes. Cette différence de survie entre les ploïdies a été observée dès la première année d'étude, alors qu'en Australie, aucune différence de survie entre les diploïdes et les triploïdes n'a été mise en évidence la première année chez *Saccostrea commercialis* (Hand *et al.*, 1998). A la fin de la seconde année, le lot triploïde présente des survies significativement supérieures au lot diploïde dans 6 des 13 suivis menés alors que le lot diploïde ne présente des survies significativement plus importantes comparé au lot triploïde que dans un seul cas. Dans notre étude, des différences significatives de survies ont été observées en première année entre les triploïdes et les différents lots de diploïdes dans les 3 sites de suivi. Cette différence est due à la lignée basse à Ronce et en BDV, et à la lignée basse et au témoin diploïde en RA. Par contre, aucune différence entre les triploïdes et la lignée haute n'a été observée. **L'importance de la composante génétique de la survie en supplément de la ploïdie dans l'expression des mortalités est donc primordiale dans la compréhension du phénomène.** Nos résultats indiquent tout de même que la triploïdie favorise des performances de survie élevées (> 90 %) et ce, dans les 3 sites ateliers.

Garnier-Géré *et al.* (2002) n'ont obtenu aucune différence de survie entre des huîtres diploïdes et triploïdes de *C. gigas* à l'âge de 20 mois dans le bassin de Marennes-Oléron et dans l'étang de Thau. Ils expliquent ce résultat par le fait que l'essentiel des mortalités se produit avant le déploiement des lots sur estran, notamment au stade larvaire ce qui a pour principal effet de 'purger' génétiquement les lots. Or dans notre étude, des mortalités importantes sont survenues chez les lots de la lignée basse à partir de la phase de nursage ainsi que dans les trois sites expérimentaux. De même, le témoin diploïde montre des mortalités de 24 % en RA montrant que **les mortalités « habituellement » rencontrées pendant les stades précoces (élevage larvaire) et même en phase de nursage ne permettent pas d'obtenir de bonne performance de survie sur estran en période estivale.**

Pour compléter cette étude sur la comparaison des performances de survie entre les groupes sélectionnés pour leurs performances de survie en période estivale et le degré de ploïdie, des croisements entre des femelles diploïdes et des mâles tétraploïdes ont été effectués en 2003 dans le cadre de la troisième génération. Trois croisements ont été réalisés à partir de mâles identiques alors que les femelles utilisées proviennent d'un lot non sélectionné, et de lots sélectionnés comme 'résistants' et 'sensibles' aux mortalités estivales. Trois lots de triploïdes ont donc été produits (3N non sélectionné, 'R' et 'S'), et les résultats

de la survie de ces cheptels seront comparés aux résultats des diploïdes (non sélectionné, ‘R’ et ‘S’).

#### 4.3.2. Croissance

##### *Croissance des lignées haute et basse :*

Suite aux programmes de sélection chez *Ostrea edulis* au parasite *Bonamia ostreae*, il a été remarqué une meilleure croissance en première année des lots sélectionnés comparés aux témoins (Baud *et al.*, 1997). Toro et Newkirk (1990) n’ont pas obtenu de différence de mortalité entre les lignées haute et basse pour *O. edulis* lorsque la sélection était faite pour la croissance. Chez *Crassostrea gigas*, Beattie (1985) a observé une réduction importante de la croissance des lots sélectionnés pour leur résistance aux phénomènes des mortalités estivales par rapport au témoin non sélectionné. Dans le cas de notre étude, la sélection réalisée sur la survie ne montre pas de différence de croissance entre les lignées haute et basse dans les 3 sites ateliers. De même, aucune différence significative de croissance n’a été observée entre les 2 lignées et les témoins diploïdes et triploïdes. L’absence de corrélation entre les deux caractères croissance et survie chez l’huître creuse confirme les résultats obtenus par Toro et Newkirk (1990) chez l’huître plate. L’amélioration de la survie du naissain en période estivale n’aura donc pas de conséquence sur la croissance contrairement aux observations obtenues par Beattie (1985). **Par conséquent, la sélection pour la survie n’a pas d’influence sur la croissance au stade naissain.**

##### *Croissance 2N et 3N :*

L’effet de ploïdie sur la croissance des bivalves notamment chez les huîtres montre des meilleures performances pour les individus triploïdes comparés aux individus diploïdes (Beaumont et Fairbrother, 1991 ; Nell, 2002). Ainsi, pour *Saccostrea commercialis*, Nell *et al.* (1994) ont trouvé que les huîtres triploïdes avaient un poids total supérieur de 41 % comparé aux huîtres diploïdes à l’âge de 2 ans et demi. Hand *et al.* (1998) ont obtenu, toujours pour cette espèce et en faveur des triploïdes, un poids total supérieur de 31 % après deux années de culture. Dans notre étude, aucune différence significative de croissance n’a été mise en évidence dans les trois sites, mais la tendance montre que les triploïdes présentent un poids

total supérieur au témoin diploïde de 37 % en BDV, de 27 % en RA et seulement 5 % à Ronce pour des huîtres âgées de 7 mois.

Les différences de croissance entre les triploïdes et les diploïdes chez les bivalves s'expliquent soit par le degré d'hétérozygotie plus important chez les triploïdes, (Stanley *et al.*, 1984 ; Yamamoto *et al.*, 1988 ; Beaumont et Kelly, 1989 ; Hawkins *et al.*, 1994 ; Hawkins *et al.*, 2000 ; Magoulas *et al.*, 2000), soit à la taille des cellules plus importante chez les triploïdes connue comme le gigantisme triploïde (exemple du muscle adducteur) (Guo et Allen, 1994 ; Guo *et al.*, 1996 ; Wang *et al.*, 2002), soit par une utilisation différente des réserves en glycogène liée à la partielle stérilité des triploïdes. En effet, Allen et Downing (1986) ont montré chez *C. gigas*, qu'entre le 13<sup>ème</sup> et le 16<sup>ème</sup> mois, les huîtres triploïdes ont plus d'énergie disponible à allouer à la croissance que les huîtres diploïdes, ces dernières utilisant pratiquement toute leur énergie à la gamétogenèse. En supplément, Allen (1988) et Hand *et al.* (1998) ne reportent aucune différence de croissance entre des huîtres diploïdes et triploïdes dans leur première année, alors qu'à partir de la seconde année, les triploïdes présentent une croissance plus importante que les diploïdes. L'effort de reproduction des huîtres étant faible la première année comparée aux années suivantes (Deslous-Paoli et Héral, 1988), les différences de croissance entre les diploïdes fertiles et les triploïdes stériles ne peuvent que s'accroître avec l'âge (Allen, 1988). Dans notre étude, le naissain est âgé de 7 mois en octobre 2002. La reproduction n'intervient donc peu dans la première année du cycle de vie rejetant ainsi la troisième hypothèse expliquant les différences de croissance entre les triploïdes et les diploïdes.

De la même manière, la première hypothèse citée peut être écartée car les lots de la lignée haute et les témoins triploïdes ont montré des taux de mortalité identiques dans l'ensemble des sites. Par conséquent, le degré d'hétérozygotie des diploïdes et des triploïdes est identique entre les sites, alors que les différences de poids obtenus en octobre 2002 étaient de 1 % en faveur de la lignée haute à Ronce, et de 23 % et 54 % en faveur des triploïdes respectivement en RA et BDV.

Shpigel *et al.* (1992) ont montré pour des animaux d'une année que les différences de croissance entre les diploïdes et les triploïdes chez *C. gigas* sont plus accentuées en faveur des triploïdes lorsque la température de l'eau de mer est élevée, confirmant les observations de David (1989). Ce dernier a en effet obtenu chez *C. gigas* une plus grande différence de

croissance dans la baie de Quilcene (Etat de Washington, USA) où la température de l'eau est de 20°C en juillet et août, comparé à la baie de Westcott où la température n'est que de 16°C les 2 sites présentant des productivités identiques. Hand *et al.* (1998) ont également montré pour *S. commercialis*, une différence de croissance plus importante entre les diploïdes et les triploïdes dans les sites où la température moyenne de l'eau est la plus importante. Nos résultats montrent l'opposé avec les plus grandes différences de croissance entre les diploïdes et les triploïdes en BDV et en RA, sites où les températures de l'eau sont en moyenne de 18,3°C et 18,4°C, alors qu'à Ronce, site où la température de l'eau a été la plus importante avec 19,1°C, la différence de poids total n'est que de 5 % entre les témoins d'écloserie. La croissance étant principalement dépendante de la température, des conditions trophiques et du temps d'exondation (Héral et Deslous-Paoli, 1991), les différences de poids individuels observées entre les diploïdes et les triploïdes dans les trois sites sont donc la résultante des conditions trophiques compte tenu des degrés d'exondation identiques entre les sites. L'action de la nutrition a également été citée comme ayant un rôle pour expliquer les différences de croissance entre des individus diploïdes et triploïdes. Ainsi, Guo et Allen (1994) proposent que les cellules des triploïdes, qui seraient de taille plus importantes que celles des diploïdes, aient besoins de plus de nutriments pour se diviser et croître. Par conséquent, dans un environnement limité en nourriture et avant tout épisode de reproduction important, les triploïdes ont une croissance identique à celle des diploïdes. Dans le cadre de notre étude, la différence de croissance entre les diploïdes et les triploïdes est la plus importante en BDV. A Ronce, la différence de croissance entre les 2 qualités de cheptels est la plus faible. Comme la comparaison de la productivité des sites indique une disponibilité en ressource trophique beaucoup plus importante en BDV (Gouletquer *et al.*, 1996) que dans le bassin de Marennes-Oléron (Garnier-Géré *et al.*, 2002), les différences de poids total entre les diploïdes et les triploïdes sont donc plus le fait de la disponibilité en ressource trophique que de la température des sites. **Ces résultats tendent à supposer pour du naissain de *C. gigas* dans sa première année de cycle de vie que la seconde hypothèse de la taille des cellules plus importantes chez les triploïdes pourrait le mieux expliquer les différences de croissance observées par l'intermédiaire du facteur trophique.**

#### 4.3.3. Rendement

L'étude du rendement (poids total par poche) de *Crassostrea gigas* dans le cadre du programme 'Molluscan Broodstock Program' a montré de meilleures performances pour les

descendants de lots sélectionnés comparés à la descendance d'un lot non sélectionné (Langdon *et al.*, 2000 ; Langdon *et al.*, 2003). La réponse à la sélection et l'héritabilité réalisée sont fortes notamment lorsque les parents et les descendants sont évalués dans le même environnement. Dans le cadre de notre étude, la sélection de la survie n'a pas eu d'effet sur les performances de rendement en BDV. Pour ce site, les mortalités ont touché à 19 % les lots de la lignée basse contre 7 % pour la lignée haute (tableau 32). Le poids total individuel était supérieur de 7 % pour la lignée basse par rapport à la lignée haute (tableau 34). La combinaison de la croissance et de la survie explique alors l'absence de différence de rendement entre les 2 lignées en BDV. A l'inverse, la sélection de la survie montre très clairement une diminution des rendements pour les lots de la lignée basse par rapport aux lots de la lignée haute dans les sites de Ronce et RA. En octobre, la différence de rendement entre les 2 lignées est de 44 % et 77 % respectivement à Ronce et RA. Comme pour la BDV, aucune différence de croissance n'a été enregistrée après la période estivale entre les 2 lignées. La mortalité explique donc les résultats du rendement à cause d'une mortalité plus importante en lignée basse (33 % à Ronce et 43 % en RA), alors que la lignée haute montre moins de 8 % de mortalité dans ces 2 sites.

L'étude des corrélations entre la survie, le rendement et la croissance révèle que les corrélations sont les plus importantes entre la croissance et le rendement (0,94 – 0,95) en lignée haute, c'est à dire lorsque les mortalités restent faibles (tableau 39). Pour la lignée basse, les corrélations les plus importantes, comprises entre 0,73 et 0,92, sont obtenues entre le rendement et la survie. Des valeurs similaires sont également obtenus pour les 2 lignées montrant que **la survie est le principal facteur intervenant dans l'explication du rendement, confirmant les résultats acquis en 2001. La sélection de la survie a donc une influence sur les performances de rendements des cheptels.**

## 5. Conclusion

Tout d'abord, la sélection de la survie pour du naissain en période estivale n'a pas d'effet sur les performances de survies et de croissance des descendants de l'élevage larvaire à la micronurserie. En nurserie, des mortalités différentielles entre les lignées haute et basse sont constatées dans un des bacs d'élevage traduisant une réponse positive à la sélection dès cette phase de production. La détection du virus herpès pour ces cheptels pourrait également supposer une différence de sensibilité des lignées basse et haute, la première étant plus

sensible. Enfin, les performances de survie pendant les phases précoces (de l'élevage larvaire à la micronurserie) n'ont pas eu d'effet sur les performances de survie obtenues sur estran.

En RA, la sélection effectuée permet d'obtenir par rapport au témoin diploïde non sélectionnée (1) une amélioration significative de la survie pour les lots de la lignée haute (2) une diminution significative de la survie pour les lots de la lignée basse. En BDV et à Ronce, des différences de survie entre les 2 lignées montrent un effet de la sélection sur les performances de survies des descendants. Les héritabilités réalisées obtenues à Ronce et en RA indiquent les possibilités d'améliorer la survie du naissain en période estivale dans les sites caractérisés à fort potentiel de mortalité pour les juvéniles.

Enfin, la sélection n'a aucun effet sur la croissance des descendants, signifiant que l'amélioration de la survie permet une amélioration significative du rendement, les deux caractères étant fortement corrélés (corrélation supérieure à 0,85) dès que les mortalités excèdent les 15 %.

## **C. Sélection divergente : caractérisation des mortalités en laboratoire en 2002**

### **1. Introduction**

En complément du suivi *in situ*, plusieurs expériences de testage des cheptels de la sélection divergente ont été effectuées en laboratoire afin de comparer et vérifier les performances de survie des familles produites. Ainsi, 2 expériences du suivi de la mortalité ont été effectuées avant la mise sur site des cheptels au Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes. Ces deux expériences ont pour principal objectif de caractériser le plus précocement les mortalités des lots des lignées haute et basse. Une troisième expérience de caractérisation en laboratoire a également été effectuée à partir des reliquats des comptages du second point d'échantillonnage réalisé à Ronce. La mortalité a été suivie au Laboratoire de Génétique et Pathologie. Ces expériences font suite aux indications obtenues sur les mortalités précoces observées en laboratoire en 2001 sur les excédents de production des familles bi-parentales. Des mortalités différentielles entre familles avaient été observées pour les naissains surnuméraires dans les bassins extérieurs, ainsi que dans des bacs de l'écloserie (De Ambroggi, 2001 ; Soletchnik, 2001).

### **2. Matériel et méthodes**

#### **2.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois (expérience 1)**

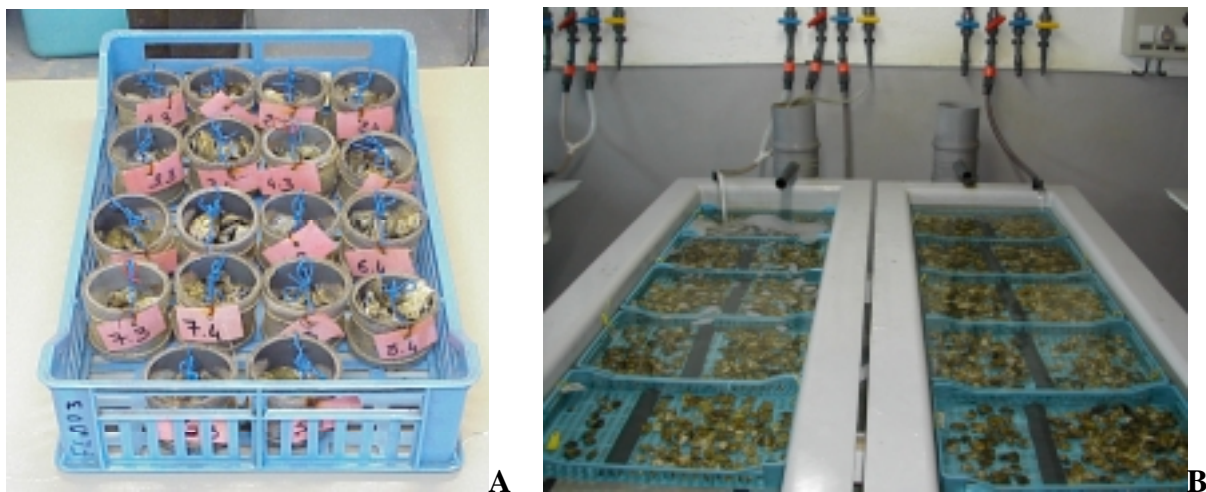
Les lots de la sélection divergente ont été transférés en nurserie à Bouin le 02 mai 2002. Lors du premier point de suivi de la mortalité en nurserie, le 11 juin 2002, 23 lots ont été ramenés au Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes (tableau 42).

Seuls 23 lots ont été ramenés sur le total de 29, car certains lots présentaient des effectifs trop insuffisants pour permettre d'effectuer à la fois la caractérisation sur estran, et la caractérisation précoce en laboratoire. Le 13 juin 2002, trois répliquats de 100 huîtres par lot ont été disposés dans des structures d'élevage appelées 'nacelles' (figure 50-A), puis les 69 nacelles ont été réparties au hasard en 4 clayettes dans un bac d'une capacité de 120 litres. Les clayettes ont été alternativement déplacées chaque jour de l'amont vers l'aval du bac afin

d'éviter une hétérogénéité des conditions de l'expérience. Le 20 juin à J7, un stress thermique a été appliqué au cheptel avec un passage de 2 h en étuve à 40°C. Un apport alimentaire en continu est effectué et le débit en eau de mer permet un renouvellement horaire du bac de 120 litres. Du 13 juin au 02 juillet, fin de cette expérience, 6 comptages ont été effectués en dénombant les mortes et les vivantes pour chaque nacelle. Enfin, pour 13 des lots étudiés lors de cette caractérisation précoce, un reliquat constitué de plusieurs centaines d'animaux était disponible. Ils ont été stockés en nacelles dans les mêmes structures d'élevage que les autres, sans toutefois faire l'objet de manipulations. Ces animaux n'ont pas été soumis au stress thermique, et le taux de mortalité a été déterminé à la fin de l'expérience (le 02/07/02) afin de comparer l'expression des mortalités des lots en fonction de l'application ou non d'un stress thermique.

**Tableau 42 : Lots utilisés pour les expériences de caractérisation des mortalités en laboratoire.**

Qualité	Expérience 1	Expérience 2	Expérience 3
Lignée haute	A, D, H, I, K, N, O, R, AC	A, D, H, K, N, R	A, D, E, H, I, K, N, O, R, S, AC
Lignée basse	B, C, F, J, M, P, W, AB, AD	L, M, P, W, AB	B, C, F, J, L, M, P, W, Z, AB, AD
Témoin 2N	Q, T, U, X	Q, T, U, X	Q, T, U, X
Témoin 3N	Y	Y	Y

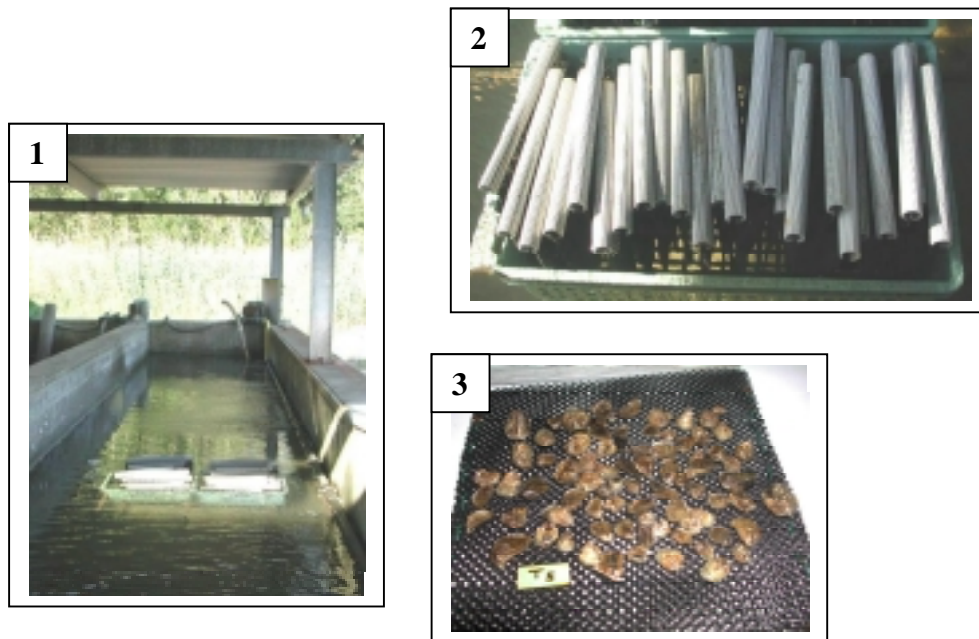


**Figure 50 : Structures d'élevages pour les expériences 1 et 3. A : nacelles disposées dans une clayette ; B : clayettes disposées en bac de 120 litres.**



## 2.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois (expérience 2)

Six lots résistants, 5 lots sensibles et 5 lots témoins ont été pris en compte dans la deuxième expérience (tableau 42). La diminution du nombre de lots utilisés est due au fait qu'ils doivent également fournir suffisamment d'individus pour le passage sur estran. De plus, un des bacs de la nurserie présentait des mortalités importantes pour 5 lots. Ils n'ont donc pas été inclus dans l'expérience. Les huîtres ont été tamisées le 04 juillet 2002, et seuls les animaux ayant une taille supérieure à 8 mm ont été utilisés pour la seconde caractérisation précoce (protocole identique de la caractérisation sur estran). Les lots ont été transférés au Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes, puis disposés dans un bassin extérieur en béton d'un volume de 15 m<sup>3</sup>, dans un panier Nortène contenant des poches ostréicoles de 24,5 \* 26,5 cm en maille de 5 mm (figure 51). 3 poches de 100 huîtres ont été constituées par lot et la mortalité a été suivie du 5 juillet au 5 août 2002 par 7 comptages.



**Figure 51 : Structures d'élevages de la deuxième expérience.** 1 : Bac en béton de 15 m<sup>3</sup>. 2 et 3 : panier Nortène et poches de 24,5 x 26,5 cm contenant la sous population de 100 huîtres.

### **2.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage *in situ*** (expérience 3)

Le 22 août 2002, pour le second point d'échantillonnage de la survie des lots de la sélection divergente présents à Ronce, les taux de mortalités sur estran ont été déterminés. Les mortalités moyennes relevées étaient inférieures à 3 % pour la lignée haute et les témoins d'écloserie (Partie III. B. 3.4.2.2. tableau 31). Les lots de la lignée basse ont montré une mortalité moyenne de 12 %, mais pour 7 lots sur 11, la mortalité a été inférieure à 3 %. Seuls les lots B, C, F et J, ayant subi des mortalités en nurserie, ont montré une mortalité moyenne de 30 %. Dans le but de déterminer si des mortalités pouvaient également affecter ces cheptels après 42 jours de testage *in situ*, 100 huîtres par lot ont été conservées puis disposées en bac de 120 litres à l'écloserie du Laboratoire de Génétique et Pathologie (figure 50-B). Les lots suivis sont indiqués en tableau 42. A partir du 27 août, un suivi journalier de la mortalité a été entrepris jusqu'au 04 septembre, date de la fin de l'expérience.

### **2.4. Analyses statistiques**

Les probabilités de survies des lots 'R' et 'S' ont été analysées par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit. Le classement entre les lots est obtenu par l'option lsmeans de la procédure (SAS Institute Inc., 1995b).

#### ***Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois :***

Les performances de survie entre les lignées haute et basse, puis entre les lignées haute et basse, et les témoins 2N et 3N ont été analysées pour la condition ayant subi le stress thermique selon le modèle (a) présenté ci-dessous. De même, la comparaison des performances de survie entre les 4 qualités de cheptels a été réalisée en condition ayant subi ou non le stress thermique, et en ne prenant en considération que les lots communs testés dans les 2 conditions selon le modèle (b). Les modèles utilisés s'écrivent :

*(a) Modèle qualité avec stress thermique :*

Logit (survie) = qualité + famille(qualité)

(b) Modèle qualité comparaison des conditions avec ou sans stress thermique :

$$\text{Logit (survie)} = \text{condition} + \text{qualité} + \text{condition} * \text{qualité}$$

***Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois :***

Les performances de survie entre les lignées haute et basse, puis entre les lignées haute et basse, témoins 2N et 3N ont été analysées par le modèle (a) de l'expérimentation 1.

***Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage in situ :***

Idem à l'expérience 2, sauf que le lot 3N a été exclu de l'analyse statistique car aucun réplicat n'était disponible pour cette expérience. Le modèle s'écrit donc :

$$\text{Logit (survie)} = \text{qualité}$$

### 3. Résultats

Seuls les résultats entre les qualités des cheptels à savoir les tests entre les lignées haute et basse, et entre les lignées haute et basse et les témoins 2N et 3N sont présentés pour des raisons de concision.

#### 3.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois

##### *Lots ayant subi le stress thermique :*

A la fin de l'expérience, les mortalités étaient comprises entre 17,0 % et 34,1 % pour les lots de la lignée haute, entre 23,3 % et 70,0 % pour les lots de la lignée basse, entre 13,6 % et 50,3 % pour les témoins 2N, et entre 37,3 % et 49,0 % pour le témoin 3N. L'évolution des mortalités moyennes pour les 4 catégories de cheptels est représentée en figure 52. Une différence significative de mortalité entre les lignées haute et basse est mise en évidence à partir du 8<sup>ème</sup> jour de l'expérience jusqu'au 02 juillet 2002 ( $\chi^2 = 133,76$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleures performances de survie pour les lots de la lignée haute.

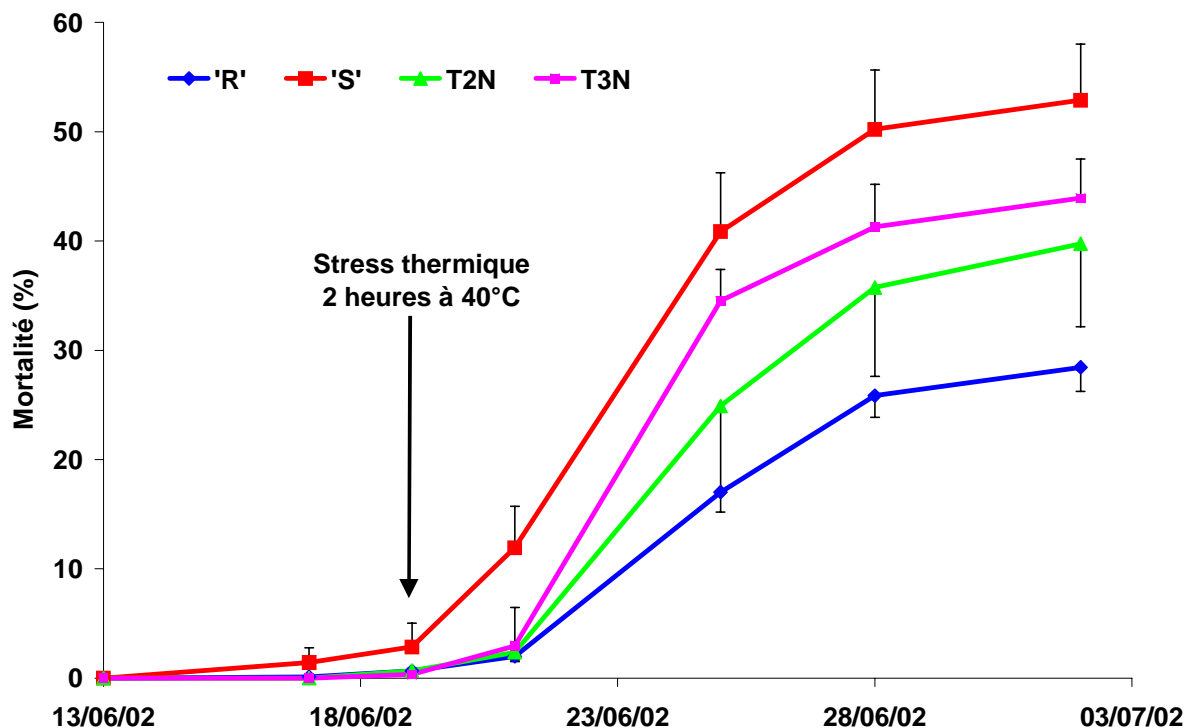
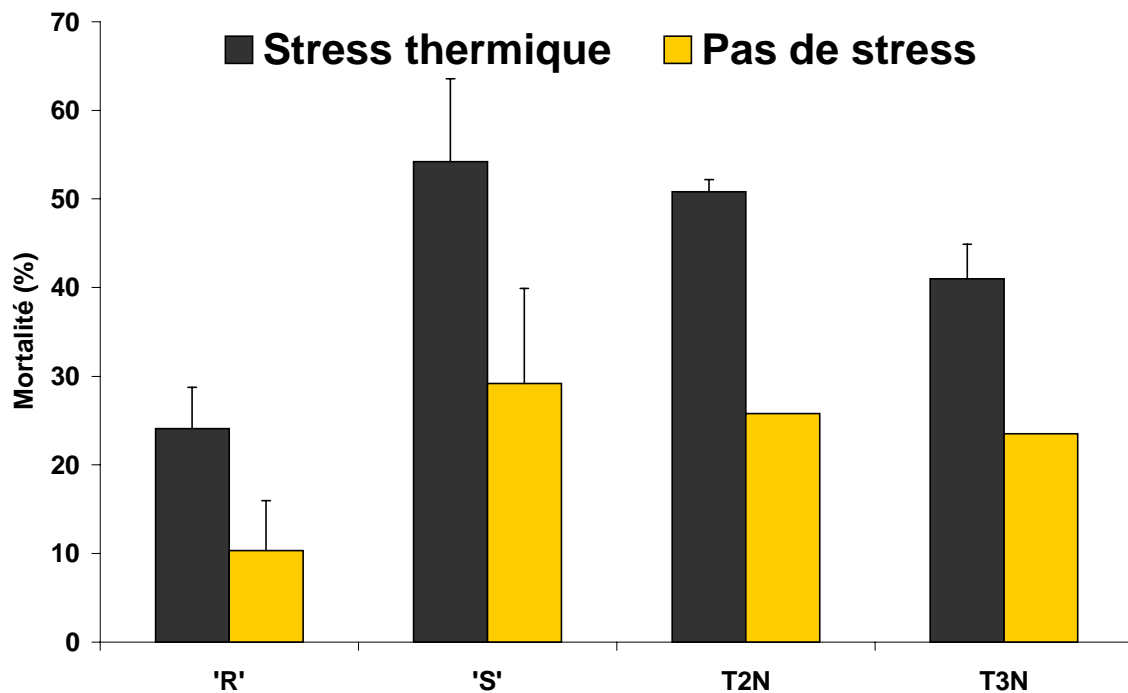


Figure 52 : Evolutions de la mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de cheptels de l'expérience 1. 'R' lots 'résistants' ; 'S' : lots 'sensibles' ; T2N : témoin diploïde ; T3N : témoin triploïde.

De même, une différence significative de survie entre les lignées haute et basse, témoin 2N et 3N a été observée à la fin de l'expérience ( $\chi^2 = 147,30$  ;  $p < 0,0001$ ). Les lots de la lignée haute ont présenté des survies significativement supérieures comparées à celles des 3 autres cheptels. Aucune différence de survie n'a été trouvée entre les témoins 2N et 3N, et enfin, les lots de la lignée basse ont montré des survies significativement plus faibles comparées aux survies des lots de la lignée haute et des témoins 2N et 3N.

#### **Comparaison des lots avec ou sans stress thermique :**

Les mortalités moyennes à la fin de l'expérience étaient de  $42,5 \pm 11,7$  % pour les lots ayant subi le stress thermique contre  $22,2 \pm 7,2$  % pour les lots non stressés, montrant une différence significative de survie entre les conditions de stress ( $\chi^2 = 16,97$  ;  $p < 0,0001$ ).



**Figure 53 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types des 4 catégories de cheptels de l'expérimentation 1 ayant ou non subi un stress thermique. 'R' lots 'résistants' ; 'S' : lots 'sensibles' ; T2N : témoin diploïde ; T3N : témoin triploïde.**

La figure 53 représente les pourcentages de mortalité observés à la fin de l'expérience des lots communs ayant subi ou non le stress thermique. Une différence significative de survie entre les lignées haute et basse, témoin 2N et 3N est de nouveau mise en évidence ( $\chi^2 = 37,66$  ;  $p < 0,0001$ ), et aucune interaction « condition-qualité » significative n'a été observée

( $\chi^2 = 0,47$  ;  $p = 0,93$ ). Dans les 2 conditions, les lots de la lignée haute présentent les meilleures survies comparées aux 3 autres qualités, et aucune différence significative de survie n'a été mise en évidence entre les lots de la lignée basse et les témoins 2N et 3N.

### 3.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois

L'évolution de la mortalité moyenne pour chaque catégorie de lot est indiquée en figure 54. Les mortalités enregistrées au 05 août 2003, soit 32 jours après le début de l'expérience, étaient de  $18,4 \pm 9,0$  % pour la lignée haute et  $48,5 \pm 15,6$  % pour la lignée basse indiquant une différence significative entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 132,73$  ;  $p < 0,0001$ ). Pour les témoins 2N et 3N, les mortalités étaient respectivement de  $43,9 \pm 8,5$  % et  $20,4 \pm 2,9$  %. La comparaison entre les 4 catégories de cheptels montre également une différence significative de survie ( $\chi^2 = 117,03$  ;  $p < 0,0001$ ). Ainsi la lignée haute et le témoin 3 N possèdent des survies identiques, alors que le témoin 2N montre des survies significativement plus faibles que les 2 lots précédents. De même, une différence significative de survie entre ces 3 catégories de cheptels et la lignée basse est mise en évidence avec les mortalités les plus importantes pour les lots de la lignée basse.

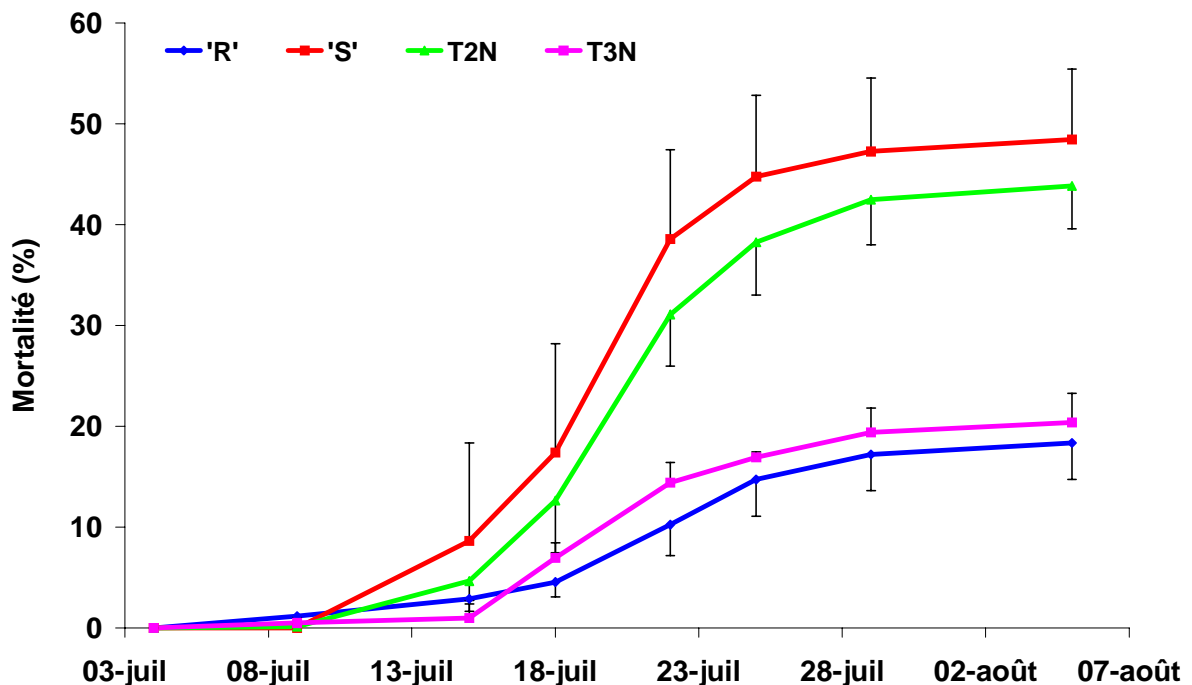
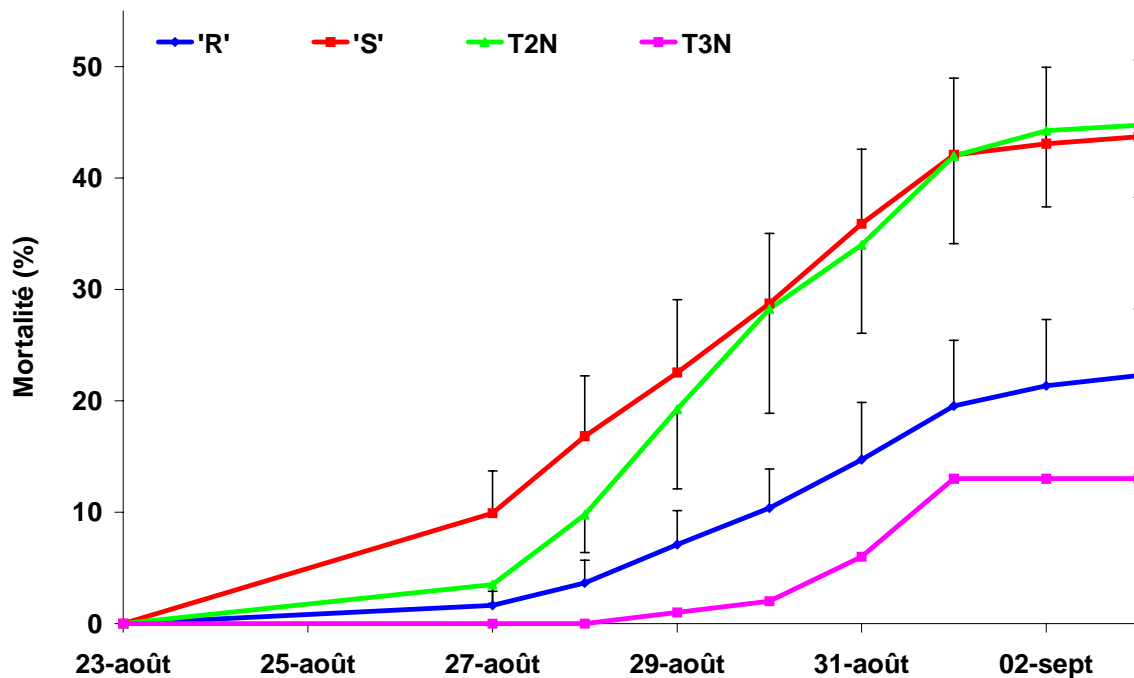


Figure 54 : Evolutions de mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de

**cheptels de l'expérience 2.** 'R' lots 'résistants' ; 'S' : lots 'sensibles' ; T2N : témoin diploïde ; T3N : témoin triploïde.

### 3.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage *in situ*

La dynamique de la mortalité de cette expérience est représentée en figure 55. Au 04 septembre 2002, les mortalités sont comprises entre 4 % et 74 % pour une moyenne de  $23,4 \pm 19,4$  % pour les lots de lignée haute et entre 6 % et 83 % pour une moyenne de  $44,1 \pm 21,5$  % pour les lots de la lignée basse. Une différence significative de survie entre les 2 lignées est mise en évidence dès le 4<sup>ème</sup> jour d'expérience jusqu'à la fin de l'expérience ( $\chi^2 = 5,04$  ;  $p = 0,02$ ). Concernant les témoins d'écloserie, les mortalités sont comprises entre 31 % et 59 % pour une moyenne de  $44,8 \pm 13,0$  % pour les lots diploïdes. Elle est de 13 % pour le lot d'huître triploïde. Une différence significative de survie est également obtenue entre les lots des lignées haute et basse, et le témoin 2N ( $\chi^2 = 6,44$  ;  $p = 0,0401$ ) avec la meilleure survie pour la lignée haute, alors qu'aucune différence de survie n'est mise en évidence entre la lignée basse et le témoin 2N.



**Figure 55 :** Evolutions de la mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de cheptels de l'expérience 3. 'R' lots 'résistants' ; 'S' : lots 'sensibles' ; T2N : témoin diploïde ; T3N : témoin triploïde.

## 4. Discussion

### 4.1. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3 mois

Avant l'application du stress thermique, aucune mortalité n'a été enregistrée pour l'ensemble des lots quel que soit la qualité des cheptels (lignée haute, basse, témoin d'expérimentation pour tous les lots 2N et 3N), excepté pour la famille J de la lignée basse qui a subi 20,6 % de mortalité au 19 juin 2002. Au même moment en nurserie, ce lot subissait des mortalités importantes atteignant à la fin de la période de nursage au 11 juillet 2002 78,1 %. Le déclenchement synchrone des mortalités pour ce lot au laboratoire et en nurserie, permet d'affirmer que les individus du lot J au 11 juin (date du transfert des huîtres de la nurserie au Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes) étaient « fragilisé » sans que la ou les causes ne soient connues (agents pathogènes, rôle de la reproduction, physiologie...). Le stress du maniement des huîtres le 11 juin a probablement été un des facteurs déclenchant des mortalités ayant affecté ce lot. De même, les mortalités en nurserie du lot J ont été associées à la présence de virus de type herpes pour des animaux moribonds (en cours de mortalité) et des animaux vivants pour ce lot. Cette famille pourrait présenter une sensibilité plus importante à cette infection par rapport à d'autres familles analysées (cf Partie III. B. 4.2.)

Deux jours après l'application du stress thermique, des mortalités élevées ont été reportées pour les familles B et F de la lignée basse avec respectivement 31,4 % et 23,4 %. Au 25 juin 2002, soit 5 jours après l'application du stress thermique, tous les lots de la lignée basse, ainsi que les témoins d'écloserie diploïdes et triploïdes ont exprimé plus de 20 % de mortalité excepté le témoin diploïde T et le lot P avec respectivement 4,7 % et 14,3 % de mortalité. Au contraire, les lots de la lignée haute présentent des mortalités de moindres intensités n'excédant pas les 25 %. Enfin au 02 juillet, soit 12 jours après le stress thermique, les lots ne montrent plus de mortalités importantes. L'épisode de mortalités s'achève donc entre le 8<sup>ème</sup> et le 10<sup>ème</sup> jour après l'application du stress thermique. **L'application du stress thermique permet donc de déclencher des mortalités dans l'ensemble des lots, l'intensité étant fonction de la base génétique des cheptels.**

Dans la littérature, il a été démontré chez *C. gigas* que des huîtres ayant subi un choc thermique à 37°C pendant une heure acquièrent une thermotolérance temporaire (Shamseldin *et al.*, 1997 ; Clegg *et al.*, 1998). Shamseldin *et al.* (1997) ont également suggéré une différence de thermotolérance entre les stocks d'huîtres. Récemment, ce constat a été confirmé par Encomio et Chu (2003) qui ont montré pour *C. virginica* une différence de



thermotolérance entre stocks avec de meilleures performances pour le stock de Chesapeake comparé à celui de Louisiane. Nos résultats montrent une différence significative de survie entre les lots des lignées haute et basse, indiquant **qu'il pourrait également s'agir d'une meilleure thermotolérance des huîtres de la lignée haute comparée à celles de la lignée basse.**

Dans la littérature, il a été montré une corrélation entre l'induction de la thermotolérance et l'expression des protéines de stress « Heat Shock Protein » (HSP) pour de nombreux organismes (Solomon *et al.*, 1991 ; Weber, 1992 ; Sanders *et al.*, 1994 ; Hoffman et Somero, 1996 ; Roberts *et al.*, 1997). Chez *Crassostrea gigas*, l'application d'un choc thermique de 37°C pendant une heure entraîne la synthèse de 3 protéines de la famille des HSP-70 dont la quantité reste importante dans les 2 semaines suivant le stress (Clegg *et al.*, 1998). Ces protéines de stress ont pour principales actions de réparer les protéines endommagées par le choc thermique, de favoriser la dégradation des protéines dénaturées par ce choc et d'induire la néosynthèse de protéines de remplacement. Ces différents processus sont fortement consommateurs d'énergie (ATP), alors que les réserves énergétiques disponibles en période estivale sont au plus faible (Heude-Berthelin, 2000). Ce déséquilibre énergétique peut donc causer la mort des animaux si les réserves établies préalablement ne suffisent pas à faire face aux différentes demandes de l'organisme (Gouletquer *et al.*, 1998).

Dans le cadre de notre étude, les témoins diploïdes et triploïdes ont montré des performances de survie intermédiaire à celles des 2 lignées. Le témoin diploïde montre également une meilleure survie comparée au témoin triploïde. Les triploïdes présentant trois lots de chromosomes contre deux pour les diploïdes, la quantité de HSP-70 synthétisée pendant et après la période de stress chez les triploïdes pourrait être plus importante que pour les diploïdes. Par conséquent, la quantité d'énergie nécessaire pour répondre à ce stress doit être plus importante pour les huîtres triploïdes, d'où leur performance de survie plus faible dans notre expérience. Aussi, la sélection effectuée à partir des performances des survies des familles de la première génération sur estran a peut-être de manière involontaire sélectionnée des huîtres présentant des thermotolérances et/ou des capacités de synthèse des protéines de stress extrême. Des études complémentaires concernant la quantité de HSP-70 synthétisée pour les lots des lignées haute et basse, ainsi que pour des lots non sélectionnés diploïdes et triploïdes, pourraient être envisagées pour une meilleure compréhension des mortalités estivales.

Dans le cadre de l'expérimentation 1, certains lots des lignées haute et basse, témoins diploïdes et triploïdes n'ont pas subi de stress thermique. A la fin de l'expérience, les lots de

la lignée haute ont montré de nouveau les meilleures survies comparées aux lots de la lignée basse. De même, les 2N et les 3N ont montré des performances intermédiaires aux 2 lignées. Ainsi sans stress thermique, la composante génétique s'est de nouveau exprimée. L'application du stress thermique n'a fait qu'exacerber les mortalités pour les 4 catégories de cheptels avec des intensités deux fois plus importantes pour les lots ayant subi le choc thermique.

#### 4.2. Caractérisation précoce de la mortalité pour du naissain âgé de 3,5 mois

L'apparition des mortalités a eu lieu 11 jours après le début de l'expérience pour un seul des lots testés, à savoir le lot AB de la lignée basse, avec 31,7 % de mortalités. L'expression de la plus forte mortalité au cours de cette deuxième expérience, survient entre le 15 et le 22 juillet (figure 54), période pendant laquelle la température de l'eau de mer passe de 19 à 21°C sur estran (Partie III. B. 3.4.1. figure 43). Dans le cadre du programme MOREST, le seuil de 19°C pour la température de l'eau de mer a été défini comme étant la valeur à partir de laquelle les mortalités estivales peuvent se déclencher (Moal *et al.*, 2003 ; Soletchnik *et al.*, 2003). Notre expérience confirme l'importance de cette valeur seuil de 19°C pour le déclenchement des mortalités. Il est de nouveau à noter **l'importance de la composante génétique avec les meilleures survies pour les lots de la lignée haute, alors que les lots de la lignée basse présentent des mortalités pratiquement 3 fois plus importantes.** La comparaison des taux de survies entre les témoins d'écloseries diploïdes et triploïdes révèle **l'importance de la ploïdie dans l'intensité des mortalités de ces cheptels** avec de meilleures performances pour les triploïdes.

Il a été montré que le témoin triploïde présente avec 79,6 % d'aussi bonnes performances de survie que les lots de la lignée haute avec 81,6 %. De même, le témoin diploïde montre des mortalités élevées (43,9 %) équivalentes à celle des lots de la lignée basse (48,5 %). L'écart de la mortalité entre les 2 lignées sélectionnées est plus important de 28 % que l'écart de mortalité obtenu entre les 2N et les 3N. Par conséquent, la composante génétique des cheptels est un facteur plus important à prendre en considération dans la compréhension des mortalités estivales que la ploïdie sans négliger ce dernier point.

### 4.3. Caractérisation de la mortalité après une période de 42 jours de testage *in situ*

A la suite du second point de suivi de la caractérisation sur estran des lots de la sélection divergente, les mortalités sont restées inférieures à 6 % excepté pour les lots B, C, F et J. En nurserie, avant la mise en élevage, ces lots subissaient déjà des mortalités, et les 30 % de mortalités obtenues le 22 août 2002 ne sont que la résultante de cet épisode. En conséquence, les 42 jours de testage *in situ* à Ronce, n'ont pas permis aux mortalités estivales de s'exprimer pour les lots de la sélection divergente produits en éclosérie et indemnes de mortalité en nurserie.

Lors du premier point de suivi de la mortalité en laboratoire, le 27 août, aucune mortalité n'a été relevée sauf pour les lots Z, AB et AD qui appartiennent à la lignée basse, et qui ont montré des mortalités comprises entre 26 et 32 %. Entre le 27 août et le 02 septembre, un épisode de mortalité important a touché de nombreux lots avec des intensités plus importantes pour les lots de la lignée basse et les témoins diploïdes. Les mortalités ont également touché les lots de la lignée haute, mais les intensités ont été 2 fois plus faibles. Cet épisode de mortalité montre que les huîtres relevées au 22 août étaient dans un état de « fragilité », et que la seule manipulation des cheptels a pu déclencher cet épisode.

A la fin de l'expérience, des mortalités différentielles entre les lots des lignées haute et basse ont été de nouveau obtenues soulignant également l'importance de la composante génétique pour la survie. Enfin, le témoin triploïde a présenté les meilleures survies, mais ce lot n'était représenté que par un seul réplicat. Néanmoins, le même constat a été observé au 22 août avant la caractérisation au laboratoire, confirmant l'importance de la ploïdie dans le phénomène des mortalités estivales.

Dans cette expérience, les taux de mortalités pour la lignée haute et la lignée basse ont montré une hétérogénéité importante au niveau des lots. Pour exemple, le lot J n'a montré que 6 % de mortalité en laboratoire. Ce résultat est la conséquence que ce lot a subi des mortalités de 78,1 % en nurserie, puis les survivants mis en élevage ont également subi 30 % de mortalités pendant les 42 jours de caractérisation sur estran. Ainsi, le potentiel de morbidité de cette famille s'est totalement exprimé avant le début de l'expérience au laboratoire. Dans le même cas, les lots B, C et F ont présenté des mortalités de moindre intensité en laboratoire comparé aux autres lots de la lignée basse. Au contraire, à la fin de l'expérience, un lot de la lignée haute a subi des mortalités de 74 %. Ce lot est issu du croisement entre les familles F2-8 et F15-58, et les mortalités enregistrées ne sont pas encore expliquées.

La particularité de cette expérience réside également d'un suivi journalier des mortalités réalisé entre le 27 août et le 04 septembre. Par l'intermédiaire de ce suivi, l'apparition des mortalités pour chaque lot a été obtenue. Ainsi, le début des mortalités diffère entre les lots, et il est compris entre le 24 août (lots Z, AB et AD) et le 30 août (lots O, P, X). Lorsqu'un lot est touché par de la mortalité, celle-ci dure au maximum 5 jours. Pour exemple, le lot W de la lignée basse montre une mortalité cumulée de 0% le 27 août, puis 13 % le 28, 17 % le 29, 26 % le 30, 39 % le 31 août et 45 % le 1<sup>er</sup> septembre. A la fin de l'expérience le 04 septembre, le pourcentage de mortalités cumulées du lot W était de 46 %. Par conséquent, l'épisode de mortalité en intra-lot est très localisé dans le temps, d'où les difficultés pour d'autres thématiques de recherches de cibler les périodes de prélèvements dans le milieu extérieur, prélèvements soumis à l'accessibilité des cheptels.

#### **4.4. Synthèse des trois expériences de caractérisation des performances de survie des lots de la sélection divergente et des témoins d'écloserie**

Aux Etats-Unis, Beattie *et al.* (1980) ont appliqué des challenges thermiques à 21°C pour sélectionner des huîtres *Crassostrea gigas* pour leur résistance aux mortalités. Les descendants de ces huîtres ont été testés sur estran mais également en laboratoire à des températures de 21°C. Des mortalités différentielles entre familles ont été enregistrées dans les 2 conditions, et les auteurs montrent que les performances de survies des familles *in situ* correspondent à celles obtenues en laboratoire excepté pour deux familles. Dans le cas de notre étude, des mortalités différentielles entre les lots des lignées haute et basse ont été obtenues dans les 3 expériences au laboratoire, ainsi qu'au 08 octobre 2002 pour l'expérience de caractérisation sur estran de ces 2 lignées dans les 3 sites ateliers. La comparaison des performances de survies en laboratoire et *in situ* des 4 catégories de cheptels montre des mortalités de plus fortes intensités pour les expériences en laboratoire comparées aux mortalités obtenues sur le site de Ronce. Les valeurs obtenues pour les lots des lignées haute et basse, ainsi que pour le témoin diploïde en laboratoire sont proches des pourcentages de mortalités de ces cheptels obtenus le 08 octobre 2002 en RA, site où les mortalités ont été les plus importantes pour la caractérisation *in situ* des cheptels. La même tendance est observée pour le lot triploïde sauf lorsque celui-ci subit un choc thermique, où l'intensité des mortalités est alors beaucoup plus importante.

## 5. Conclusion

Des mortalités différentielles entre lots descendants de familles « résistantes » et « sensibles » ont été observées en laboratoire quelle que soit la date du début de l'expérience, quels que soient les lots testés, quelles que soient les structures d'élevages (nacelles, clayettes, poches ostréicoles, bacs de 120 litres, bacs de 15 m<sup>3</sup>). La comparaison simultanée avec l'estran où aucune mortalité ne s'exprime durant les 15 premiers jours d'élevage (résultats de 2001 confirmés en 2002), montre que ces "structures" constituent autant d'environnements "stressants", modèles potentiels d'études pluridisciplinaires de MOREST (accès facile aux cheptels, suivi à pas de temps serré...). Pour les 3 expériences, il a été démontré que les épisodes de mortalités ayant touchés les lots se produisent au maximum sur 10 jours pour les différentes catégories de cheptels. De plus, l'analyse journalière de la mortalité pour chaque lot indique qu'un lot ne montre des mortalités importantes que pendant une période de 5 jours, d'où l'importance de cibler les échantillonnages pendant cette période lors d'études de la mortalité estivale.

Confirmant les expérimentations conduites en 2001, ces résultats montrent comment durant la période estivale, les structures d'élevage en nurseries ou en bassins en béton sont des structures propices à l'expression de la mortalité. **Les structures des laboratoires permettent une expression précoce et plus intense des mortalités** et ce pour l'ensemble des cheptels (lignées haute et basse, témoins diploïde et triploïde). De même, l'application d'un stress thermique permet le déclenchement immédiat de la mortalité ainsi qu'une expression plus intense pour l'ensemble des cheptels.

**Les résultats de ces 3 expérimentations confirment bien qu'une composante héréditaire de la « mortalité » existe.** De même, des résultats aussi nets montrent également que le facteur héréditaire ne peut seul être mis en cause. D'autres facteurs (facteurs environnementaux, pathogènes...) sont impliqués et agissent en synergie avec cette composante héréditaire rejoignant le schéma avec les interactions entre les compartiments de l'hôte, de l'environnement et du pathogène.

Enfin, ces expériences ont permis de sélectionner, dès août 2002, des lots des lignées issus de parents sélectionnés comme « résistants » et « sensibles ». Les résultats obtenus en laboratoire ont permis de connaître avant la fin de l'expérience de caractérisation sur estran, les performances des lots des lignées haute et basse. Les lots présentant les meilleures performances de survies et ceux présentant les mortalités les plus importantes ont été conservés en effectifs importants en nurserie. Ces cheptels présentant des phénotypes opposés

pour la survie, conservés indemnes de mortalités dans cet environnement favorable, ont permis à d'autres thématiques du programme MOREST de réaliser de nombreuses expérimentations en 2003.

D'après ces éléments de réponse, il est tout à fait possible d'envisager de caractériser les cheptels en laboratoire au lieu de la caractérisation sur estran qui demande plus d'effort et qui est soumis à plus de contraintes (facilité d'accès, entretien des cheptels sur les parcs...).

## D. Croisements consanguins : de la production aux caractérisations sur estran et au laboratoire en 2002

### 1. Introduction

Chez les bivalves marins, l'effet de la consanguinité a été reporté sur de nombreux caractères sélectionnables. Ainsi, un programme de sélection chez *Ostrea edulis* visant à améliorer le taux de croissance a montré un gain de poids total de 23% en moyenne en première génération (Newkirk et Haley, 1982). En seconde génération, aucune différence significative de poids total n'a été observée entre les contrôles et les lots sélectionnés suggérant une dépression de consanguinité (Newkirk et Haley, 1983). De la même manière, Naciri-Graven *et al.* (1998) ont réalisé un programme de sélection massale pour l'amélioration de la survie d'*O. edulis* au parasite protozoaire *Bonamia ostreae*. Une amélioration significative de la survie et une prévalence plus faible ont été montrées pour les lots sélectionnés comparés au contrôle excepté une des souches de la seconde génération où l'effet de la consanguinité a été incriminé. Chez *Crassostrea gigas*, Beattie *et al.* (1987) ont observé pour des animaux âgés de 2 ans en première génération, une longueur de la coquille, des poids de chair frais et sec plus faibles pour les lots consanguins comparés aux contrôles. Manzi *et al.* (1991) ont également montré pendant les deux premières années un taux de croissance plus faible pour les lots consanguins comparé aux lots non consanguins pour *Mercenaria mercenaria*. Chez l'huître perlière *Pinctada fucata martensii*, Wada et Komoru (1994) ont croisé 10 mâles et 10 femelles de 5<sup>ème</sup> génération sélectionnés pour la couleur de coquille. En supplément, les femelles sélectionnées ont été croisées avec des mâles du milieu naturel. Les mâles sélectionnés ont également été croisés avec des femelles du milieu naturel. A la fin des 2 expériences réalisées dans le cadre de cette étude, il a été montré des différences significatives de croissances et de mortalités entre le lot consanguin et les 2 lots hybrides, les moins bonnes performances étant toujours pour le lot consanguin.

Tous ces résultats ont été attribués soit à la dépression de consanguinité qui a comme définition la réduction moyenne phénotypique pour les caractères en rapport avec la reproduction ou l'efficacité physiologique (Falconer, 1981), soit à l'hétérosis, c'est à dire que la « vigueur hybride » entraîne une augmentation des caractères qui avaient été précédemment réduits par la consanguinité. Ce qui revient à dire que la « fitness » perdue par l'effet de la consanguinité tend à revenir avec les croisements (Falconer et Mackay, 1996).

En seconde génération, en supplément des lots de la sélection divergente, des croisements en consanguinité ont été réalisés d'une part pour conserver les familles présentant des phénotypes 'résistants' ('R') et 'sensibles' ('S') aux phénomènes des mortalités estivales si le caractère n'était pas héritable, et d'autre part pour déterminer l'action de la consanguinité sur les performances de survie, croissance et rendement des lots. Ainsi, des témoins d'écloserie non sélectionnés et croisés hors consanguinité ont également été produits pour cette étude. Un suivi des performances de survie de ces lots a été entrepris sur le site de Ronce pendant la période estivale 2002, et une expérience de caractérisation en laboratoire a été effectuée.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1. Choix des parents**

Les familles identiques à celles utilisées pour la création des lots de la sélection divergente ont été retenues. De même, les pools des 3 séries ont été utilisés pour produire des témoins d'écloserie diploïdes. Tous les parents proviennent des reliquats conservés indemnes de mortalités en 2001. Le parcours zootechnique des parents est indiqué dans la partie III. B. § 2.2.

### **2.2. Plan de croisements**

La date d'entrée en maturation des parents fut le 04 mars 2002. Les croisements ont eu lieu le 29 avril 2002 avec la constitution de 12 lots pour la lignée consanguine haute (CH) (tableau 43) issue des parents sélectionnés comme « résistants », et de 12 lots pour la lignée consanguine basse (CB) (tableau 44) issue des parents sélectionnés comme « sensibles ». Comme pour la sélection divergente, un nombre important de parents a été utilisé pour la constitution de chaque lot avec en moyenne 28 mâles et 30 femelles.

D'après le plan de croisements, des lots consanguins issus des familles de plein-frères ont été produits, ainsi que des lots consanguins issus des familles de demi-frères avec pour exemple les lots obtenus par les croisements des familles issus du mâle 2 :

- 2 lots consanguins issus de familles de plein-frères : lot 1 et 4 (coefficient de consanguinité  $F = 0,25$ ),



- 2 lots consanguins issus de familles de demi-frères : lot 2 et 3. Ces 2 lots proviennent de croisements utilisant les familles F2-5 et F2-8 (coefficient de consanguinité  $F = 0,125$ ).

**Tableau 43 : Plan de croisement pour l'obtention de la lignée consanguine haute.** Les numéros correspondent à la nomenclature utilisée en élevage larvaire, micronurserie et nurserie, les lettres correspondent à la nomenclature des lots sur estran.

Mâle			2		9		15	
Famille G1			F2-5	F2-8	F9-35	F9-36	F15-57	F15-58
Sexe			Mâle	Mâle	Mâle	Mâle	Mâle	Mâle
2	F2-5	Femelle	1 (A2)	2 (C2)				
	F2-8	Femelle	3 (F2)	4 (G2)				
9	F9-35	Femelle			5 (J2)	6 (K2)		
	F9-36	Femelle			7 (N2)	8 (O2)		
15	F15-57	Femelle					9 (R2)	10 (S2)
	F15-58	Femelle					11 (V2)	12 (W2)

**Tableau 44 : Plan de croisement pour l'obtention de la lignée consanguine basse.** Les numéros correspondent à la nomenclature utilisée en élevage larvaire, micronurserie et nurserie, les lettres correspondent à la nomenclature des lots sur estran.

Mâle			4		7		14	
Famille G1			F4-15	F4-16	F7-25	F7-26	F14-54	F14-55
Sexe			Mâle	Mâle	Mâle	Mâle	Mâle	Mâle
4	F4-15	Femelle	13	14 (Y2)				
	F4-16	Femelle	15 (B2)	16 (D2)				
7	F7-25	Femelle			17 (E2)	18 (H2)		
	F7-26	Femelle			19 (I2)	20 (L2)		
14	F14-54	Femelle					21 (M2)	22 (P2)
	F14-55	Femelle					23 (Q2)	24

Les 3 témoins d'éclosion diploïdes ont été générés en croisant les témoins en inter-séries (témoin de la série 1 \* témoin de la série 2). Les lots ont été dénommés T2, U2 et X2 et ils correspondent respectivement aux témoins de la sélection divergente Q, T et U.

Les lots des lignées consanguines haute et basse ont été disposés en jarre d'élevage larvaire de 30 litres alors que les témoins ont été disposés en jarre de 150 litres.

### **2.3. Elevages larvaires, micronurserie et nurserie**

Le protocole zootechnique est identique à celui utilisé pour les lots de la sélection divergente. L'élevage larvaire s'est déroulé du 29 avril au 28 mai 2002, la micronurserie du 17 mai au 18 juin 2002 et la nurserie du 18 juin au 07 août 2002. Aucun tamisage sélectif n'a été réalisé afin de conserver l'intégralité des lots pendant les phases précoces. Une semaine avant la mise sur site, les individus non retenus par la maille de 8 mm ont été éliminés. Un suivi continu de la température a été réalisé en élevage larvaire, micronurserie et nurserie à l'aide de thermo-boutons « ThermoTrack Pcpo » avec une acquisition toutes les 20 minutes en élevage larvaire et micronurserie, et toutes les heures en nurserie.

### **2.4. Caractérisation sur estran : suivi *in situ***

La mise sur estran des cheptels des lots consanguins et des témoins a eu lieu le 08 août 2002 sur **le site de Ronce uniquement**. Le protocole expérimental est identique à celui effectué pour les lots de la sélection divergente sauf que le premier point de suivi de la croissance, du rendement et de la survie n'a été effectué qu'après un mois de testage sur estran le 04 septembre 2002. Le second point de suivi, qui est aussi le dernier, a eu lieu après la période estivale le 08 octobre 2002. Pour des raisons d'effectifs trop faibles pour les lots B2, Q2, R2 et W2, ces lots n'ont pas été suivis pour le premier point d'échantillonnage, et pour le prélèvement final, les lots R2 et W2 n'ont été représentés que par 2 réplicats. De même, les lots E2, M2, P2, V2 et Y2 n'ont été représentés que par 2 réplicats au premier point de suivi. Comme pour l'expérience de caractérisation sur estran des lots de la sélection divergente, la température de l'eau de mer sur le site de Ronce a été enregistrée pendant la période de suivi par une sonde YSI.

### **2.5. Caractérisation en laboratoire**

Après le suivi du 04 septembre 2002, tous les lots ont été conservés puis maintenus dans des bacs de 120 litres au Laboratoire de Génétique et Pathologie. Du 05 septembre au 17 septembre, un suivi journalier de la mortalité a été réalisé en comptabilisant et en enlevant les

mortes. Des prélèvements d'individus baillant ont été analysés pour déterminer la présence d'herpès virus. Au point final, des pesées individuelles ont été effectuées pour l'étude de la croissance. L'eau est enrichie par du phytoplancton et elle est renouvelée à raison de 400 litres par heure. Un suivi en continu de la température a été effectué par l'intermédiaire de thermo-sondes « ThermoTrack Pcpro » avec une acquisition toutes les 20 minutes.

## 2.6. Analyses statistiques

### 2.6.1. Phase larvaire

#### *Taux d'éclosion et survie larvaire :*

En raison d'une fuite pour le témoin d'écloserie X2, ce lot n'a pas été pris en compte pour la détermination des taux de survie larvaire. Les données des taux d'éclosions, rapport entre le nombre de larve D à la première filtration (J2) sur le nombre d'ovocytes utilisés pour les croisements, des lots CH et CB ont été traitées par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit. Le modèle suivant a été utilisé :

#### Modèle qualité des cheptels – taux d'éclosion :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)}$$

La survie larvaire des lots 'CH' et 'CB', depuis J2 jusqu'à ce que la totalité des larves pédivéligères ait été envoyée en fixation soit à J27, a été également traitée par la procédure GENMOD avec une transformation log des données, et traitement selon une distribution de Poisson (McCullagh et Nelder, 1989 pour les détails) par le modèle :

#### Modèle qualité des cheptels – taux survie larvaire :

$$\text{Log (survie larvaire)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)}$$

Le facteur « qualité » correspond aux lots 'CH' et 'CB', et les « lots » sont hiérarchisés par la qualité (1 à 12 pour le lot 'R' et 13 à 24 pour le lot 'S'). Le facteur « temps » représente les effectifs à J2, J7, J16 et J27 après la fécondation, sachant que les effectifs ont été corrigés par

les remises à densité effectuées au cours de l'élevage larvaire. Le classement entre les groupes a été déterminé par l'option lsmeans de la procédure (SAS Institute Inc., 1995b).

Il a également été effectué une comparaison du taux d'éclosion et du taux de survie en fonction du coefficient de consanguinité ou des parents sélectionnés pour les 2 qualités de cheptels (CH et CB) selon les modèles suivants :

Modèle coefficient de consanguinité – taux survie larvaire :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{coefficient}$$

$$\text{Log (survie larvaire)} = \text{coefficient} + \text{temps} * \text{coefficient}$$

Modèle parents sélectionnés – taux survie larvaire :

$$\text{Logit (taux d'éclosion)} = \text{m\^ale}$$

$$\text{Log (survie larvaire)} = \text{m\^ale} + \text{temps} * \text{m\^ale}$$

Le facteur « coefficient » correspond à 0,25 et 0,125, le facteur « mâle » correspond aux descendants des mâles 2, 9 et 15 pour CH et aux descendants des mâles 4, 7 et 14 pour CB.

**Taux de croissance larvaire :**

Les données du diamètre maximum de la coquille ont été transformées par la fonction log avant le traitement statistique. Les données ont été analysées par une ANCOVA par l'intermédiaire de la procédure GLM de SAS<sup>®</sup> selon le modèle suivant :

Modèle qualité des cheptels – taux croissance larvaire :

$$\text{Log(diamètre maximum)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{jour} + \text{jour} * \text{qualité} + \text{jour} * \text{lot(qualité)} + \text{résiduelle.}$$

« Qualité » est définie comme effet fixe, « lot » comme effet aléatoire et « jour » comme facteur continu (i.e., covariable) (J2, J7 et J16). L'option TEST a été utilisée pour redéfinir les bons dénominateurs pour calculer la statistique F correctement des effets « qualité » et « jour\*qualité » (SAS Institute Inc., 1989).

Il a également été effectué une comparaison de la croissance larvaire en fonction du coefficient de consanguinité ou des parents sélectionnés pour les 2 qualités de cheptels (CH et CB) selon les modèles suivants :

Modèle coefficient de consanguinité – taux survie larvaire :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{coefficient} + \text{jour} + \text{jour} * \text{coefficient} + \text{résiduelle}$$

Modèle parents sélectionnés – taux survie larvaire :

$$\text{Log (diamètre maximum)} = \text{m\^ale} + \text{jour} + \text{jour} * \text{m\^ale} + \text{résiduelle}$$

Le facteur « coefficient » correspond à 0,25 et 0,125, le facteur « mâle » correspond aux descendants des mâles 2, 9 et 15 pour CH et aux descendants des mâles 4, 7 et 14 pour CB.

### **2.6.2. Micronurserie et nurserie**

#### ***Taux survie en micronurserie :***

Un seul comptage en micronurserie a été effectué à J49 pour les lots consanguins. Ce comptage prend en compte le taux de fixation et le taux de survie en micronurserie. Il correspond au ratio du nombre de naissain compté à cette date sur le nombre de larves transféré en micronurserie. Les données ont été analysées par les mêmes modèles que ceux utilisés pour l'analyse des taux d'éclosions.

#### ***Taux de survie en nurserie :***

Le taux de survie en micronurserie correspond au ratio entre les naissains comptabilisés une semaine avant la mise sur site le 01 août 2002, et le nombre de naissains transférés en nurserie le 18 juin 2002. Les modèles utilisés sont identiques à ceux utilisés pour les analyses des taux d'éclosions et du taux de survie en micronurserie.

### **2.6.3. Caractérisation sur estran**

#### ***Taux de survie sur estran :***

La probabilité de la survie a été analysée pour les deux échantillonnages par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD

et la transformation logit. Les données ont été traitées par le modèle ci-dessous entre les lignées CH et CB, ainsi qu'entre les lignées CH, CB et les témoins diploïde. Le classement entre les lots a été déterminé par l'option lsmeans (SAS Institute Inc., 1995).

Modèle qualité des cheptels – survie sur estran :

$$\text{Logit (survie estran)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)}$$

***Poids total individuel et croissance sur estran :***

Les données de poids total individuel ont été traitées pour la période du 08 août au 08 octobre 2002 entre les lots des lignées CH et CB, et entre les lots des lignées CH, CB et les témoins, après transformation log par une ANCOVA selon le modèle suivant :

Modèle qualité des cheptels – croissance sur estran :

$$\text{Log (poids)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{temps} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

« Qualité » comprend soit les lignées CH et CB, soit les lignées CH et CB et les témoins. L'effet « qualité » a été défini en effet fixe, et l'effet « lot(qualité) » en effet aléatoire. « Temps », soit J1 et J61, est défini en facteur continu (i.e., covariable) et correspond au temps passé sur estran. J27 n'a pas été pris en considération car les lots B2, Q2, R2 et W2 n'ont pas été suivi lors de ce point. Enfin l'option test a été utilisée pour calculer la statistique F correctement de « qualité » et « temps\*qualité » en mettant ces effets en numérateur alors que le dénominateur correspond à « lot(qualité) » et « temps\*lot(qualité) ».

***Rendement journalier sur estran :***

Le rendement journalier a été calculé par la même formule qu'en première génération à savoir :

$$\text{Rendement journalier (\% \cdot \text{j}^{-1})} = 100 \times (\text{biomasse finale} - \text{biomasse initiale}) / (\text{biomasse initiale} \times \text{durée en jour sur estran})$$

Comme pour la sélection divergente, le rendement journalier n'a été analysé que pour le point final d'octobre 2002. Les données ont été traitées par la procédure GLM entre les

lignées CH et CB, ainsi qu'entre les lignées CH, CB et les témoins 2N. Le classement entre les lots a été déterminé par l'option means de la procédure. Le modèle utilisé est le suivant :

Modèle qualité des cheptels – rendement sur estran :

$$\text{Rendement journalier} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

Le facteur « qualité » a été défini en effet fixe, et le facteur « lot » en effet aléatoire. L'option test a été utilisée pour calculer la bonne statistique F de « qualité » (numérateur = qualité ; dénominateur = lot(qualité)).

***Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance :***

Avant le traitement, les données de la survie ont subi une transformation angulaire par  $\arcsin\sqrt{\text{survie}}$ . Le rendement journalier a été calculé par la formule du paragraphe précédent, et la croissance a été définie selon la formule suivante :

$$\text{Croissance journalière} = (\text{Poids total individuel final} - \text{poids total individuel initial}) / (\text{poids total individuel initial} \times \text{durée en jour sur estran})$$

Les coefficients de corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier ont été déterminés par la procédure CORR de SAS<sup>®</sup>, et la régression multiple a été effectuée par la procédure REG (SAS Institute Inc., 1995a). Les données ont été analysées pour la lignée CH et pour la lignée CB, ainsi que pour les 2 lignées confondues des lots consanguins.

#### **1.1.4. Caractérisation en laboratoire**

***Taux de survie :***

La probabilité de la survie a été analysée par une régression logistique pour données binomiales sous SAS<sup>®</sup> en utilisant la procédure GENMOD et la transformation logit. Les données ont été traitées entre les lignées CH et CB, ainsi qu'entre les lignées CH, CB et les

témoins diploïde. Le classement entre les lots a été déterminé par l'option lsmeans. Le modèle utilisé est le suivant :

Modèle qualité des cheptels – survie en laboratoire :

$$\text{Logit (survie larvaire)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)}$$

***Poids total individuel et croissance en laboratoire :***

Les données de poids total individuel ont été traitées pour la période du 05 septembre au 17 septembre 2002, et pour la période comprise entre le 08 août et le 17 septembre 2002, entre les lots des lignées CH et CB, et entre les lots des lignées CH, CB et les témoins, après transformation log par une ANCOVA. Le modèle utilisé est le suivant :

Modèle qualité des cheptels – croissance en laboratoire :

$$\text{Log (poids)} = \text{qualité} + \text{lot(qualité)} + \text{temps} + \text{temps*qualité} + \text{temps*lot(qualité)} + \text{résiduelle}$$

« temps » correspond à J27 et J39 pour l'expérience entre le 05 septembre et le 17 septembre 2002. De même, le modèle utilisé pour l'analyse de la croissance entre la mise sur site (08 août 2002) et le 17 septembre comprend pour le facteur temps J1, J27 et J39.

### **1.7. Réponse à la sélection de la survie en période estivale**

Le principe de la réponse à la sélection est expliqué dans la partie III B.2.7. Les héritabilités réalisées ont été obtenues par la régression parent-enfant d'après les résultats obtenus pour la survie après la caractérisation sur estran. De la même manière que pour la sélection divergente, l'héritabilité réalisée a été déterminée par la même méthode mais de 2 façons différentes :

- Détermination de l'héritabilité réalisée pour la lignée CH et pour la lignée CB,
- Détermination de l'héritabilité réalisée pour les 2 lignées confondues.

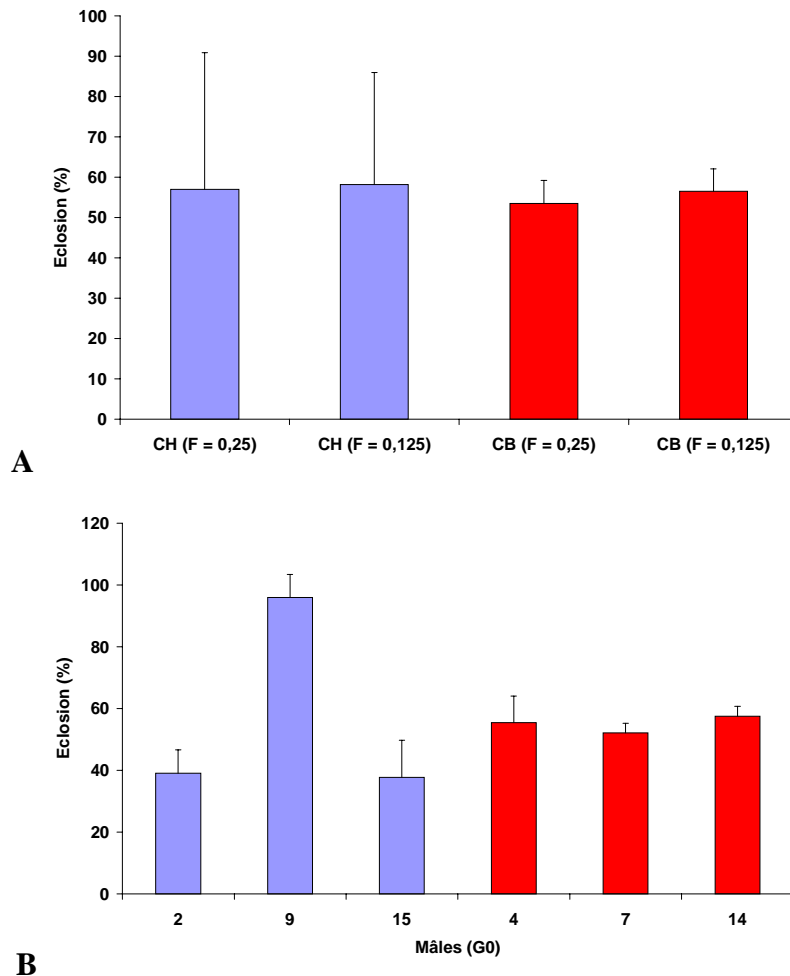


### 3. Résultats

#### 3.1. Elevage larvaire

##### *Survie :*

Les températures pendant la phase d'élevage larvaire étaient en moyenne de  $22,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$ . A la première filtration, des larves D ont été obtenues pour tous les lots des lignées CH et CB, ainsi que pour les 3 témoins.



**Figure 56 :** Pourcentages moyens d'éclosion (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B). En bleu, lignée consanguine haute ; en rouge : lignée consanguine basse.

Pour les 3 catégories de cheptels, les taux moyens d'éclosion étaient de  $57,6 \pm 29,6 \%$  pour la lignée CH,  $55,0 \pm 5,6 \%$  pour la lignée CB et  $69,9 \pm 4,1 \%$  pour les témoins. Une

différence significative de taux d'éclosion a été obtenue entre les lots CH et CB ( $\chi^2 = 56,50$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleurs résultats pour CH.

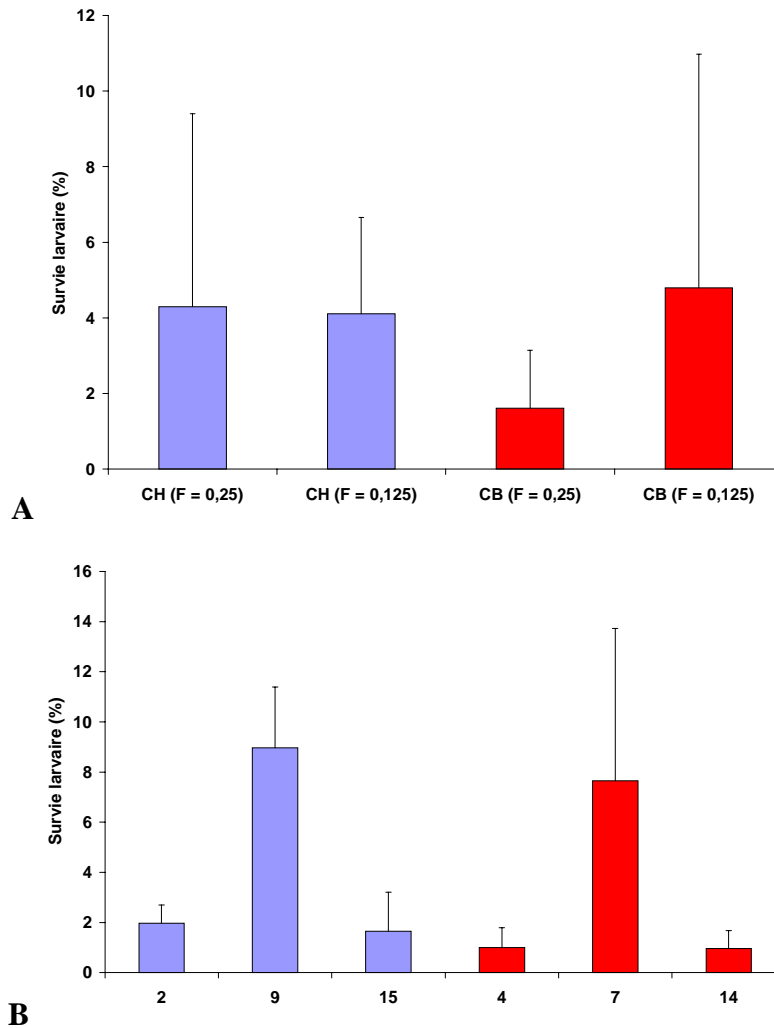
Les taux d'éclosion en fonction du coefficient de consanguinité sont représentés en figure 56-A. Aucune différence significative de taux d'éclosions n'a été observé en fonction du facteur consanguinité pour la lignée haute ( $\chi^2 = 0,02$  ;  $p = 0,90$ ) (classement :  $F(0,125) = F(0,25)$ ) ainsi que pour la lignée basse ( $\chi^2 = 1,14$  ;  $p = 0,29$ ) ( $F(0,125) = F(0,25)$ ).

Les taux moyens d'éclosion pour les descendants des 6 mâles sélectionnés sont représentés en figure 56-B. Ils sont compris entre  $37,7 \pm 12,0$  % pour les lots issus du mâle 15 à  $96,0 \pm 7,4$  % pour les lots issus du mâle 9. Pour la lignée CH, une différence significative de taux d'éclosions a été obtenue entre les descendants des mâles de la lignée CH ( $\chi^2 = 190,78$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $15 = 2 < 9$ ) mais pas entre les descendants des mâles de la lignée CB ( $\chi^2 = 2,39$  ;  $p = 0,30$ ) ( $7 = 4 = 14$ ).

Pendant l'élevage larvaire, les lots 13 et 24 de la lignée CB sont morts. Les survies larvaires moyennes entre J2 et J27 étaient de  $4,2 \pm 3,9$  % pour les lots CH et  $3,2 \pm 4,6$  % pour les lots CB. Une différence significative de survie entre les deux lignées a été obtenue avec les meilleures survies pour CH ( $\chi^2 = 556,96$  ;  $p < 0,0001$ ).

La survie larvaire est inférieure à 5 % pour les 4 groupes (figure 57-A), et la lignée CB avec un coefficient de consanguinité de 0,25 montre les survies les plus faibles avec  $1,61 \pm 1,54$  %. Il a été montré des différences significatives de survie larvaire entre les deux coefficients de consanguinité pour la lignée basse ( $\chi^2 = 240,54$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $F(0,25) < F(0,125)$ ) ainsi que pour la lignée haute ( $\chi^2 = 46,16$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $F(0,125) < F(0,25)$ ).

Les survies larvaires pour les descendants des 6 mâles sélectionnées montrent les meilleures survies pour les descendants des mâles 9 et 7 avec respectivement  $9,0 \pm 2,4$  % et  $7,7 \pm 6,1$  %, alors que les descendants des 4 autres mâles sélectionnés ont tous des survies inférieures à 2 % à J27 (figure 57-B). Des différences significatives de survies entre les descendants des différents mâles sélectionnés ont été obtenues pour la lignée CB ( $\chi^2 = 274,08$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $14 = 4 < 7$ ) et la lignée CH ( $\chi^2 = 204,72$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $15 = 2 < 9$ ) (figure 57-B).



**Figure 57 : Pourcentages moyens de survie larvaire (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B). En bleu, lignée consanguine haute ; en rouge : lignée consanguine basse.**

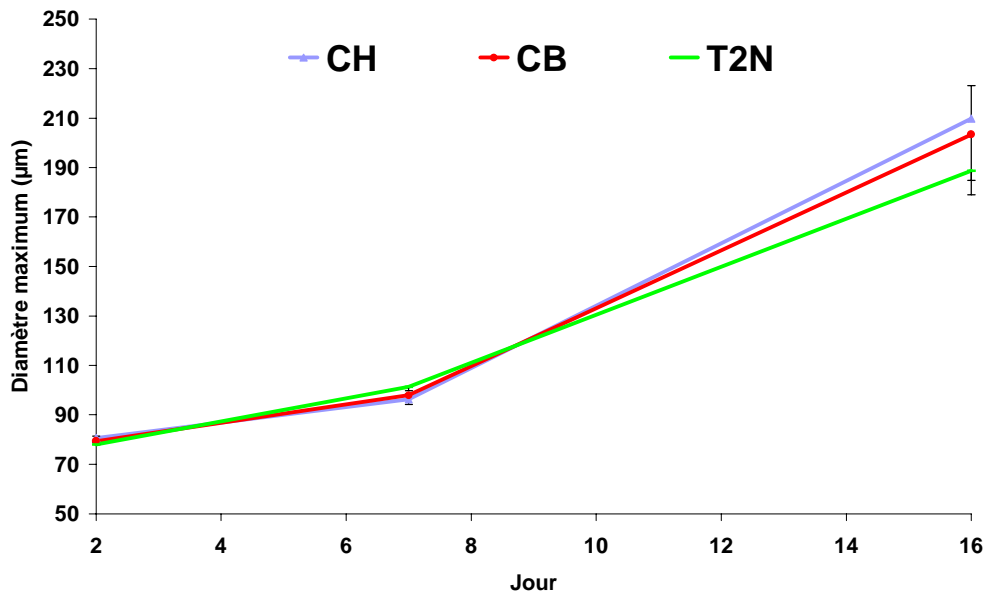
### ***Croissance :***

L'évolution du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire est représentée en figure 58. A J2, aucune différence significative de longueur entre les lignées CB et CH n'a été mise en évidence, et aucune différence significative de croissance entre les lignées n'a été trouvée entre J2 et J16 (tableau 45). Les premières fixations ont débuté au 16<sup>ème</sup> jour après la fécondation, et elles se sont poursuivies jusqu'au 27<sup>ème</sup> jour pour les lignées CH et CB, et jusqu'au 29<sup>ème</sup> jour pour les témoins. Pour des raisons de disponibilité de place en micronurserie, seuls la tête et le corps de lot des témoins ont été mis en fixation. Les tailles

moyennes des différents lots à J16 étaient de 210  $\mu\text{m}$ , 203  $\mu\text{m}$  et 189  $\mu\text{m}$  respectivement pour CH, CB et les témoins.

**Tableau 45 : ANCOVA pour la croissance larvaire des lots CH et CB.**

Source	ddl	F	p
Qualité	1	1,52	0,2311
lot(qualité)	20	4,97	< 0,0001
Jour	1	60992,4	< 0,0001
jour*qualité	1	1,00	0,3285
jour*lot(qualité)	20	21,77	< 0,0001
Erreur	7249		



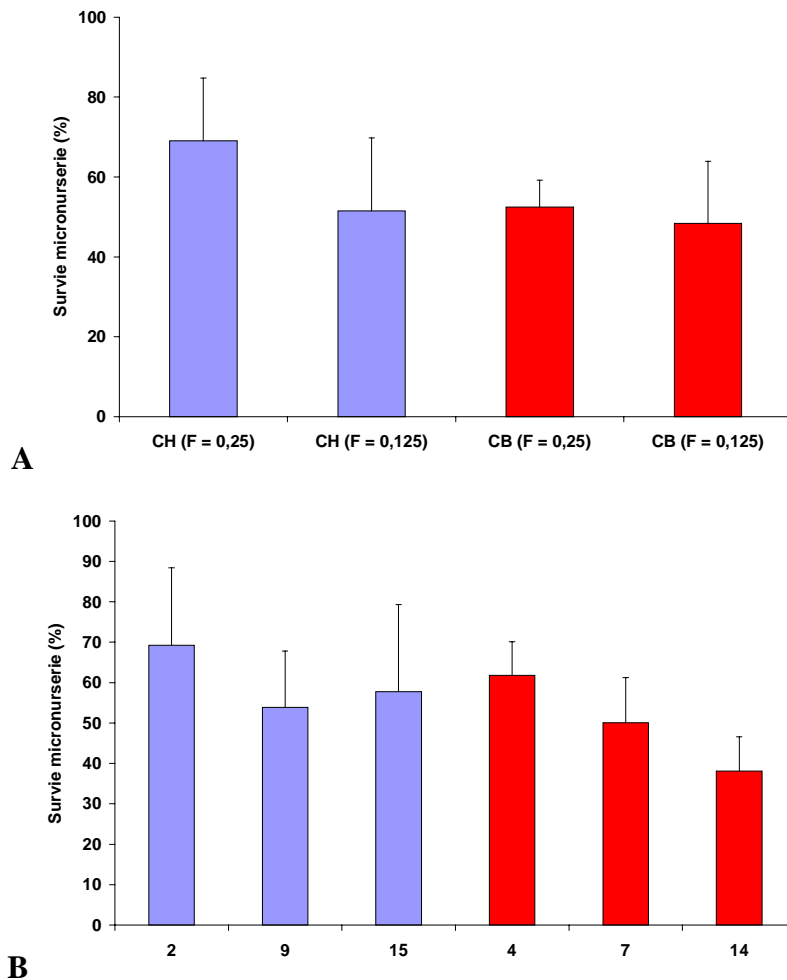
**Figure 58 : Evolutions du diamètre maximum moyen de la coquille au stade larvaire ( $\mu\text{m}$ ) et écart-types pour les lots produits lors du croisement de la sélection divergente faisant intervenir le facteur consanguinité. CH : lignée consanguine haute ; CB : lignée consanguine basse ; T2N : témoin diploïde.**

En détail, aucune différence de croissance n'a également été obtenue entre les deux coefficients de consanguinité pour la lignée CH ( $F = 0,98$  ;  $p = 0,32$ ) ( $F(0,125) = F(0,25)$ ), et une différence significative de croissance a été obtenue entre les deux coefficients de consanguinité de la lignée CB ( $F = 25,20$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $F(0,25) < F(0,125)$ ).

De même, une différence de croissance larvaire a été mise en évidence entre les descendants des mâles de la lignée CH ( $F = 53,89$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $15 < 2 < 9$ ) et entre les descendants des mâles de la lignée CB ( $F = 36,75$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $4 < 14 < 7$ ).

### 3.2. Micronurserie

La température moyenne lors de la phase de micronurserie était de  $21,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$ . La figure 59 représente les taux de survies en micronurserie des 2 lignées en fonction du coefficient de consanguinité ou des 6 mâles de la G0 sélectionnés. Les survies moyennes en micronurserie étaient de  $60,3 \pm 18,7$  % pour CH et  $50,0 \pm 12,4$  pour CB, montrant une différence significative entre les 2 catégories de cheptels ( $\chi^2 = 13,48$  ;  $p < 0,0002$ ). Pour les témoins, les taux de survies étaient de  $54,2 \pm 3,0$  %.



**Figure 59 : Survie moyenne en micronurserie (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B). En bleu, lignée consanguine haute ; en rouge : lignée consanguine basse.**

La lignée haute avec un coefficient de consanguinité de 0,25 présente les meilleures survies en micronurserie avec  $69,1 \pm 15,7 \%$  contre des valeurs comprises entre  $48,4 \pm 15,6 \%$  et  $52,5 \pm 6,7 \%$  pour les 3 autres groupes (figure 59-A). Une différence significative de survie en micronurserie a été obtenue entre les 2 coefficients de consanguinité pour la lignée CH ( $\chi^2 = 11,16$  ;  $p = 0,0008$ ) ( $F(0,125) < F(0,25)$ ) mais pas pour la lignée CB ( $\chi^2 = 1,10$  ;  $p = 0,30$ ) ( $F(0,125) = F(0,25)$ ).

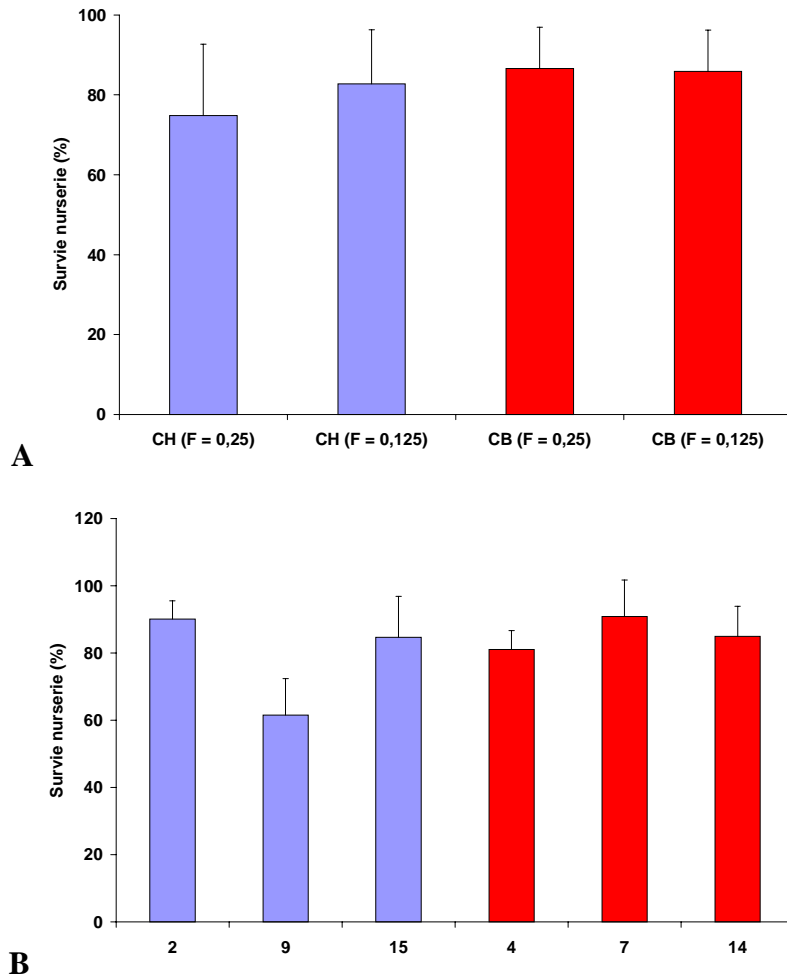
Les survies en micronurserie sont représentées en figure 59-B. Aucune différence significative de survie entre les descendants des mâles sélectionnés n'a été obtenue pour la lignée CH ( $\chi^2 = 2,50$  ;  $p = 0,29$ ) ( $9 = 15 = 2$ ) et la lignée CB ( $\chi^2 = 5,87$  ;  $p = 0,0532$ ) ( $14 = 7 = 4$ ).

### 3.3. Nurserie

Les températures relevées pendant la phase de nursage sont comprises entre  $15,5^\circ\text{C}$  et  $25,5^\circ\text{C}$  pour une moyenne de  $20,2 \pm 1,9^\circ\text{C}$ . Pendant la phase de nursage, aucun problème de mortalité n'a été relevé pour l'ensemble des lots. Les taux de survie moyens en nurserie étaient de  $78,8 \pm 15,8 \%$  pour la lignée CH,  $86,2 \pm 8,7 \%$  pour la lignée CB et  $55,5 \pm 10,2 \%$  pour les témoins. Une différence significative de survie entre les 2 lignées a été trouvée ( $\chi^2 = 22,80$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleures performances de survies pour la lignée CB.

Les survies moyennes des lignées CH et CB en fonction du coefficient de consanguinité sont représentés en figure 60-A. Les groupes CH ( $F = 0,125$ ) et CB ( $F = 0,25$  et  $F = 0,125$ ) montrent des survies équivalentes avec des valeurs comprises entre  $82,5 \pm 13,5 \%$  et  $86,6 \pm 10,3 \%$ . De nouveau, le groupe CH ( $F = 0,25$ ) se distingue mais à l'inverse de la micronurserie, les survies relevées ont été plus faibles pour ce groupe comparé aux 3 autres. Une différence significative de survie entre les 2 coefficients de consanguinité a été obtenue pour la lignée CH ( $\chi^2 = 4,74$  ;  $p = 0,03$ ) ( $F(0,25) < F(0,125)$ ) mais pas pour la lignée CB ( $\chi^2 = 0,25$  ;  $p = 0,61$ ) ( $F(0,125) = F(0,25)$ ).

Enfin, une différence significative de survie entre les descendants des mâles sélectionnés est observée pour la lignée CH ( $\chi^2 = 63,58$  ;  $p < 0,0001$ ) ( $9 < 15 = 2$ ) mais pas pour la lignée CB ( $\chi^2 = 1,38$  ;  $p = 0,50$ ) ( $4 = 14 = 7$ ).



**Figure 60 : Survies moyennes en nurserie (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B). En bleu, lignée consanguine haute ; en rouge : lignée consanguine basse.**

### **3.4. Caractérisation sur estran**

#### **3.4.1. Survie**

##### **3.4.1.1. Prélèvement du 04 septembre 2002**

Les mortalités observées pour ce premier point restent faibles avec en moyenne  $6,4 \pm 13,0$  % dont 19 lots qui présentent des mortalités inférieures à 5 %. Seul 3 lots ont subi des mortalités plus importantes comprises entre 18,5 % et 46,2 %. Ces 3 lots sont issus des croisements consanguins appartenant à la lignée CB (figure 61). Les mortalités moyennes des lignées CH, CB et les témoins sont respectivement de  $1,9 \pm 1,3$  %,  $14,2 \pm 19,2$  % et  $0,7 \pm 0,8$  %. Aucune différence significative entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 2,67$  ;  $p = 0,10$ ) et entre les lignées CH, CB et les témoins ( $\chi^2 = 4,71$  ;  $p = 0,10$ ) n'a été observée pour ce prélèvement.

##### **3.4.1.2. Prélèvement du 08 octobre 2002**

A la fin de la caractérisation sur estran des cheptels des lignées consanguines et des témoins, la mortalité moyenne relevée dans le site de Ronce était de  $19,6 \pm 26,9$  %. Les mortalités de chaque lot sont représentées en figure 62. Les lots appartenant à la lignée CB ont montré des mortalités élevées supérieures à 50 % exceptés les lots E2, I2, H2 et L2 avec des pourcentages de mortalités compris entre 2,2 et 18,9 %. Pour les lots de la lignée CH, les mortalités sont restées faibles avec moins de 5 % pour l'ensemble des lots sauf pour les lots W2, S2 et R2 avec respectivement 12,1 %, 11,9 % et 7,9 %. Les mortalités moyennes de la lignée CH et du témoin étaient respectivement de  $3,8 \pm 3,6$  % et  $3,7 \pm 0,9$  %, alors que la lignée CB a montré une mortalité moyenne de  $43,4 \pm 29,5$  %. Des différences significatives de survie ont été observées entre les lignées CH et CB ( $\chi^2 = 28,51$  ;  $p < 0,0001$ ), et entre les lignées CH, CB et les témoins ( $\chi^2 = 31,13$  ;  $p < 0,0001$ ). La lignée CB est statistiquement différente des 2 autres cheptels, alors qu'aucune différence de survie n'a été mise en évidence entre la lignée CH et le témoin.



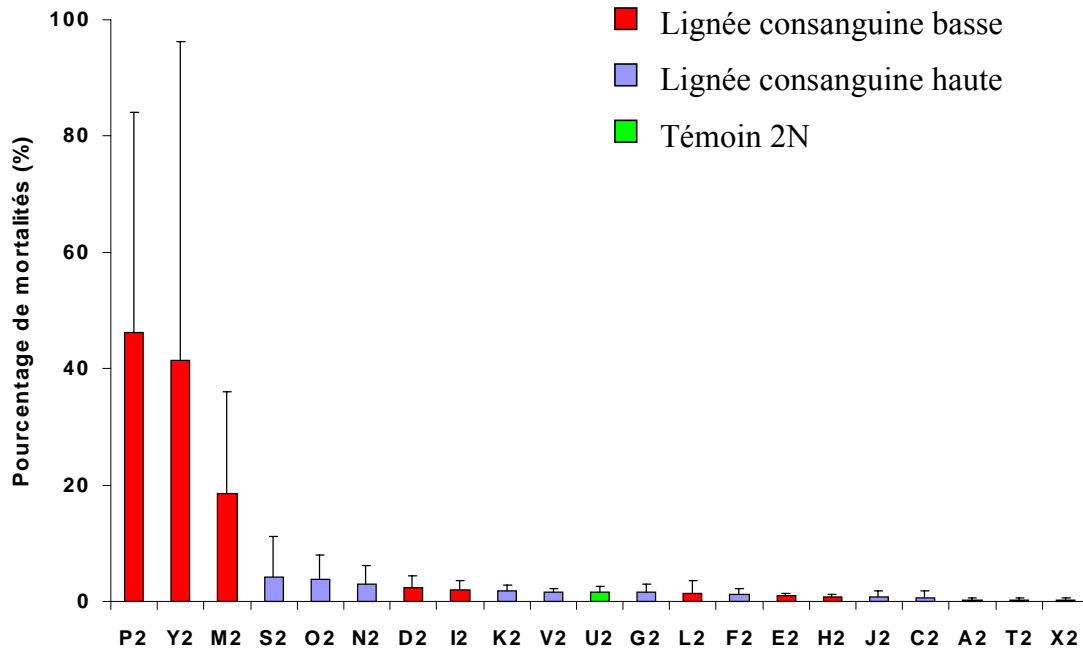


Figure 61 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 04 septembre 2002.

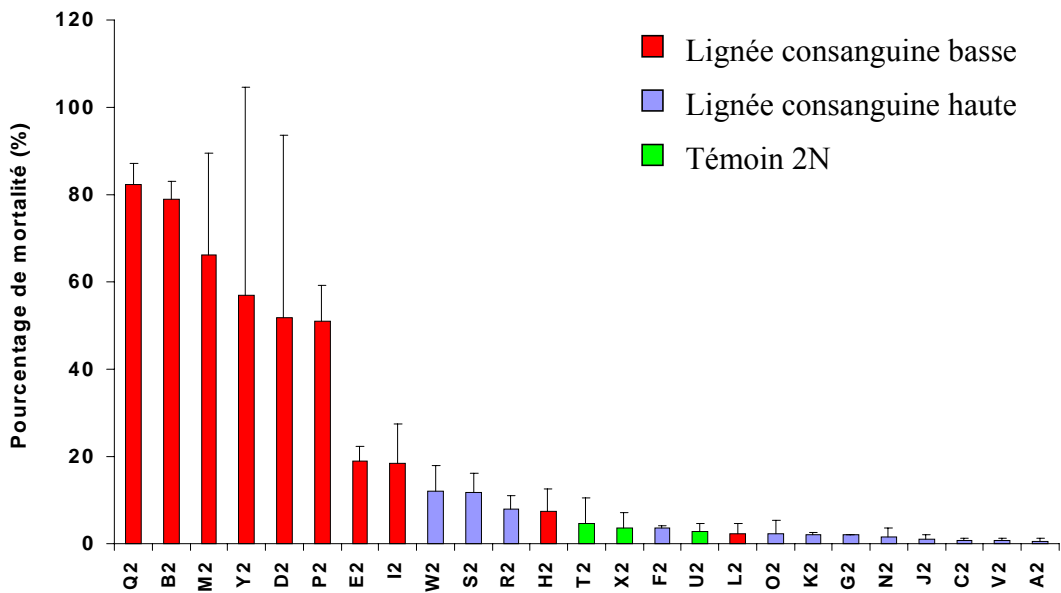


Figure 62 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 08 octobre 2002.

### 3.4.2. Poids total individuel

A la mise en poche à Bouin, les poids individuels moyens étaient de  $1,14 \pm 0,17$  g pour la lignée CH,  $1,36 \pm 0,36$  g pour la lignée CB et  $0,89 \pm 0,15$  g pour les témoins. A la fin du suivi *in situ*, les poids individuels moyens des différentes catégories étaient de  $5,04 \pm 0,78$  g,  $4,95 \pm 0,81$  g et  $4,45 \pm 0,09$  g respectivement pour les lignées CH, CB et les témoins.

**Tableau 46 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins (le facteur temps n'est pas indiqué).**

Source	Lignée CH et CB			Lignée CH et CB, témoin 2N		
	ddl	F	p	ddl	F	p
Qualité	1	3,26	0,0860	2	5,01	0,0161
Lot(qualité)	20	21,10	<0,0001	22	20,24	<0,0001
Temps*qualité	1	7,15	0,0146	2	5,88	0,0090
Temps*lot(qualité)	20	6,49	<0,0001	22	6,44	<0,0001
Erreur	4259			4866		

D'après le tableau 46, aucune différence significative de poids individuel n'a été relevée entre les lignées CH et CB au début de l'expérience. Par contre, une différence significative de poids individuel entre les 2 lignées et le témoin a été observée avec un poids individuel moyen significativement inférieure pour le témoin. A la fin de la période estivale, une différence significative de croissance (temps\*qualité) a été démontrée entre les 2 lignées ainsi qu'entre les 2 lignées et les témoins. La lignée CB a montré une croissance significativement plus faible que les deux autres catégories de cheptels.

### 3.4.3. Rendement

Les rendements journaliers moyens sont de  $4,17 \pm 0,56 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la lignée CH,  $1,86 \pm 2,03 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour la lignée CB et  $5,48 \pm 2,03 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$  pour les témoins diploïde. Des différences significatives de rendement journalier entre les lots CH et CB ( $\chi^2 = 13,93$  ;  $p = 0,0013$ ) et entre les lignées CH, CB et le témoin ( $\chi^2 = 11,80$  ;  $p = 0,0003$ ) ont été trouvées avec les plus

mauvaises performances de rendement pour la lignée CB. De même, il a été montré une différence significative de rendement entre les 2 lignées et le témoin, le dernier présentant le meilleur rendement journalier.

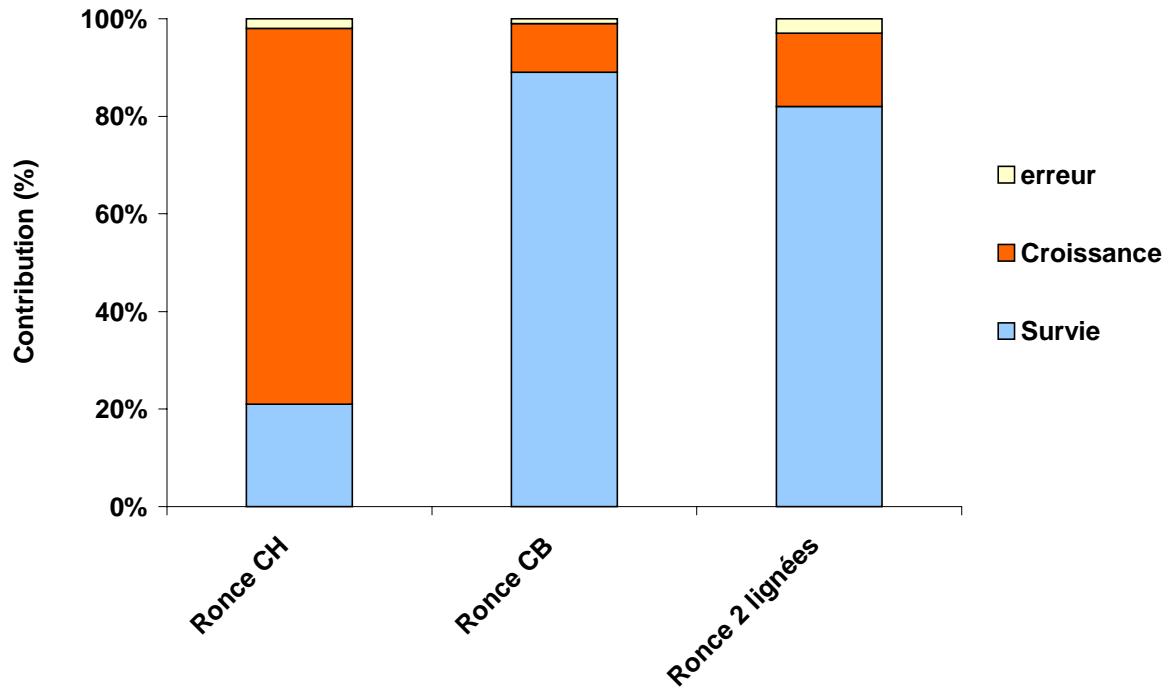
#### 3.4.4. Corrélations et régressions multiples entre le rendement journalier, la survie et la croissance

Le tableau 47 indique les corrélations entre la survie, la croissance journalière et le rendement journalier pour les lots consanguins. Pour les lignées CH et CB et les 2 lignées confondues, les plus faibles corrélations sont obtenues entre la survie et la croissance journalière. Pour la lignée CB et les 2 lignées confondues, une très forte corrélation entre la survie et le rendement journalier est mise en évidence avec des valeurs comprises entre 0,96 et 0,99 (tableau 47). Par contre pour la lignée CH, la meilleure corrélation (0,91) est observée entre la croissance journalière et le rendement journalier.

**Tableau 47 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier à Ronce pour les lots consanguins en octobre 2002.** (\*\* :  $p < 0,01$  ; \*  $p < 0,05$ ). Crois : croissance journalière ; Rdt : rendement journalier, CH : consanguines haute ; CB : consanguine basse.

Caractère	Lignée CH		Lignée CB		2 lignées	
	Crois	Rdt	Crois	Rdt	Crois	Rdt
Survie	0,17	0,54**	0,58**	0,99**	0,43**	0,96**
Crois		0,91**		0,67**		0,62**

D'après ces résultats, les parts explicatives de la croissance journalière et de la survie concernant le rendement journalier sont identiques entre la lignée CB et les 2 lignées confondues avec respectivement 89 % et 82 % pour la survie contre 10 % et 15 % pour la croissance journalière. A l'inverse, la croissance journalière influence beaucoup plus le rendement journalier que la survie pour la lignée CH avec une contribution de 77 % pour la croissance contre 21 % pour la survie.



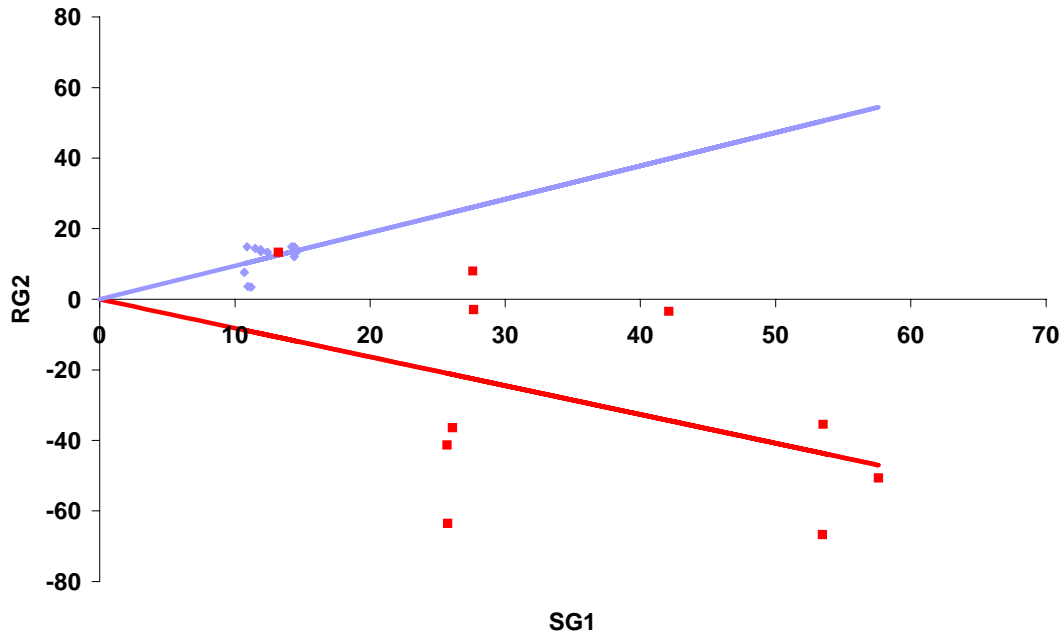
**Figure 63 :** Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB), et des 2 lignées confondues à Ronces en octobre 2002.

### 3.4.5. Réponse à la sélection de la survie en période estivale

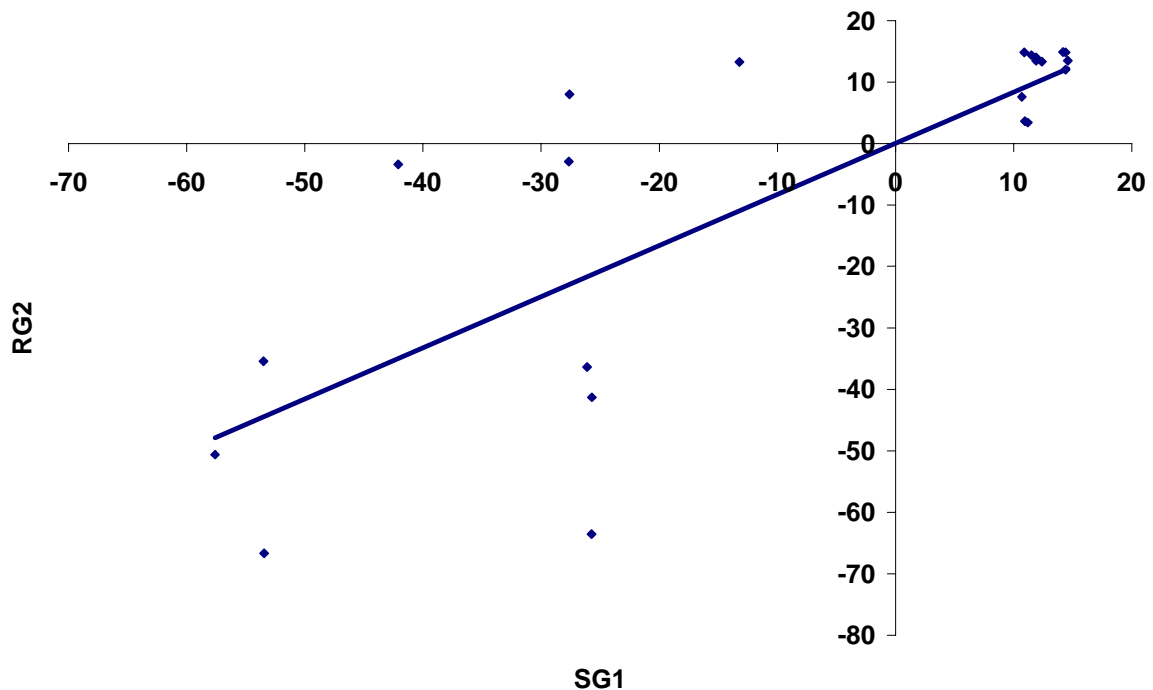
Les écarts à la sélection (SG1), les réponses à la sélection (RG2) et les héritabilités réalisées sont reportées en tableau 48. Les figures 64 et 66 représentent les régressions parent-enfant pour chaque lignée consanguine ou pour les deux lignées confondues. Les héritabilités réalisées sont comprises entre  $0,82 \pm 0,67$  pour la lignée consanguine basse et  $0,94 \pm 0,30$  pour la lignée consanguine haute.

**Tableau 48 :** Ecart et réponse à sélection, et héritabilité réalisée des lots CH, CB et des 2 lignées confondues. SG1 : écart à la sélection ; RG2 : réponse à la sélection.

	CH	CB	2 lignées
SG1	12,4	-35,3	47,7
RG2	11,7	-27,9	39,6
h <sup>2</sup> réalisée	$0,94 \pm 0,30$	$0,82 \pm 0,67$	$0,83 \pm 0,62$



**Figure 64 : Régression parent-enfant des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB).** SG1 : écart à la sélection, RG2 : réponse à la sélection. Les lots de la lignée CH sont représentés en bleu, et les lots de la lignée CB en rouge. L'axe des abscisses est en valeur absolue car SG1 est négatif pour tous les lots de la lignée CB.



**Figure 65 : Régression parent-enfant des lots consanguins produits en seconde génération.** SG1 : écart à la sélection, RG2 : réponse à la sélection. Les lots CH sont situés à droite de l'axe des ordonnées, et les lots de la CB à gauche de cet axe.

### 3.5. Caractérisation en laboratoire

#### 3.5.1. Survie entre les 05 et 17 septembre 2002

Dès le premier point de suivi, des mortalités comprises entre 4,0 % et 6,1 % sont constatées pour 4 lots de la lignée CB. Les mortalités journalières moyennes des différentes catégories de cheptels sont représentées en figure 66. D'après cette figure, les mortalités touchent en premier lieu les lots de la lignée CB avec un important épisode de mortalités relevé dès le 3<sup>ème</sup> jour du suivi. Les lots CH et les témoins sont affectés par ces mortalités mais à des intensités moindres le lendemain. De même, les lots de la lignée CH montrent des mortalités journalières plus faibles que celles des témoins.

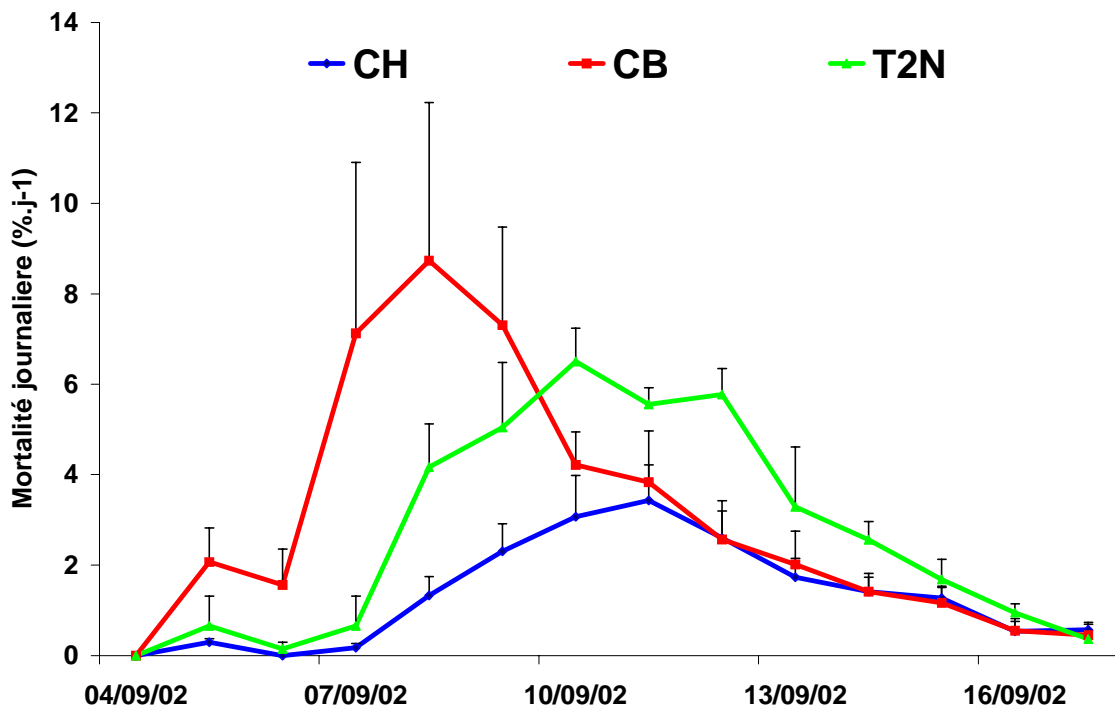
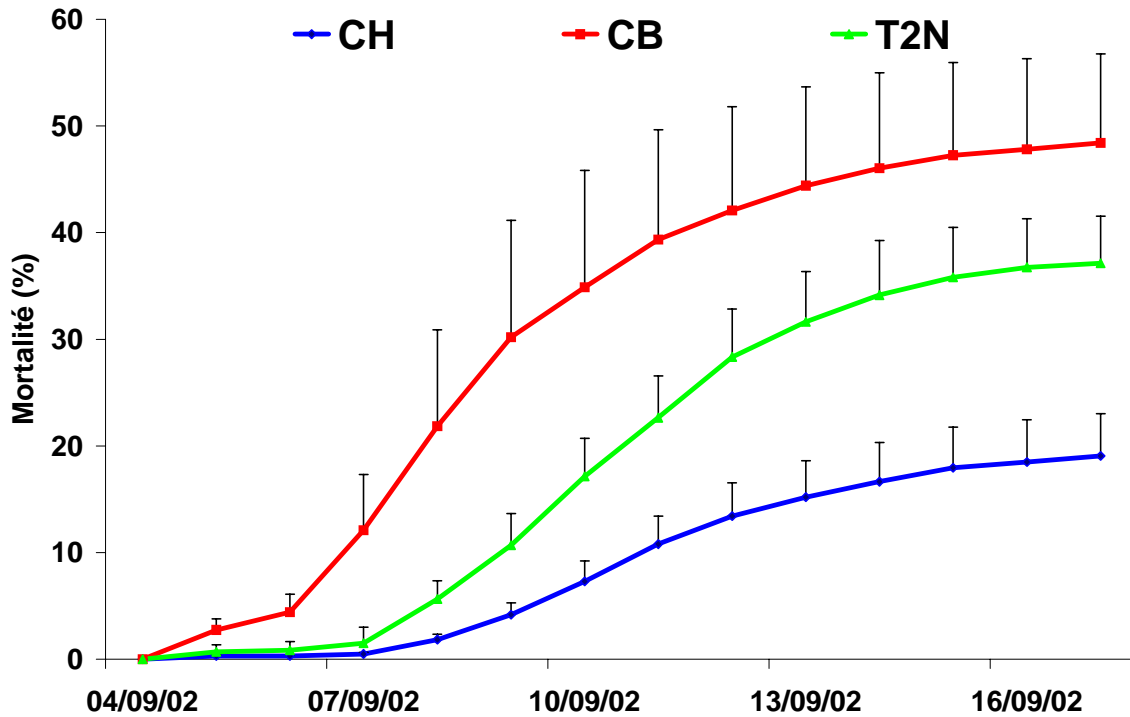


Figure 66 : Evolutions des taux de mortalité journalier moyens (%.j<sup>-1</sup>) et erreur standard des lignées CH, CB et les témoins 2N pour le suivi en laboratoire.

L'analyse en détail des taux de mortalités journaliers indique qu'ils ont atteint 38,8 % pour un des réplicats du lot Y2 le 08 septembre. De même, par l'intermédiaire de la fréquence des mesures, les lots subissent les mortalités sur une période de 4 jours. Ainsi, le lot M2 a présenté une mortalité journalière de 0,7 % le 6 septembre, puis 19,1 % le 07, 18,4 % le 08, 30,3 % le 09 septembre, et le 10 septembre, la mortalité journalière n'était plus que de 1,3 %.

Ce constat a été relevé pour l'ensemble des lots quel que soit leur catégorie de cheptel (CH, CB ou T2N).



**Figure 67 : Evolutions des taux moyens de mortalité (%) et erreur standard des lots CH, CB et les témoins 2N pour le suivi en laboratoire.**

La figure 67 montre les évolutions des taux moyens de mortalités des lignées CH et CB et du témoin. Le 17 septembre, les mortalités étaient comprises entre 8,5 % et 48,8 % pour les lots de la lignée CH, entre 22,0 % et 88,2 % pour les lots de la lignée CB, et entre 28,6 % et 43,5 % pour les lots des témoins. Une différence significative de survie entre les lignées CH et CB a été mise en évidence ( $\chi^2 = 114,22$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleures performances de survie pour les lots de la lignée CH. De même, une différence significative de survie entre les 2 lignées et les témoins a été trouvée ( $\chi^2 = 116,46$  ;  $p < 0,0001$ ) avec les meilleures performances de survies pour la lignée CH. La lignée CB présente encore les moins bonnes performances de survie, et les témoins présentent des performances intermédiaires significativement différentes des 2 lignées.

### 3.5.2. Poids total individuel entre les 05 et le 17 septembre 2002

Au premier point d'échantillonnage, les poids individuels moyens étaient de  $2,88 \pm 0,60$  g pour la lignée CH,  $2,88 \pm 0,60$  g pour la lignée CB,  $2,55 \pm 0,33$  g pour les

témoins. A la fin du suivi au 17 septembre, les poids individuels moyens étaient de  $3,62 \pm 0,56$  g,  $3,32 \pm 0,47$  g et  $3,08 \pm 0,25$  g respectivement pour les lignées CH, CB et les témoins.

D'après le tableau 49, aucune différence significative de poids individuels n'a été relevée entre les lignées CH et CB au début de l'expérience. De même, aucune différence significative de croissance n'a été observée entre les 2 lignées pendant les 13 jours de suivi. Des résultats identiques ont été observés entre les 2 lignées et les témoins.

**Tableau 49 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins (le facteur temps n'est pas indiqué).**

Source	Lignée CH et CB			Lignée CH et CB, témoins 2N		
	ddl	F	p	ddl	F	p
Qualité	1	1,36	0,2598	2	0,83	0,4501
Lot(qualité)	16	4,48	<0,0001	18	4,15	<0,0001
Temps*qualité	1	3,83	0,0680	2	2,08	0,1537
Temps*lot(qualité)	16	2,31	0,0022	18	2,14	0,0034
Erreur	3326			3931		

### 3.5.3. Analyses pathologiques du virus de type herpès

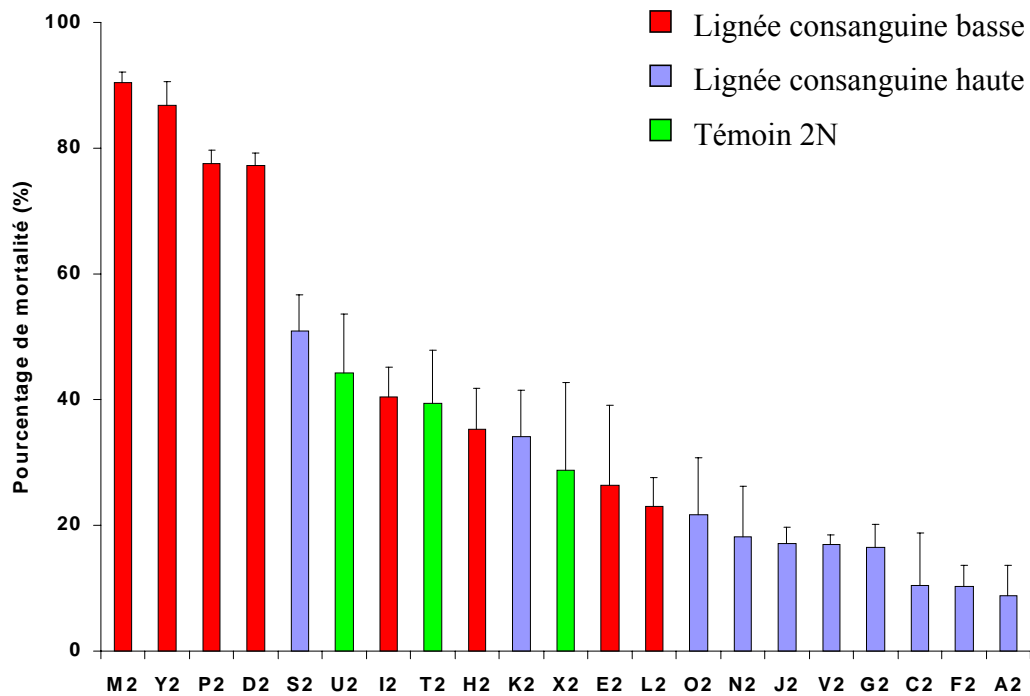
Les analyses « herpès » effectuées par l'équipe pathologique du Laboratoire de Génétique et Pathologie sur les individus moribonds, montrent des résultats positifs pour l'ensemble des lots quel que soit leur appartenance à CH ou CB. Aucune analyse sur des animaux vivants n'a été entreprise.

### 3.5.4. Survie entre le 08 août et le 17 septembre 2002

Au 04 septembre, les mortalités enregistrées étaient de  $1,9 \pm 1,3$  % pour la lignée CH,  $14,2 \pm 19,2$  % pour la lignée CB et  $0,6 \pm 0,8$  % pour le témoin (paragraphe 3.4.1.1.). La figure 68 représente les mortalités cumulées enregistrées au 17 septembre pour les lots prélevés lors du premier point d'échantillonnage. Les mortalités cumulées au 17 septembre ont montré des valeurs moyennes de  $20,5 \pm 12,9$  % pour la lignée CH,  $57,1 \pm 28,5$  % pour la lignée CB et



37,5 ± 7,9 % pour le témoin. Des différences significatives de survies entre les 2 lignées ( $\chi^2 = 291,88$  ;  $p < 0,0001$ ) et entre les 2 lignées et le témoin ( $\chi^2 = 242,76$  ;  $p < 0,0001$ ) ont été mise en évidence. Dans les deux cas, la lignée CH présente les meilleures performances de survies alors que la lignée CB montre les mortalités les plus importantes. Enfin les témoins ont des performances intermédiaires significativement différentes des 2 lignées consanguines.



**Figure 68 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 17 septembre 2002.**

### 3.5.5. Poids total individuel entre le 08 août et le 17 septembre 2002

D'après le tableau 50, aucune différence significative de poids individuel n'a été observée à la mise sur site entre les 2 lignées consanguines. Par contre, il a été montré une différence significative de croissance entre les 2 lignées pour la période comprise du 08 août au 17 septembre. La comparaison des poids individuels entre les 2 lignées et le témoin indique une différence significative de poids à la mise en poche et une différence significative de croissance entre les 3 catégories de cheptels. Les meilleures performances de croissance ont été obtenues pour les lots consanguins de la lignée haute.

**Tableau 50 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins** (le facteur temps n'est pas indiqué). CH : lignée consanguine haute ; CB : lignée consanguine basse.

Source	Lignée CH et CB			Lignée CH et CB, témoins 2N		
	ddl	F	p	ddl	F	p
Qualité	1	1,59	0,2256	2	3,69	0,0456
Lot(qualité)	16	21,41	<0,0001	18	20,41	<0,0001
Temps*qualité	1	7,99	0,0121	2	6,57	0,0072
Temps*lot(qualité)	16	39,56	<0,0001	18	4,69	<0,0001
Erreur	5160			6029		

## 4. Discussion

### 4.1. Phases précoces de l'élevage larvaire à la nurserie

#### *Taux d'éclosions :*

Longwell et Stiles (1973a,b) ont montré chez *Crassostrea virginica* que 63 % des ovocytes ne sont pas fécondés dans le croisement consanguin contre 13 % pour le témoin ; que 3 % des divisions embryonnaires sont normales dans les lots consanguins contre 70 % pour les témoins, et que la polyspermie et la parthénogenèse sont plus importantes pour les lots consanguins comparés au témoin. Tous ces résultats sont la conséquence de la dépression de la consanguinité et/ou de l'incompatibilité entre les gamètes. Au contraire, des chercheurs japonais n'ont pas observé de différences de fertilisation entre des croisements avec et hors consanguinité chez *C. gigas* (Imai et Sakai, 1961). L'autofécondation de femelles à partir de sperme cryopréservé l'année précédente lorsque les individus étaient mâles ne montre pas d'effet de la consanguinité ( $F = 0,50$ ) sur le taux de fertilisation (Lannan, 1971). Entre 1992 et 1996, les taux d'éclosion obtenus chez *C. gigas* étaient en moyenne de  $59,2 \pm 3,2$  % (Robert et Gérard, 1999). Dans le cas de notre étude, les taux d'éclosion montrent des taux moyens d'éclosions de  $57,6 \pm 29,6$  % et  $55,0 \pm 5,6$  % respectivement pour les lots CH et CB. Ces taux d'éclosions sont également équivalents à ceux obtenus pour les lots des lignées haute et basse de la sélection divergente avec en moyenne  $53,9 \pm 14,2$  %. La différence de taux d'éclosion obtenue entre les lignées CH et CB provient d'une plus grande variabilité observée pour les lots de la lignée CH. En effet, l'analyse en détails révèle des taux d'éclosion importants pour les 4 lots ayant comme arrière grand-parent le mâle 9 avec un taux moyen de  $96,0 \pm 7,4$  %. Au contraire, les lots issus des mâles 2 et 15 ont montré des taux d'éclosions identiques ( $39,1 \pm 7,6$  % et  $37,7 \pm 12,0$  %) (figure 56-B). Les descendants de ces 2 mâles ont donc des taux d'éclosions inférieurs à ceux obtenus pour les mâles 4, 7 et 14 de la lignée CB dont les valeurs étaient comprises entre  $52,1 \pm 3,1$  % et  $57,5 \pm 3,2$  %. L'effet de la dépression de la consanguinité n'a donc aucune conséquence sur les taux d'éclosion relevés pour les 2 lignées, même si les taux d'éclosion relevés pour les témoins étaient de  $69,9 \pm 4,1$  %. **Ces résultats mettent en évidence que la sélection effectuée d'après les performances de survie sur estran n'influence pas les taux d'éclosion des descendants des lignées CH et CB, et que l'effet de consanguinité en première génération de sélection est négligeable sur les taux**

**d'éclosion. A l'inverse, ils démontrent l'importance du facteur familial pour le rendement en larve D, 48 heures après la fécondation.**

Il est à noter également que les taux d'éclosion des lots consanguins (58 %) ont été meilleurs que ceux obtenus pour les familles bi-parentales en première génération (41 %). Ce résultat s'explique par la différence de géniteurs utilisés entre les générations (2 parents en G1 contre 58 en G2). Les taux d'éclosion étant dépendants de la qualité des gamètes des géniteurs utilisés ou d'une possible incompatibilité entre les gamètes mâles et femelles (Gaffney *et al.*, 1993), ils présentent donc moins de variation lorsque le croisement fait intervenir plus de géniteurs.

**Survie larvaire :**

L'effet de la consanguinité sur les performances de survies larvaires chez les bivalves peut montrer des résultats variables. Ainsi Beaumont et Budd (1983) n'ont pas montré de différence significative de survie larvaire 18 jour post-fécondation entre le groupe « auto fécondé » ( $F = 0,50$ ) et le groupe non consanguin chez *Pecten maximus*. Au contraire, Ibarra *et al.* (1995) ont obtenu au 20<sup>ème</sup> jour de post-fertilisation chez *Argopecten circularis*, des survies larvaires plus faibles pour le groupe « auto-fécondé » ( $F = 0,50$ ) comparé aux 2 autres groupes ( $F = 0$  et  $0 < F < 0,50$ ). Chez *Crassostrea virginica*, la survie larvaire entre le 12<sup>ème</sup> et le 17<sup>ème</sup> jour post-fertilisation était 6 fois supérieure pour le lot non consanguin comparé au lot consanguin (Longwell et Stiles, 1973a). Mallet et Haley (1983) ont également observé une différence de survie chez *C. virginica* entre les lots consanguins et non consanguins mais les meilleures survies ont été relevées pour le lot consanguin. Chez *C. gigas*, une diminution de la survie larvaire a été reportée pour des lots consanguins après 3 générations de sélection (Imai et Sakai, 1961). A l'inverse, Lannan (1980c) n'a pas montré de différence de survie larvaire après 2 générations entre les lots consanguins et les lots non consanguins. Dans le cas de notre étude, les survies larvaires des lignées CH et CB sont 4 à 5 fois plus faibles que les survies larvaires de *C. gigas* enregistrées entre 1992 et 1996 à l'écloserie de La Tremblade (Robert et Gérard, 1999). De même, les survies larvaires des lignées consanguines sont 2 fois plus faibles pour la lignée CH comparées à celles de la lignée haute 'R' de la sélection divergente, et 4 fois plus faibles pour la lignée CB comparées à celles de la lignée basse 'S' de la sélection divergente. Ces faibles survies des lignées CH et CB font suite à un épisode de mortalité qui a débuté entre le 7<sup>ème</sup> jour post-fertilisation et qui s'est poursuivi jusqu'à la fin de l'élevage larvaire (J27). Pour les témoins, aucun épisode de mortalité n'a été enregistré, et

les survies larvaires à J16 étaient 3 fois supérieures à celles des lots consanguins. **L'effet de la dépression de la consanguinité peut donc être incriminé pour l'explication des faibles survies larvaires des lignées CH et CB.**

Une autre hypothèse pouvant expliquer ces faibles performances de survie larvaire fait intervenir la qualité des gamètes qui dépend fortement de l'état de maturité de la gonade des parents (Lannan, 1980a,b ; Lannan *et al.*, 1980 ; Muranaka et Lannan, 1984). Dans notre étude, les descendants des mâles 9 et 7 ont montré des survies larvaires 4 à 5 fois plus importantes que celles des descendants des autres mâles sélectionnés (figure 57-B). Les mâles 9 et 7 font tous deux parties de la série 2, alors que les mâles 2 et 4 appartiennent à la série 1, et les mâles 14 et 15 à la série 3. Il se pourrait donc que la qualité des gamètes des familles issues des mâles 7 et 9 soit meilleure que celle des familles issues des mâles 2, 4, 14 et 15. Cette différence de qualité des gamètes proviendrait alors des parcours zootechniques des 3 séries. En effet les séries ont été produites à 3 moments différents, puis elles ont été transférées en nurserie à 3 dates différentes, fin mars, fin avril et début juin 2001 respectivement pour les séries 1, 2 et 3 (Partie II. B. § 2.4.). Ensuite, du début juin à la mise en maturation des géniteurs, les 3 séries ont suivi le même parcours zootechnique (Partie III. B. § 2.2.). **Le parcours zootechnique des géniteurs pourrait alors influencer la qualité des gamètes et expliquer les performances de survie larvaire obtenues.**

Concernant la différence de survie larvaire entre les lignées CH et CB, les causes de ce phénomène peuvent s'apparenter à deux hypothèses. La première est que la sélection effectuée pour la survie en période estivale pourrait avoir une action sur les performances de survie larvaire des 2 lignées, mais comme les 2 lignées ont présenté moins de 5 % de survie, **l'effet de la sélection est alors très limité.** La seconde hypothèse implique le coefficient de consanguinité. Pour la lignée CH, les performances de survies larvaires sont identiques entre les descendants des familles de plein- et demi-frères (figure 57-A). Au contraire pour la lignée CB, les descendants des familles de plein-frères ( $F = 0,25$ ) ont montré une survie larvaire de 1,61 % alors que les descendants des familles de demi-frères ( $F = 0,125$ ) ont montré une survie moyenne de 4,80 %. Les faibles survies larvaires de la lignée CB dont le coefficient de consanguinité est de 0,25, sont la résultante de la disparition des lots 13 et 24 en phase larvaire. Par conséquent, **la sélection de la survie en période estivale pourrait avoir une influence sur la survie larvaire des individus de la lignée CB pour des coefficients de consanguinité élevés.** Ce résultat reste à être confirmé.

### ***Croissance larvaire :***

A de nombreuses reprises, l'effet de la consanguinité a entraîné une réduction de la croissance larvaire chez les bivalves. Ainsi, Beaumont et Budd (1983) ont montré une différence de croissance entre le lot consanguin et non consanguin chez *Pecten maximus*, et le même constat a été relevé chez *Argopecten circularis* (Ibarra *et al.*, 1995). Comme pour la survie larvaire, des différences de croissance au stade larvaire ont également été constatées à partir du 6<sup>ème</sup> jour chez *Crassostrea virginica*, différences qui s'accroissent avec l'âge des larves, les lots consanguins étant ceux montrant les plus faibles croissances (Longwell et Stiles, 1973a,b). Au contraire, Mallet et Haley (1983) n'ont pas observé de différence de croissance larvaire toujours pour *C. virginica* entre les lots consanguins et le contrôle. Nos résultats montrent un effet de la dépression de consanguinité uniquement sur les performances de croissances larvaires pour la lignée CB. Comme pour la survie larvaire, **la sélection pour le caractère survie en période estivale pourrait avoir une influence sur la croissance larvaire des individus de la lignée CB pour des coefficients de consanguinité élevés.**

Notre étude montre également aucune différence de croissance larvaire entre les 2 lignées, et comparé au témoin, les 2 lignées ont montré une meilleure croissance (figure 58). L'effet de la consanguinité n'explique donc pas les croissances obtenues des 2 lignées, et la sélection de la survie en période estivale n'a pas d'effet sur les performances de croissance larvaire des descendants. La comparaison de la croissance larvaire entre les descendants des mâles sélectionnés a montré que les larves issues des mâles 7 et 9 ont présenté des croissances larvaires significativement plus importantes en comparaison des descendants des autres mâles. **Ces résultats montrent la croissance larvaire dépendrait plus de l'état de maturation des géniteurs utilisés et donc de la qualité des gamètes qu'une réelle influence de la consanguinité ou de la sélection.**

### ***Survie en micronurserie et nurserie :***

En micronurserie et nurserie, les meilleures performances de survie ont été obtenues pour les 2 lignées consanguines comparées aux témoins. La consanguinité n'a donc pas d'effet négatif sur les performances de survies observées pendant ces 2 étapes de production. En micronurserie, la lignée CH a présenté les meilleures survies, alors qu'il s'agissait de la lignée CB en nurserie. En détail, seul le groupe de la lignée CH avec un coefficient de consanguinité de 0,25 a montré de meilleures survies en micronurserie comparé aux 3 autres

groupes (figure 59-A). A l'inverse en nurserie, ce même groupe a montré des survies plus faibles comparées à celles des 3 autres groupes (figure 60-A). Il semblerait donc qu'une surestimation des effectifs ait été effectuée en micronurserie pour les lots de la lignée CH avec un coefficient de consanguinité de 0,25. Cette surestimation d'effectif a donc eu comme principale conséquence de sous-estimer les survies de ce groupe en nurserie. En effet, le taux de survie en nurserie a été calculé comme le ratio entre le nombre de naissain avant la mise en poche et le nombre de naissain transféré en nurserie, ce dernier étant surestimé.

Enfin, il semblerait que la qualité des gamètes des parents n'ait plus d'influence sur les performances de survie en micronurserie et nurserie.

#### 4.2. Caractérisation sur estran

##### *Survie au 04 septembre 2002 :*

Lors du premier point de suivi de la mortalité des lots consanguins le 04 septembre 2002, les survies ont été élevées avec en moyenne 94,6 % après 27 jours de testage *in situ*. Par conséquent, **aucune réponse à la sélection n'a été relevée pour ce prélèvement**. Par contre, des mortalités importantes ont touché des poches des lots P2 et Y2 avec respectivement 73,0 % et 80,1 %. Au contraire, les autres poches de ces 2 lots n'ont pas présenté de mortalités importantes. Les mortalités constatées pour ces 2 lots de la lignée CB, et dans une moindre mesure pour le lot M2 indiquent un épisode de mortalité en cours pour ces lots de part la présence de nombreux animaux moribonds. La poursuite du suivi de la mortalité en laboratoire a confirmé ce constat avec de fortes mortalités qui ont débuté immédiatement après le début de cette expérience (Partie III. D. 3.5.1).

##### *Survie au 08 octobre 2002:*

Six lots consanguins de la lignée basse présentent des mortalités supérieures à 50 % après seulement 2 mois sur estran. Seul 2 lots de la lignée basse n'ont pas répondu avec des mortalités inférieures à 10 %. Comme pour les lots de la sélection divergente, ces deux lots sont issus de croisements faisant intervenir la famille F7-26. Il est à noter également que les lots E2 et I2 (respectivement 18,9 %  $\pm$  3,5 et 18,4%  $\pm$  9,0 de mortalité) proviennent de croisements avec comme parents F7-25 et F7-26. Concernant les lots de la lignée haute, seul 3

lots montrent des mortalités supérieures à 5 %. Tous ces lots ont comme parents des individus ayant appartenu aux familles F15-57 et F15-58. L'effet mâle obtenu en première génération influence fortement les performances de survies des lots de la seconde génération.

Mallet et Haley (1983) n'ont montré aucune différence de survie au stade naissain entre les lots consanguins et non consanguins chez *Crassostrea virginica*. Pour l'huître du Pacifique, *C. gigas*, Imai et Sakai (1961) ont montré une réduction de la survie des lots consanguins comparés au contrôle avec la perte de ces lots en troisième génération suggérant même une plus faible résistante de cette espèce comparée à l'huître américaine (Longwell et Stiles, 1973a). Au 08 octobre 2002, les témoins ont montré des survies équivalentes à la lignée CH. **La consanguinité n'a donc pas d'effet sur les performances de survie de *C. gigas* relevées après la période estivale après une génération de sélection.**

En aquaculture des invertébrés marins, des différences entre des lignées haute et basse pour les caractères sélectionnés ont été mise en évidence, notamment chez *Ostrea edulis* (Toro et Newkirk, 1990), chez *Saccostrea cucullata* (Jarayabhand et Thavorniyutikarn, 1995) et chez *Penaeus japonicus* (Hetzl *et al.*, 2000). Ces 3 études, dont la sélection était effectuée par rapport au poids total, ont montré de meilleures performances pour la lignée haute comparée à la lignée basse, montrant ainsi une réponse à la sélection positive. Dans le cas de notre étude, une différence significative entre les 2 lignées a également été mise en évidence avec les meilleures survies pour la lignée CH. Même si l'écart à la réponse à la sélection est plus faible pour les lots de la lignée CH, une meilleure réponse à la sélection a été obtenue et l'héritabilité réalisée pour la survie en période estivale est très forte ( $0,94 \pm 0,30$ ). De la même façon, la réponse à la sélection pour les lots de lignée CB est également forte, et l'héritabilité réalisée indique que la survie est héritable. D'après la régression parent-enfant observée pour les deux lignées confondues, **l'héritabilité réalisée de la survie en période estivale est de  $0,83 \pm 0,62$  montrant que le caractère survie est fortement héritable.** Ces résultats confirment ceux obtenus en première génération ( $h^2 = 0,81 \pm 0,29$ ). Comparées à l'héritabilité réalisée obtenue à Ronce pour les 2 lignées de la sélection divergente ( $0,58 \pm 0,40$ ), les lignées consanguines permettent d'obtenir une meilleure réponse à la sélection. Il est à rappeler que l'héritabilité réalisée pour les lots de la sélection divergente a été sous estimée à cause des mortalités qui se sont produites en nurserie pour 5 lots de la lignée basse.



**Poids total individuel au 08 octobre 2002 :**

L'effet de la consanguinité a été incriminé dans la réduction des performances de croissance aux stades juvéniles et adultes chez *C. gigas* (Beattie *et al.*, 1987) et *Crassostrea virginica* (Mallet et Haley, 1983). Ces derniers ont montré de meilleures survies larvaires pour les lots consanguins couplées à une augmentation du degré d'homozygotie, expliquant ainsi les meilleures performances de croissance obtenues pour le lot non consanguin pour les stades post-larvaires. En effet, Singh et Zouros (1978) ont montré chez *C. virginica*, une corrélation positive entre la croissance et le taux d'hétérozygotie pour une population âgée d'une année. Zouros *et al.* (1980) ont également montré une diminution de la croissance avec la diminution du degré d'hétérozygotie mettant en évidence l'effet négatif de la consanguinité. Dans notre étude, les témoins ont montré les plus faibles poids totaux individuels lors de la mise en élevage des cheptels ainsi qu'à la fin de la période estivale. **La consanguinité n'entraîne donc pas d'effet négatif sur la croissance des cheptels des lignées CH et CB avant et après la période d'élevage *in situ*.**

Newkirk et Haley (1983) ont obtenu en seconde génération chez *Ostrea edulis* une amélioration de la survie dans un programme de sélection visant à améliorer la croissance. Beattie (1985) a observé une réduction de la croissance pour des huîtres sélectionnées pour leur résistance aux mortalités estivales. Pour les lots de la sélection divergente à Ronce, aucune différence de croissance entre les lignées haute et basse n'avait été mise en évidence indiquant que la sélection pour la survie n'avait pas d'effet sur la croissance. Au contraire, lorsque les croisements font intervenir la consanguinité, la sélection effectuée sur la survie semblerait avoir un faible effet sur la croissance avec gain en poids supérieur 9 % pour la lignée CH en comparaison à la lignée CB après 2 mois d'élevage sur estran à Ronce. A l'opposé, aucune différence de croissance n'a été observée entre la lignée CB et les témoins.

**Rendement journalier au 08 octobre 2002 :**

Chez *Crassostrea gigas*, Langdon *et al.* (2003) ont obtenu une réponse à la sélection après une génération de sélection comprise entre 0,4 % et 25,6 % pour une moyenne de 9,5 % montrant que l'amélioration du rendement de cette espèce peut-être réalisée à partir de programme de sélection. Comme pour la survie et la croissance, des différences de rendement journalier entre les 2 lignées ont été observées en octobre 2002. Même si une différence de croissance a été observée entre les 2 lignées, celle-ci reste minime. Au contraire, la sélection

effectuée sur la survie en période estivale permet d'améliorer ou diminuer significativement la survie du naissain. Le rendement étant la résultante de la croissance et de la survie, celui-ci est donc dépendant de ces 2 caractères. Pour les 2 lignées confondues, il a été montré que la survie est le caractère qui explique le mieux les résultats du rendement avec une contribution 4 fois plus importante de la survie comparée à la croissance (figure 63). En conclusion, la lignée CH présente une croissance supérieure de 9 % comparé à la lignée CB, une survie supérieure de 68 % comparée à la lignée CB, ce qui entraîne un rendement journalier 2,2 fois plus important que la lignée CB.

### 4.3. Caractérisation en laboratoire

#### *Survie entre le 05 et le 17 septembre 2002 :*

A la suite du premier point de suivi de la croissance et de la mortalité des lots consanguins après un mois de caractérisation *in situ*, aucune mortalité importante n'avait été relevée à l'exception d'un des deux réplicats des lots M2, P2 et Y2 avec respectivement 31,0 %, 73,0 % et 80,1 %. Les autres poches de ces 3 lots n'ont pas montré de mortalité, mais la présence de nombreux animaux moribonds indiquait que l'épisode de mortalité était en cours. **Les huîtres sont donc à ce moment « fragilisées », la ou les causes de cette fragilité étant inconnues, et tout stress supplémentaire peut alors déclencher des mortalités importantes.**

Au premier point de suivi de la mortalité en laboratoire le 05 septembre 2002, les 3 réplicats ayant subi de fortes mortalités sur estran ont montré une mortalité journalière importante avec 8,4 %, 5,0 % et 3,3 % respectivement pour les lots M2, P2 et Y2. Le second réplikat de ces lots a également montré une mortalité journalière élevée avec 2,9 % pour M2, 6,6 % pour P2 et 8,8 % pour Y2. De même, deux réplicats du lot consanguin D2 de la lignée CB ont montré des mortalités journalières de 4,4 % et 7,6%. Ces résultats confirment que l'épisode de mortalité affectant les lots consanguins commence à s'amplifier en touchant en premier lieu les lots de la lignée CB. Les hypothèses expliquant ces mortalités sont **soit un stress provoqué par la manipulation des huîtres** lors du prélèvement de la veille (transport, nettoyage, comptage, pesée individuelle), **soit le début de la réponse à la sélection** via la sélection appliquée pour améliorer ou diminuer ce caractère. Le suivi journalier de la mortalité montre un pic de mortalité au 4<sup>ème</sup> jour de l'expérience pour les lots de la lignée CB, au 6<sup>ème</sup> jour pour les témoins diploïdes, et au 7<sup>ème</sup> jour pour les lots de la lignée CH.

L'intensité des mortalités journalières relevée pour la lignée CB est toujours supérieure à celle de la lignée CH. De même, les témoins présentent une mortalité journalière moyenne intermédiaire à celles des 2 lignées jusqu'au 5<sup>ème</sup> jour de l'expérience avant qu'elle ne devienne la plus importante jusqu'à la fin de l'expérience. **Le suivi de la mortalité journalière indique par conséquent une dynamique de mortalité spécifique aux différents cheptels (CH, CB et T2N).** De plus, l'analyse de la dynamique de la mortalité des différents lots montre que lorsqu'un lot est touché par des mortalités importantes, **celles-ci ne se produisent que pendant 4 jours**, confirmant les observations de l'expérience 3 de la caractérisation en laboratoire des lots de la sélection divergente.

A la fin de l'expérience de la caractérisation en laboratoire, une différence significative de survie entre les cheptels a été mise en évidence, les témoins ayant des performances de survies intermédiaires par rapport à celle des 2 lignées consanguines. Ce résultat indique que la consanguinité n'est pas responsable de la baisse des performances de survie observée pour les lots de la CB. Au contraire, **il montre que la sélection effectuée pour améliorer ou diminuer la survie des lots consanguins permet d'obtenir une réponse positive à la sélection.**

#### ***Croissance entre le 05 et le 17 septembre 2002 :***

Au début de l'expérience, les poids totaux individuels moyens des lignées CH et CB étaient strictement identiques (2,88 g), alors que celui des témoins était légèrement plus faible (2,55 g). A la fin de l'expérience, les naissains de la lignée CH ont montré un poids total individuel moyen (3,62 g) supérieur de 9 % et 17 % comparé à la lignée CB (3,32 g) et aux témoins (3,08 g). Malgré ce résultat, aucune différence de croissance n'a été observée entre les lignées CH, CB et les témoins. Pendant l'expérience en laboratoire, les mortalités ont atteint 19,1 %, 48,4 % et 37,1 % respectivement pour CH, CB et les témoins (figure 67). Boudry *et al.* (sous presse) ont montré chez *C. gigas* que les mortalités touchaient préférentiellement les juvéniles présentant des faibles performances de croissance. Nos résultats montrent clairement **que les mortalités observées en laboratoire n'ont pas d'effet sur la croissance des cheptels suggérant qu'elle touche toutes les classes de tailles sans distinction.**

**Survie entre le 08 août et le 17 septembre 2002 :**

Le 04 septembre, les mortalités étaient de 31,0 % et 6,1 % pour les réplicats du lot M2, 73,0 % et 19,3 % pour les réplicats du lot P2 et 80,1 % et 2,6 % pour les réplicats du lot Y2. En intégrant les mortalités sur estran à celles obtenues en laboratoire, les mortalités cumulées des 2 réplicats sont alors de 89,2 % et 91,6 % pour le lot M2, 76,0 % et 79,1 % pour le lot P2, et 84,1 % et 89,5 % pour le lot Y2. L'intensité des mortalités observée entre les 2 réplicats sont donc identiques en fin d'expérience. La poursuite du suivi de la mortalité en laboratoire permet donc de constater une diminution de l'écart-type intra-lot relevé notamment pour ces 3 lots au 04 septembre 2002.

Pour cette expérience, seuls 8 lots de la lignée CB ont été testés, contre 10 pour la lignée CH et 3 pour les témoins. L'histogramme des mortalités cumulées au 17 septembre (figure 68) montre trois groupes qui se distinguent. Le premier est formé de 4 lots de la CB qui ont exprimé de très fortes mortalités avec plus de 77 %. Le second est constitué d'un «groupe intermédiaire» avec des taux de mortalité compris entre 20 % et 50 %. Ce groupe comprend les 4 autres lots de la lignée CB, les 3 témoins et 3 lots de la lignée CH (K2, O2 et S2). Enfin, le troisième groupe, constitué de 7 lots de la lignée CH, présente des mortalités inférieures à 20 %. L'une des informations les plus intéressantes dans ces résultats vient de la lignée CB. Les 4 lots de la lignée CB appartenant au premier groupe sont issus des croisements faisant intervenir les familles ayant comme parents les mâles 4 et 14. De même, les 4 autres lots de la lignée CB (E2, I2, H2 et L2) appartenant au deuxième groupe, et qui ont donc subi moins de mortalité comparée aux lots issus des mâles 4 et 14, ont tous comme ancêtre commun le mâle 7. Les résultats obtenus le 08 octobre lors de la caractérisation sur estran de ces cheptels ont également montré ce résultat. Comme l'environnement du laboratoire permet une intensification des mortalités, un résultat intéressant semble se dégager. En effet, les lots E2 et L2, qui ont montré les plus faibles mortalités avec respectivement 26,4 % et 23,0 %, sont issus de croisements entre individus plein-frères. Au contraire, les lots I2 et H2, qui ont montré des taux de mortalités plus importants avec respectivement 40,4 % et 35,3 %, sont issus de croisements entre individus demi-frères. Ces résultats montrent qu'en supplément de la variance génétique additive importante dans le déterminisme des mortalités estivales, que des gènes délétères interviendraient dans le phénomène. Ces gènes seraient alors plus nombreux pour les lots sélectionnés comme 'sensibles'. **Des croisements entre individus demi-frères permettraient alors d'augmenter le nombre des gènes délétères par rapport à des croisements entre**

**individus plein-frères, ce qui aurait pour principale conséquence d’entraîner une augmentation de l’intensité des mortalités estivales.**

***Croissance entre le 08 août et le 17 septembre 2002 :***

A la fin de l’expérience, une différence significative de croissance est observée entre les lignées CH et CB avec de meilleures croissances pour les lots de la CH. Au 04 septembre, aucune différence de mortalité n’a été mise en évidence entre les 2 lignées. Entre les 05 et 17 septembre, une différence significative de mortalité a été obtenue entre les 2 lignées alors qu’aucune différence de croissance n’a été observée. La différence de croissance obtenue entre les 2 lignées pour la période du 08 août au 17 septembre, n’est donc pas due à la mortalité.

## **5. Conclusion**

***Phases précoces : élevage larvaire à la nurserie.***

La sélection de la survie n’a pas d’effet sur les performances de croissance et survie des descendants constituant les lignées consanguines haute et basse, de l’élevage larvaire à la nurserie. Nos résultats montrent également l’importance de la qualité des gamètes et du parcours zootechniques des géniteurs sur les performances de survie et de croissance larvaire.

La dépression de consanguinité montre un effet négatif sur la survie larvaire des lignées consanguines avec des survies 4 à 5 fois plus faibles comparés aux valeurs habituellement rencontrées à l’écloserie du Laboratoire de Génétique et Pathologie. Cet effet est de plus accentué pour les lots de la lignée consanguine basse pour un coefficient de consanguinité plus important (0,25).

***Caractérisation sur estran :***

Comme pour les lots de la sélection divergente hors consanguinité, une forte réponse à la sélection a été observée pour les lots consanguins des lignées haute et basse à la fin de la période estivale. La sélection effectuée pour améliorer et diminuer la survie a permis d’obtenir une réponse positive à la sélection. Les héritabilités réalisées des lots consanguins sont très fortes et confirment les valeurs obtenues en première génération en 2001 et en

sélection divergente en 2002. La survie est donc sélectionnable, et l'amélioration génétique permettra un gain efficace de la survie pendant la période estivale pour les juvéniles de l'huître *Crassostrea gigas*.

Aucun effet de la dépression de la consanguinité n'a été observé sur les performances de survie, croissance et rendement après une génération de sélection en consanguinité.

L'amélioration de la survie a également permis un léger gain des performances de croissance, mais l'effet le plus significatif concerne le rendement avec une amélioration des performances de rendement pour la lignée CH. Enfin, les performances de survie des témoins non sélectionnés ont été identiques à celles des lots de la lignée CH.

#### ***Caractérisation en laboratoire :***

La caractérisation des cheptels en laboratoire indique de nouveau une expression rapide et plus intense de la mortalité en laboratoire comparé à l'estran. L'environnement du laboratoire permet également d'obtenir une réponse positive à la sélection pour la survie avec des mortalités différentielles entre les 2 lignées consanguines. Cette expérience montre également que les mortalités n'ont pas d'effet sur la croissance même si une tendance à un poids individuel plus élevé est observée pour les lots de la lignée CH par rapport aux témoins et aux lots de la lignée CB.

Comme pour la caractérisation sur estran des cheptels, aucun effet de la dépression de consanguinité n'est observé sur la mortalité et la croissance après une génération de sélection. Enfin, l'environnement du laboratoire a permis d'observer des mortalités pour les témoins avec des mortalités cumulées (estran et laboratoire) à la fin du suivi de 37,5 % contre 20,5 % pour la lignée CH et 57,1 % pour la lignée CB.

# Conclusion générale & Perspectives



*Claire ostréicole*





---

## Conclusion générale et Perspectives

---

Les mortalités estivales sont connues chez l'huître creuse *Crassostrea gigas* depuis de nombreuses années sans que les facteurs déclenchant et/ou responsables de ces épisodes ne soient clairement identifiés. Il s'agit vraisemblablement d'un phénomène complexe faisant intervenir des interactions entre l'hôte, l'environnement et les agents pathogènes. Au niveau de l'hôte, il existerait un déterminisme génétique lié à ces mortalités mais aucune étude dans la littérature actuellement disponible n'a abordé l'estimation des paramètres génétiques de la survie de *C. gigas* en période estivale. Les objectifs principaux de ce travail étaient donc de déterminer (1) la base génétique de la survie en période estivale chez les juvéniles de l'huître creuse et connaître l'héritabilité du caractère étudié, (2) la réponse à la sélection afin de préciser si un programme de sélection peut être envisagé pour augmenter la survie du naissain de *C. gigas*, (3) et enfin d'établir la nature des corrélations entre la survie et d'autres caractères à intérêt pour la profession, c'est à dire la croissance et le rendement.

La présente étude a permis de démontrer que les performances de survie des cheptels observées de la phase d'élevage larvaire à la micronurserie ne se sont pas corrélées aux performances obtenues en l'élevage *in situ* ou en testage en laboratoire. De même, les mortalités larvaires sont plus dépendantes de la qualité des gamètes et de la qualité de l'eau de mer qu'à une réelle influence de la composante génétique.

Les suivis de la survie, de la croissance et du rendement pour la première génération en 2001 dans les sites de Ronce-Perquis (Ronce) (bassin de Marennes-Oléron), la rivière d'Auray (RA) (Bretagne Sud) et la Baie des Veys (BDV) (Normandie) montrent les meilleures performances pour les 3 caractères en BDV pour du naissain âgé de moins d'une année. Le site de RA se caractérise par les plus faibles performances, celui de Ronce présentant des performances intermédiaires. Les mêmes tendances sont retrouvées pour la survie et le rendement en 2002 à partir de la sélection divergente de la seconde génération. Pour la croissance, le site de Ronce montre les performances les plus faibles alors que le site de RA présente les performances intermédiaires en 2002.

Le suivi en 2002 d'une partie des lots de la première génération n'ayant pas montré de mortalité après la première saison estivale montre le maintien des performances de survie à Ronce et en RA après le deuxième été. Au contraire, ces cheptels subissent des mortalités importantes en BDV caractérisant ce site avec un potentiel élevé de mortalité pour des animaux âgés de 18 mois comparé aux naissains de 6 mois. A la fin de ce suivi, les mortalités cumulées après deux étés sur estran sont de 9 %, 14 % et 26 % respectivement pour Ronce, RA et BDV.

Pour les cheptels ayant subi des mortalités importantes en première année (52 %), aucune mortalité ne s'est produite la seconde année d'élevage (8 %). Ce résultat indique qu'une 'purge' importante a lieu pendant la première saison estivale et que les survivantes ne subissent plus de mortalité pendant la seconde période estivale. Ainsi, 94 % des mortalités obtenues après deux années de culture (55 %) se sont produites en première année. Le suivi de ces cheptels mais préservés indemnes de mortalité pendant la première année montre également une purge mais l'intensité de celle-ci est beaucoup plus faible (14 %). Ce résultat met en avant une sensibilité aux mortalités estivales plus prononcée pour les cheptels d'écloserie âgés de moins d'un an comparés à ceux de 18 mois en RA. Pour des huîtres résistantes, la mortalité cumulée après deux années d'élevage en RA est de 14 % contre seulement 4 % si les cheptels sont élevés dans un meilleur environnement en première année d'élevage (temps d'émersion limité, condition trophique riche, température inférieure à 19°C...). Le parcours zootechnique influence donc significativement les performances de survie des cheptels montrant que le cycle de production est 'améliorable' par un choix pertinent des sites d'élevage.

Le résultat majeur de ces travaux est que la composante génétique de la survie en période estivale a été pour la première fois déterminée pour les juvéniles de *C. gigas*. Les survies observées dans les trois sites varient de 18 à 98 % entre les familles de demi-frères. Il a été observé également que des familles de demi-frères ont présenté des taux de mortalités importants pour les trois sites et d'autres des survies très élevées indiquant une base génétique aux variations observées pour la survie. L'héritabilité estimée à partir de la première génération montre ainsi que 81 % de la variance phénotypique est expliquée par la variance génétique additive. Une sélection a donc été effectuée en seconde génération à partir des familles présentant les meilleures et les moins bonnes survies sur le site où l'intensité des mortalités était la plus importante. L'originalité de cette sélection tient également à l'utilisation de géniteurs préservés indemnes de mortalité, ce qui a permis de conserver

l'intégralité de la variance génétique additive, et de ne pas biaiser la réponse à la sélection, notamment vers le bas. Nos résultats démontrent que la sélection effectuée pour améliorer et diminuer la survie des juvéniles de *C. gigas* permet d'obtenir une réponse positive. Ainsi, dans les sites caractérisés par leur potentiel de mortalité élevé chez les juvéniles, les héritabilités réalisées de la survie sont pour la sélection divergente, avec et hors consanguinité, comprises entre  $0,56 \pm 0,41$  et  $0,94 \pm 0,30$  à Ronce et entre  $0,53 \pm 0,33$  et  $0,90 \pm 0,14$  en RA. Ces données indiquent une composante génétique très forte de la survie en période estivale pour les juvéniles de *C. gigas* produits en éclosion. L'amélioration génétique de la survie par l'intermédiaire de programme de sélection pour ce caractère permettrait donc une amélioration significative de la survie des cheptels produits par les éclosions. La sélection de la survie permet également d'améliorer significativement le rendement, sans que la croissance ne soit affectée.

Les expériences de caractérisation précoce des cheptels en laboratoire montrent des mortalités différentielles entre lots descendants des familles 'sensibles' et 'résistantes'. Pour les 4 expériences, les mortalités se produisent plus rapidement et à des intensités plus importantes en laboratoire comparé à l'estran. En règle générale, la totalité de la mortalité en laboratoire s'effectue sur une période de 5 jours. L'élément le plus important fourni par ces expériences est que les cheptels en laboratoire montrent des mortalités différentielles identiques à celles observées sur estran. Les éclosions pourraient ainsi tester la qualité de leur production en appliquant sur des cheptels dès l'âge de 3 mois un stress (thermique ou autre) qui permettrait de déclencher la mortalité.

La caractérisation précoce en laboratoire des cheptels a permis d'identifier rapidement les lots les plus extrêmes en terme de mortalité. Ces lots identifiés par leurs phénotypes 'sensibles' ('S') ou 'résistants' ('R') aux mortalités estivales ont donc été conservés en grand effectif indemne de mortalité la première année. Ils servent alors de matériel biologique de référence aux autres thématiques de recherche du programme « MOREST » :

- pathologie : statut infectieux des 'R' et des 'S' par rapport au virus de type herpès (Barbosa-Solomieu *et al.*, soumis), recherche de différences de sensibilité entre les 'R' et les 'S' à des injections de *Vibrio* pathogènes (Gay, com. pers.),
- immunologie : variabilité des mécanismes de défense entre les 'R' et les 'S' (Lambert *et al.*, 2003),

- physiologie : stratégie de reproduction différente entre les 'R' et les 'S' (Enriquez-Diaz *et al.*, 2003 ; Moal *et al.*, 2003),
- génétique : importance des marqueurs fonctionnels (Tanguy *et al.*, soumis), recherche de gènes exprimés pendant les épisodes de mortalités (Huvet *et al.*, in prep),
- écotoxicologie : mise au point de bio-marqueurs et évaluation des réponses biologiques au stress entre les 'R' et les 'S' (Burgeot, com. pers).

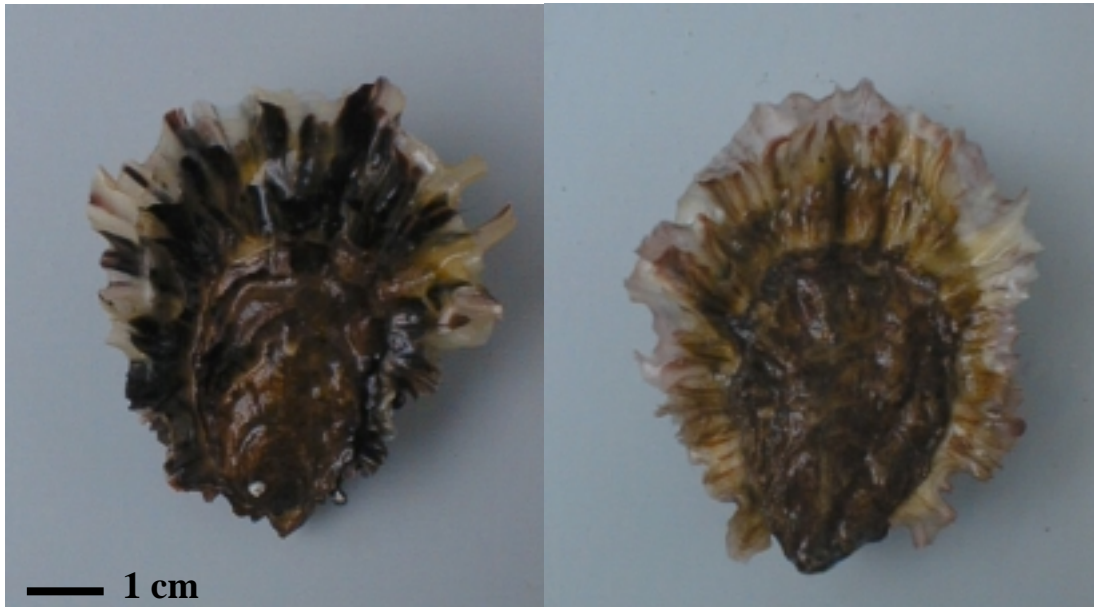
Après la mise en évidence de la base génétique de la survie en période estivale, les causes des mortalités ne sont toujours pas identifiées. Le matériel 'S' et 'R' constitue donc un matériel biologique de choix pour identifier les causes du phénomène pour les autres thématiques de recherche.

Les programmes actuels de sélection chez les huîtres proposent une amélioration de la croissance en Australie (CSIRO, 2002) et du rendement aux Etats-Unis (Langdon *et al.*, 2003). Ces deux paramètres ainsi que la survie sont en effet les plus importants pour la profession ostréicole. En revanche, l'importance de la croissance et de la survie sur le rendement, qui est la résultante des deux caractères précédents, n'a jamais été évaluée chez les huîtres. Notre étude met clairement en évidence que la survie est le principal facteur responsable du rendement. Par conséquent, deux stratégies de sélection pour améliorer le rendement se dégagent en fonction des potentiels de mortalité des sites d'élevage :

- dans des sites caractérisés par l'absence de mortalité, les programmes de sélection doivent privilégier l'amélioration de la croissance,
- si les mortalités excèdent les 15 %, les programmes de sélection doivent avantager l'amélioration de la survie avant d'envisager une amélioration de la croissance. Cette deuxième phase pourra être abordée pour des mortalités inférieures à 8 %.

Depuis son introduction en France, des épisodes récurrents de mortalité se produisent avec une tendance à des phénomènes de plus en plus importants. Cette étude démontre la faisabilité de l'amélioration génétique de la survie via la sélection. Actuellement, la production ostréicole française est basée à 90 % à partir des naissains issus de captage naturel contre 10 % pour les naissains d'écloserie (Robert et Gérard, 1999). Le gain de la survie, et donc aussi du rendement, est attendu par sélection artificielle et passera par l'utilisation de produits sélectionnés issus d'écloserie.

# Références bibliographiques



*Huîtres creuses Crassostrea gigas après un mois à 20°C en salle de maturation  
à l'écloserie Ifremer de La Tremblade*



---

**Références bibliographiques**

---

- Agius, C., Jaccarini, V. & Ritz, D.A., 1978. Growth trials of *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* in inshore waters of Malta (Central Mediterranean). *Aquaculture*, 15 : 195-218.
- Agreste Primeur, 2003. L'huître : perle de l'élevage conchylicole. Premier recensement de la conchyliculture. <http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/primeur126.pdf>
- Allen, S. K., 1988. Triploid oysters ensure year-round supply. *Oceanis*, 31(3) : 58-63.
- Allen, S.K. & Downing, S.L., 1986. Performance of triploid pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg). I. Survival, growth, glycogen content, and sexual maturation in yearlings. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102 : 197-208.
- Allen, Jr., S.K., Hidu, H. & Stanley, J.G. 1986. Abnormal gametogenesis and sex ratio in triploid soft-shell clams (*Mya arenaria*). *Biol. Bull.*, 170 : 198-210.
- Allenou, J.P., Camus, P., Bouget, J.F. & Joly, J.P., 2002. Schéma de mise en valeur de la mer Golfe du Morbihan : Etude de l'état trophique du Golfe du Morbihan et croissance des huîtres creuses. Rapport Ifremer, La Trinité sur Mer : 69 p.
- Arai, K., 2001. Genetic improvement of aquaculture finfish species by chromosome manipulation techniques in Japan. *Aquaculture*, 197 : 205-228.
- Argue, B.J., Arce, S.M., Lotz, J.M. & Moss, S.M., 2002. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture*, 204 : 447-460.
- Arizpe, O.C., 1996. Secondary production, growth and survival of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in tropical waters, Bahia de La Paz, Mexico. *J. Shellfish Res.*, 15(3) : 601-607.
- Ayres, P., 1991. Introduced Pacific Oysters in Australia. In : *The ecology of C. gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Sutherland J. and Osman R. (ed.), Maryland Sea Grant College, MD, pp 3-7.
- Bacher, C. & Baud, J.P., 1992. Intensive rearing of juvenile oysters *Crassostrea gigas* in an upwelling system: optimization of biological production. *Aquat. Living Resour.*, 5 : 89-98.
- Bamber, R.N., 1990. The effects of acidic seawater on three species of lamellibranch mollusc. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 143 : 181-191.
- Barber, B.J., Carnegie, R.B. & Davis, C.V., 1996. Effect of timing of seed deployment on growth and mortality of oysters, *Crassostrea virginica*, affected by juvenile oyster disease (JOD). *J. World Aquacult. Soc.*, 27(4) : 443-448.
- Barber B.J., Davis C.V. & Crosby, M.A., 1998. Cultured oysters, *Crassostrea virginica*, genetically selected for fast growth in the Damariscotta river, Maine, are resistant to mortality caused by juvenile oyster disease (JOD). *J. Shellfish Res.*, 17(4) : 1171-1175.

- Barbosa-Solomieu, V., Dégremont, L., Vazquez-Juarez, R., Ascencio-Valle, F., Boudry, P. & Renault, T. Transmission of OsHV-1 among hatchery-reared larvae of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) : evidence for vertical transmission. *Soumis à Dis. Aquatic Org.*.
- Barré, D., 1981. Implantation de *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Thèse de Doctorat Vétérinaire, Université de Toulouse* : 150 p.
- Barret, J., 2002. Introduction de *Crassostrea gigas*.  
<http://w3.ifremer.fr/aquaculture/conchyliculture/page6.htm>
- Baud, J.P., Gérard, A. & Naciri-Graven, Y., 1997. Comparative growth of *Bonamia ostreae* resistant and wild flat oysters, *Ostrea edulis*, in an intensive upwelling system : I. First year of experiment. *Mar. Biol.*, 130(1) : 71-79.
- Beattie, J.H., 1984. Increased survival among Pacific oysters: The result of selective breeding. *J. Shellfish Res.*, 4(1) : 109.
- Beattie, J., 1985. Effects of growth and mortality differentials on production among selected stocks of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Shellfish Res.*, 5(1) : 49.
- Beattie, J., Chew, K. & Hershberger, W., 1980. Differential survival of selected strains of Pacific Oysters (*Crassostrea gigas*) during summer mortality. *Proc. Nat. Shellfish. Ass.*, 70 : 184-189.
- Beattie, J.H., Perdue, J., Hershberger, W.K. & Chew, K.K., 1987. Effects of inbreeding on growth in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Shellfish Res.*, 6 (1) : 25-28.
- Beaumont, A.R. & Budd, M.D., 1983. Effects of self-fertilisation and others factors on the early development of the scallop *Pecten maximus*. *Mar. Biol.*, 76 : 285-289.
- Beaumont, A.R. & Fairbrother, J.E., 1991. Ploidy manipulation in molluscan shellfish : a review. *J. Shellfish Res.*, 10 (1) : 1-18.
- Beaumont, A.R. & Kelly, K.S., 1989. Production and growth of triploid *Mytilus edulis* larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 132 : 69-84.
- Becker, W.A., 1984. Manual of quantitative genetics. Fourth edition. Academic Enterprises. Pullman : 190 p.
- Bédier, E., 2003. Rapport d'activités 2002. Ifremer, La Trinité Sur Mer, Laboratoire Conchylicole de Bretagne : 42 p.
- Berthomé, J.P., Prou, J. & Bodoy, A., 1986. Performances de croissance de l'huître creuse, *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'élevage de Marennes-Oléron entre 1979 et 1982. *Haliotis*, 15 : 183-192.
- Bodoy, A., Garnier, J., Razet, D. & Geairon, P., 1990. Mass mortalities of oysters (*Crassostrea gigas*) during spring 1988 in the bay of Marennes-Oléron, related to environmental conditions. *Note ICES CM 1990 / K* : 11, 1-23.



- Boudry, P., Barré, M. & Gérard, A., 1998. Genetic improvement and selection in shellfish : a review based on oyster research and production. *Cah. Options Méditerran.*, 34 : 61-75.
- Boudry, P., Collet, B., Cornette, F., Hervouet, V. & Bonhomme, F., 2002. High variance in reproductive success of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) revealed by microsatellite-based parentage analysis of multifactorial crosses. *Aquaculture*, 204 : 283-296.
- Boudry, P., Collet, B., Kotoulas, G., Magoulas, A., Hervouet, V., Bonhomme, F. & Gérard, A., 1998. The use of microsatellite markers for parentage analysis in the Pacific cupped oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Note ICES CM 1998/K:7.* : 9 p.
- Boudry, P., Collet, B., McCombie, H., Ernande, B., Morand, B., Heurtebise, S. & Gérard, A. Individual growth variation and its relation with survival in juvenile Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquacult. Int.*, sous presse.
- Brichette, I., Reyero, M.I. & García, C., 2001. A genetic analysis of intraspecific competition for growth in mussel cultures. *Aquaculture*, 192 : 155-169.
- Bricelj, V.M., Ford, S.E., Borrero, F.J., Perkins, F.O., Rivara, G., Hillman, R.E., Elston, R.A. & Chang, J., 1992. Unexplained mortalities of hatchery-reared, juvenile oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin). *J. Shellfish Res.*, 11(2) : 331-347.
- Brown, J.R. & Hartwick, E.B., 1988a. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. I. Absolute and allometric growth. *Aquaculture*, 70 : 231-251.
- Brown, J.R. & Hartwick, E.B., 1988b. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. II. Condition index and survival. *Aquaculture*, 70 : 253-267.
- Bull, J.J., Vogt, R.C. & Bulmer, M.G., 1982. Heritability of sex ratio in turtles with environmental sex determination. *Evolution*, 36 (2) : 333-341.
- Buroker, N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Malacologia*, 23 : 271-279.
- Carballo, M., Garcia, C. & Rolan-Alvarez, E., 2001. Heritability of shell traits in wild *Littorina saxatilis* populations: Results across a hybrid zone. *J.-Shellfish-Res.*, 20(1) : 415-422
- Chaiton, J.A. & Allen, S.K., 1985. Early detection of triploidy in the larvae of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, by flow cytometry. *Aquaculture*, 48 : 35-43.
- Cheney, D.P., MacDonald, B.F & Elston, R.A., 2000. Summer mortality of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg) : Initial findings on multiple environmental stressors in Puget Sound, Washington, 1998. *J. Shellfish Res.*, 19 : 353-359.

- Chew, K.K., 1991. Ecological and biological considerations for the introduced Pacific oyster to the West Coast of the United States. In : *The ecology of C.gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Sutherland J. and Osman R. (ed.), Maryland Sea Grant College, MD, pp 21-25.
- Chintala, M.M. & Fisher, W.S., 1991. Disease incidence and potential mechanisms of defense for MSX-resistant and -susceptible Eastern oysters held in Chesapeake Bay. *J. Shellfish Res.*, 10(2) : 439-443.
- Clegg, J.S., Uhlinger, K.R., Jackson, S.A., Cherr, G.N., Rifkin, E. & Friedman, C.S., 1998. Induced thermotolerance and the heat shock protein-70 family in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 7 (1) : 21-30.
- Coe, W.R., 1931. Development of the organs and the sequence of the sexual phases in the California oyster (*Ostrea lurida*). *Bull. Shellfish*, 3 : 119-139.
- Coe, W.R., 1932. Sexual phases in the American oyster (*Ostrea virginica*). *Biol. Bull.*, 63 : 419-441.
- Collet, B., 1998. Bases génétiques des caractères physiologiques impliqués dans la croissance chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon* : 208 p.
- Collet, B., Boudry, P., Thébault, A., Heurtebise, S., Morand; B. & Gérard, A., 1999. Relationship between pre- and post-metamorphic growth in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 175 : 215-226.
- Comité National Conchyliculture (CNC), 2003. Production Française 2001-2002. <http://www.cnc-france.com/actualite>
- Comps, M., 1983. Recherches histologiques et cytologiques sur les infections intracellulaires des mollusques bivalves marins. *Thèse de Doctorat, Montpellier* : 128 p.
- Comps, M. & Duthoit, J.L., 1976. Infection virale associée à la maladie des branchies de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* Lmk. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283 : 1595-1597.
- Comps, M., Bonami, J.R., Vago, C. & Razet, D., 1976. La mise en évidence d'une infection virale chez l'huître portugaise à l'occasion de l'épizootie de 1970-1974. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, 256 : 13-15.
- Crenshaw, J.W., Hefferman, P.B. & Walker, R.L., 1991. Heritability of growth rate in the southern bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822). *J. Shellfish Res.*, 10 : 55-63.
- Crenshaw, J.W.Jr., Heffernan, P.B. & Walker, R.L., 1996. Effect of growout density on heritability of growth rate in the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *J.-Shellfish Res.*, 15(2) : 341-344.
- CSIRO, 2002. Australians select best Pacifics collaborative breeding programme. *Fish Farming International*, 29(10) : 34-35.

- David, J.P., 1989. Growth rate of sibling diploid and triploid oysters, *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.*, 8 : 319.
- Davis, C.V., 2000. Estimation of narrow-sense heritability for larval and juvenile growth traits in selected and unselected sub-lines of Eastern oysters, *Crassostrea virginica*. *J. Shellfish Res.*, 19(1) : 613.
- Davis, C.V., & Barber, B.J., 1994. Size-dependent mortality in hatchery-reared populations of oysters, *Crassostrea virginica*, Gmelin 1791, affected by juvenile oyster disease. *J. Shellfish Res.*, 13(1) : 137-142.
- Davis, C.V. and Barber, B.J., 1999. Growth and survival of selected lines of eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin 179) affected by juvenile oyster disease. *Aquaculture*, 178 : 253-271.
- Davis, G. & Hetzel, D., 2000. Integrating molecular genetic technology with traditional approaches for genetic improvement in aquaculture species. *Aquacult. Res.*, 31 : 3-10.
- De Ambroggi, C., 2001. Mise au point d'un outil de caractérisation de l'état physiologique des cheptels d'huîtres. Etude expérimentale sur des familles génétiques de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Rapport de stage Ifremer, La Tremblade* : 32 p.
- Dégremont, L., 2002. Etude des bases génétiques et physiologiques de la mortalité estivale et des relations avec la croissance chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Rapport annuel de thèse 2001-2002, Ifremer, La Tremblade* : 35 p.
- Dempster, E.R. & Lerner, M.I., 1950. Heritability of threshold characters. *Genetics*, 35 : 213-235.
- Deslous-Paoli, J.M., 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître *C.gigas* Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. *Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université d'Aix Marseille II* : 121 p.
- Deslous-Paoli, J.M. & Héral, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 239-249.
- Dickie, L.M., Boudreau, P.R. & Freeman, K.R., 1984. Influences of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 134-140.
- Dinamani, P., 1987. Gametogenic patterns in populations of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Northland, New Zealand. *Aquaculture*, 64 : 65-76.
- Dinamani, P., 1991. Introduced Pacific Oysters in New Zealand. In : *The ecology of C.gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Sutherland J. and Osman R. (ed.), Maryland Sea Grant College, MD, pp 9-11.

- Doyle, R.W., 1983. An approach to the quantitative analysis of domestication in aquaculture. *Aquaculture*, 33 : 167-185.
- Elston, R.A., Beattie, J.H, Friedman, C.S., Hedrick, R.P. & Kent, M.L., 1987a. Pathology and significance of fatal inflammatory bacteraemia in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *J. Fish Dis.*, 10 : 121-132.
- Elston, R.A., Kent, M.L. & Wilkinson, M.T., 1987b. Resistance of *Ostrea edulis* to *Bonamia ostreae* infection. *Aquaculture*, 64(3) : 237-242.
- Elston, R.A., Frelier, P. & Cheney, D., 1999. Extrapallial abscesses associated with chronic bacterial infections in the intensively cultured juvenile Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Dis. Aquatic Org.*, 37 : 115-120.
- Encomio, V.G. & Chu, F-L.E., 2003. The role of heat shock proteins in tolerance to parasitic stress in the Eastern oyster, *Crassostrea virginica*. *J. Shellfish Res.*, 22(1) : 328.
- Enriquez-Diaz, M., Pouvreau, S., Fabioux, C., Le Coguc, Y., Cochard, J.C. & Le Pennec, M., 2003. Reproductive strategy : variability of reproductive pattern in two populations genetically determined of *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.*, 22(1) : 328.
- Ernande, B., 2001. Développement, plasticité phénotypique et évolution. *Thèse de doctorat, Université de La Rochelle* : 274 p.
- Ernande, B., Clobert, J., McCombie, H. & Boudry, P., 2003. Genetic polymorphism and trade-offs in the early life-history strategy of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795): a quantitative genetic study. *J. Evol. Biol.*, 16 : 399-414.
- Ernande, B., Boudry, P., Clobert, J., & Haure, J. Plasticity in resource allocation based life history traits in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. I. Spatial variation in food abundance. *J. Evol. Biol.*, sous presse.
- FAO, 2003a. Aquaculture production : Quantities 1950-2001. Fishstat Plus. <http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/FISHPLUS.asp#Download>.
- FAO, 2003b. Aquaculture production : Values 1984-2001. Fishstat Plus. <http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/FISHPLUS.asp#Download>.
- Falconer, D.S., 1981. Introduction to quantitative genetics. 2<sup>nd</sup> edition, London, England, Longman (Ed.) : 340 p.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C., 1996. Introduction to quantitative genetics. 4<sup>th</sup> edition, Harlow, England, Longman (Ed.), XV : 464 p.
- Farley, C., Banfield, W., Kasnic, J. & Foster, W., 1972. Oyster herpes-type virus. *Science*, 178 : 759-760.
- Faury, N. & Geairon, P., 2001a. Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Base de données « RAZLEC ». Années 1996, 1997, 1998, 1999. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/LCPC : 66 p.

- Faury, N. & Geairon, P., 2001b. Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Base de données « RAZLEC ». Année 2000. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/LCPC : 19 p.
- Faury, N., Geairon, P. & Guilpain, P., 2002. Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Base de données « RAZLEC ». Année 2001. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/LCPC : 19 p.
- Faury, N., Razet, D., Soletchik, P., Gouletquer, P., Ratiskol, J. & Garnier, J., 1999. Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Analyse de la base de données « RAZLEC » 1977-1995. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/LCPC/RST/99-12 : 53 p.
- Fjalestad, K.T., Gjedrem, T. & Gjerde, B., 1993. Genetic improvement of disease resistance in fish - An overview. *Aquaculture*, 111 : 65-74.
- Fleury, P.G., Cornette, F., Claude, S., Palvadeau, H., Robert, S., D'Amico, F., Le Gall, P. & Vercelli, C., 2001a. REMORA, Résultats des stations nationales : année 2000. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/RST/01-02 : 48 p.
- Fleury, P.G., Goyard, E., Mazurie, J., Claude, S., Bouget, J.F., Langlade, A. & Le Coguic, Y., 2001b. The assessing of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) rearing performances by the IFREMER/REMORA network : method and first results (1993-98) in Brittany (France). *Hydrobiologia*, 465(1-3) : 195-208.
- Fleury, P.G., Cornette, F., Claude, S., Palvadeau, H., Robert, S., d'Amico, F., Le Gall, P., Vercelli, C. & Pien, S., 2003a. REMORA, résultats des stations nationales, année 2001. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/RST/2003-03 : 50 p.
- Fleury, P.G., Simonne, C., Claude, S., Palvadeau, H., Guilpain, P., d'Amico, F., Le Gall, P., Vercelli, C. & Pien, S., 2003b. REMORA, résultats des stations nationales, année 2002. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/RST/2003-04 : 50 p.
- Ford, S. & Haskin, H.H., 1987. Infection and mortality patterns in strains of oysters *Crassostrea virginica* selected for resistance to the parasite *Haplosporidium nelsoni* (MSX). *J. Parasitol.*, 73(2) : 368-376.
- Foyle, T.P., Bell, J.D., Gervis, M. & Lane, I., 1997. Survival and growth of juvenile fluted giant clams, *Tridacna squamosa*, in large-scale grow-out trials in the Solomon Islands. *Aquaculture*, 148 : 85-104.
- Freeman, K.R. & Dickie, L.M. 1979. Growth and mortality of the blue mussel (*Mytilus edulis*) in relation to environmental indexing. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1238-1249.
- Friedman, C., Beattie, J., Elston, R. & Hedrick, R., 1991. Investigation of the relationship between the presence of a Gram-positive bacterial infection and summer mortality of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Aquaculture*, 94 : 1-15.
- Friedman, C. & Hedrick, R., 1991. Pacific oyster nocardiosis: Isolation of the bacterium and induction of laboratory infections. *J. Invertebr. Pathol.*, 57(1) : 109-120.

- Gabbott, P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism gametogenesis. *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* : 191-211.
- Gaffney, P.M., Bernat, C.M. & Allen, S.K., Jr., 1993. Gametic incompatibility in wild and cultured population of the Eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Aquaculture*, 105 : 1-20.
- Gall, G.A.E., 1983. Genetics of fish : a summary of discussion. *Aquaculture*, 33 : 383-384.
- Galtsoff, P.S., 1961. Physiology of reproduction in molluscs. *Am. Zoologist.*, 1 : 273-289.
- Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish. Bull. U.S.*, 64 : 1-480.
- García-Esquivel, Z., González-Gómez, M.A., Gómez-Togo, D.L., Galindo-Bect, M.S. & Hernandez-Ayon, M., 2000. Microgeographic differences in growth, mortality, and biochemical composition of cultured Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) from San Quitin Bay, Mexico. *J. Shellfish Res.*, 19 (2) : 789-797.
- Garnier-Géré, P.H., Naciri Graven, Y., Bougrier, S., Magoulas, A., Héral, M., Kotoulas, G., Hawkins, A., Gerard, A., 2002. Influences of triploidy, parentage and genetic diversity on growth of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* reared in contrasting natural environments. *Mol. Ecol.*, 11 (8) : 1499-1514.
- Gérard, A., Naciri-Graven, Y., Boudry, P., Launay, S., Heurtebise, S., Ledu, C., Phélipot, P. 1995. Contrôle de la gamétogenèse des huîtres creuses et plates. Relations "reproduction" et "génétique". In : *La reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France*. Rapport de groupe de travail. Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER, pp 99-112.
- Gilmour, A.R., Thompson, R., Cullis, B.R. & Welham, S.J., 1997. ASREML. NSW Agriculture, Orange, NSW, Australia.
- Gjedrem, T., 1983. Genetic variation quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*, 33 : 51-72.
- Gjedrem, T., 1985. Improvement of productivity through breeding schemes. *Geojournal*, 10 : 233-241.
- Gjerde, B. & Schaeffer, L.R., 1989. Body traits in rainbow trout. II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. *Aquaculture*, 80 : 25-44.
- Glude, J.B., 1975. A summary report of Pacific coast oyster mortality investigations 1965-1972. In : *Proceedings of the Third U.S.-Japan Meeting on Aquaculture*. Tokyo, Japan, October 15-16, 1974, pp 1-28.
- Gosling, E., 2003. Genetics in aquaculture. In : *Bivalve Molluscs. Biology, Ecology and Culture*. Fishing News Books, Oxford, Blackwell, pp 333-369.

- Gouletquer, P., 1995. Cycle de reproduction naturelle de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. In : *La reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France*. Rapport de groupe de travail. Direction des Ressources Vivantes de l'Ifremer, pp 7-19.
- Gouletquer, P. & Héral, M., 1991. Aquaculture of *Crassostrea gigas* in France. In : *The ecology of C.gigas in Australia, New Zealand, France and Washington State*. Sutherland J. and Osman R. (ed.), Maryland Sea Grant College, MD, pp 13-19.
- Gouletquer, P., Joly, J.P., Le Gagneur, E., Moriceau, J., Peignon, J.M., Heurtebise, S. & Phelipot, P., 1996. Performance of triploid pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) reared in high carrying capacity ecosystem : survival, growth and proximate biochemical composition. *Haliotis*, 25 : 1-12.
- Gouletquer, P., Soletchnik, P., Le Moine, O., Razet, D., Geairon, P., Faury, N. & Taillade, S., 1998. Summer mortality of the Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* in the Bay of Marennes-Oléron (France). *Cons. int. Explor. Mer, CM 1998 / CC 14* : 20 p.
- Goyard, E., Patrois, J., Peignon, J.M., Vanaa, V., Dufour, R., Viallon, J. & Bédier, E., 2002. Selection for better growth of *Penaeus stylirostris* in Tahiti and New Caledonia. *Aquaculture*, 204 : 461-468
- Grassé, P., 1960. Traité de zoologie. Mollusques Lamellibranches. Paris, Masson et Cie (ed.), Tome V : 2219 p.
- Gribben, P.E., Creese, R.G. & Hooker, S.H., 2002. Growth rates of the venus clam *Ruditapes largillierti* grown under experimental culture conditions in New Zealand. *Aquaculture*, 213 : 187-197.
- Grizel, H. & Héral, M., 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 47 : 399-403.
- Guo, X. & Allen Jr., S.K., 1994. Sex determination and polyploid gigantism in the dwarf surfclam (*Mulinia lateralis* Say). *Genetics*, 138 : 1199-1206.
- Guo, X., DeBrosse, A.G. & Allen Jr., S.K., 1996. All-triploid Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) produced by mating tetraploids and diploids. *Aquaculture*, 142 : 149-161.
- Hadley, M.H., Dillon, R.T. & Manzi, J.J., 1991. Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Aquaculture*, 93 : 109-119.
- Haley, L.E. & Newkirk, G.F., 1977. Selecting oysters for faster growth. In : *Proceedings of the 8 annual meeting World Mariculture Society*. San Jose, Costa Rica, January 9-13, 1977 : pp 557-565.
- Haley, L.E., Newkirk, G.F., Waugh, D.W. & Doyle, R.W., 1975. A report on the quantitative genetics of growth and survivorship of the American oyster, *Crassostrea virginica* under laboratory conditions. *10th European symposium on Marine Biology*, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1 : 221-228.

- Hand, R.E., Nell, J.A. & Maguire, G.B., 1998. Studies on triploid oysters in Australia. X. growth and mortality of diploid and triploid Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley). *J. Shellfish Res.*, 17(4) : 1115-1127.
- Haskin, H.H. & Ford, S.E., 1979. Development of resistance to *Minchinia nelsoni* (MSX) mortality in laboratory-reared and native oyster stocks in Delaware Bay. *Mar. Fish.* : 54-63
- Haskin, H.H., Stauber, L.A. & Mackin, J.A., 1966. *Minchinia nelsoni* n. sp. (Haplosporida, Haplosporidiidae) : causative agent of the Delaware Bay oyster epizootic. *Science*, 153 : 1414-1416.
- Hawkins, A.J.S., Day, A.J., Gérard, A., Naciri, Y., Ledu, C., Bayne, B.L. & Héral, M., 1994. A genetic and metabolic basis for faster growth among triploids induced meiosis I but not meiosis II in the larviparous European flat oyster, *Ostrea edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 184 : 21-40.
- Hawkins, A.J.S., Magoulas, A., Héral, M., Bougrier, S., Naciri-Graven, Y., Day, A.J. & Kotoulas, G., 2000. Separate effects of triploidy, parentage and genomic diversity upon feeding behaviour, metabolic efficiency and net balance in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Genet. Res.*, 76 : 273-284.
- Hedgecock, D., Cooper, K., & Hershberger, W., 1991. Genetic and environmental components of variance in harvest body size among pedigree Pacific oysters *Crassostrea gigas* from controlled crosses. *J. Shellfish Res.*, 10 (2) : 516.
- Héral, M., 1989. L'ostréiculture française traditionnelle. In : *Aquaculture*. Paris, Barnabé (Coord.), Lavoisier (ed.), pp 347-397.
- Héral, M. & Deslous-Paoli, J.M., 1991. Oyster culture in European countries. In : *Estuarine and Marine bivalve mollusk culture*. Menzel W. (ed.), CRC Press, Boca Raton, pp153-190.
- Hershberger, W.K., Perdue, J.A. & Beattie, J.H., 1984. Genetic selection and systematic breeding in Pacific oyster culture. *Aquaculture*, 39 : 237-245.
- Hetzel, D.J.S., Crocos, P.J., Davis, G.P., Moore, S.S. & Preston, N.C., 2000. Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Aquaculture*, 181 : 215-223.
- Heude-Berthelin, C. 2000. Etude du métabolisme du glycogène chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Impact sur la reproduction et les mortalités estivales. *Thèse de doctorat, Université de Caen* : 156 p.
- Heude-Berthelin, C., Kellner, K. & Mathieu, M., 2000. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comp. Biochem. Phys. B*, 125 : 359-369.



- Hilbish, T.J., Sasada, K., Eyster, L.S. & Pechenick, J.A., 1999. Relationship between rates of swimming and growth in veliger larvae: genetic variance and covariance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 239 : 183-193.
- Hilbish, T.J., Winn, E.P. & Rawson, P.D., 1993. Genetic variation and covariation during larval and juvenile growth in *Mercenaria mercenaria*. *Mar. Biol.*, 115: 97-104.
- Hill, W.G., 1972. Estimation of realised heritabilities from selection experiments. I. Divergent selection. *Biometrics*, 28 : 747-765.
- Hill, W.G. & Thompson, R., 1977. Design of experiments to estimate offspring-parent regression using selected parents. *Anim. Prod.*, 24 : 163-168.
- Hine, P.M., Wesney, B., & Hay, B.E., 1992. Herpesviruses associated with mortalities among hatchery-reared larval pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Dis. Aquat. Org.*, 12 : 135-142.
- His, E. & Robert, R., 1985. Développement des véligères de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. Etudes sur les mortalités larvaires. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 47 (1 et 2) : 63-88.
- Hoffman, G.E. & Somero G.N., 1996. Protein ubiquitimization and stress protein synthesis in *Mytilus californianus* during recovery from tidal emersion. *Mol. Mar. Biol. Biotech.*, 5 : 175-184.
- Hulata, G., 2001. Genetic manipulations in aquaculture : a review of stock improvement by classical and modern technologies. *Genetica*, 111 : 155-175.
- Hussain, M.G., Islam, M.S., Hossain, M.A., Wahid, M.I., Kohinoor, A.H.M., Dey, M.M. & Mazid, M.A., 2002. Stock improvement of silver barb (*Barbodes gonionotus* Bleeker) through several generations of genetic selection. *Aquaculture*, 204 : 469-480.
- Ibarra, A.M., Cruz, P. & Romero, B.A., 1995. Effects of inbreeding on growth and survival of self-fertilized catarina scallop larvae, *Argopecten circularis*. *Aquaculture*, 134 : 37-47.
- Ibarra, A.M., Ramirez, J.L., Ruiz, C.A., Cruz, P. & Avila, S., 1999. Realized heritabilities and genetic correlation after dual selection for total weight and shell width in catarina scallop (*Argopecten ventricosus*). *Aquaculture*, 175 : 227-241.
- Imai, T. & Sakai, S., 1961. Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku J. Agric. Res.*, 12(2) : 125-171.
- Imai, T., Numachi, K.I., Oizumi, J. & Sato, S., 1965. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay II. Search for the cause of mass mortality and the possibility to prevent it by transplantation experiment. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 25 : 27-38.
- Imai, T., Mori, K., Sugawara, Y., Tamate, H., Oizumi, J. & Itikawa, O., 1968. Studies on the mass mortality of oysters in Matsushima Bay VII. Pathogenic investigation. *Tohoku J. Agricult. Res.*, 19 (4) : 250-265.

- Innes, D.J. & Haley, L.E., 1977. Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 153 : 312-321.
- Jarayabhand, P. & Newkirk, G.F., 1989. Effects of intraspecific competition on growth of the European oyster, *Ostrea edulis* Linnaeus, 1750. *J. Shellfish Res.*, 8(2) : 359-365.
- Jarayabhand, P. & Thavornytikarn, M., 1995. Realized heritability estimation on growth rate of oyster, *Saccostrea cucullata* Born, 1778. *Aquaculture*, 138 : 111-118.
- Jónasson, J., 1993. Selection experiments in salmon ranching. I. Genetic and environmental sources of variation in survival and growth in freshwater. *Aquaculture*, 109 : 225-236.
- Jónasson, J., Gjerde, B. & Gjedrem, T., 1997. Genetic parameters for return rate and body weight of sea-ranched Atlantic salmon. *Aquaculture*, 154 : 219-231.
- Jónasson, J., Stefansson, S.E., Gudnason, A. & Steinarsson, A., 1999. Genetic variation for survival and shell length of cultured red abalone (*Haliotis rufescens*) in Iceland. *J. Shellfish Res.*, 18 (2) : 621-625
- Jones, R., Bates, J.A., Innes, D.J. & Thompson, R.J. 1996. Quantitative genetic analysis of growth in larval scallops (*Placopecten magellanicus*). *Mar. Biol.*, 124 : 671-677.
- Joseph, M. & Madhyastha, M.N., 1984. Annual reproductive cycle and sexuality of the oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture*, 40 : 223-231.
- Knibb, W., 2000. Genetic improvement of marine fish which method for industry? *Aquacult.Res.*, 31 : 11-23.
- Koganezawa, A., 1975. Present status of studies on the mass mortality of cultured oysters in Japan and its prevention. In: *Proceedings of the Third U.S.-Japan Meeting on Aquaculture*. Tokyo, Japan, October 15-16, 1974, pp 29-34.
- Lacoste, A., Jalabert, F., Malham, S.K., Cueff, A. & Poulet, S., 2001. Stress and stress-induced neuroendocrine changes increase the susceptibility of juvenile oysters (*Crassostrea gigas*) to *Vibrio splendidus*. *Appl. Environ. Microb.*, 67 (5) : 2304-2309.
- Lambert, C., Soudant, P., Choquet, G., Paillard, C., Frouel, S., Dégremont, L., Delaporte, M., Moal, J., Boudry, P., Soletchnik, P., Ropert, M., Bédier, E., Renault, T., Gagnières, B., Huvet, A. & Samain, J.F., 2003. Immunological status of selected *Crassostrea gigas* families and descendants, reared in different environmental conditions. *J. Shellfish Res.*, 22(1) : 339.
- Langdon, C.J., Jacobsen, D.P. & Evans, F. 2000. The molluscan Broodstock Program – improving Pacific oyster broodstock through genetic selection. *J. Shellfish Res.*, 19(1): 616.
- Langdon, C., Evans, F., Jacobson, D. & Blouin, M., 2003. Yields of cultured Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg improved after one generation of selection. *Aquaculture*, 220 : 227-244.

- Lannan, J.E., 1971. Experimental self-fertilization of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, utilizing cryopreserved sperm. *Genetics*, 68 : 599-601.
- Lannan, J.E., 1972. Estimating heritability and predicting response to selection for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Proc. Natl Shellfish. Ass.*, 62 : 62-66.
- Lannan, J.E., 1980a. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. I. Genetic and environmental variation in survival in the larval rearing system. *Aquaculture*, 21 : 323-336.
- Lannan, J.E., 1980b. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. III. Selective breeding for improved larval survival. *Aquaculture*, 21 : 347-351.
- Lannan, J.E., 1980c. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. IV. Inbreeding and larval survival. *Aquaculture*, 21 : 353-356.
- Lannan, J.E., Robinson A. & Breese, W.P., 1980. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. II. Broodstock conditioning to maximize larval survival. *Aquaculture*, 21 : 337-345.
- Le Deuff, R.M., Renault, T. & Gérard, A., 1996. Effects of temperature on herpes-like virus detection among hatchery-reared larval Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Dis aquat Org*, 24 : 149-157.
- Le Deuff, R.M., Nicolas, J.L., Renault, T. & Cochenec, N., 1994. Experimental transmission of a herpes-like virus to axenic larvae of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, 14 (2) : 69-72.
- Le Roux, F., Gay, M., Lambert, C., Waechter, M., Poubalanne, S., Chollet, B., Nicolas, J.L. & Berthe, F., 2002. Comparative analysis of *Vibrio splendidus*-related strains isolated during *Crassostrea gigas* mortality events. *Aquat. Living Resour.*, 15 : 251-258.
- Leibovitz, L., Elston, R., Lipovsky, V.P. & Donaldson, J., 1978. A new disease of larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). In : *Proceedings of the Ninth Annual Meeting World Mariculture Society*. Atlanta, Georgia, January 3-6, pp 603-615.
- Lipovsky, V. & Chew, K., 1972. Mortality of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) : the influence of temperature and enriched seawater on oyster survival. *Proc. Nat. Shellfish Assoc.*, 62 : 72-82.
- Littell, R.C., Stroup, W.W. & Freund, R.J., 2002. SAS<sup>®</sup> for Linear Models, Fourth Edition. Cary, NC : SAS Institute Inc. : 466 p.
- Lodato, M., 1997. Mortalité estivale de l'huître creuse *Crassostrea gigas* sur les bancs ostréicoles de Perquis et Ronce (Bassin de Marennes-Oléron) : étude des pratiques culturelles et des caractérisations biologiques et spatiales des élevages. *Thèse de doctorat Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes* : 127 p.
- Longwell, A.C., 1976. Review of genetic and related studies on commercial oysters and other pelecypod mollusks. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33 (4) : 1100-1107.

- Longwell, A.C. & Stiles S.S., 1973a. Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture. *Malacol. Rev.*, 6 : 151-177.
- Longwell, A.C. & Stiles, S.S., 1973b. Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture. *Malacol. Rev.*, 6 : 151-177.
- Losee, E., 1978. Influence of heredity on larval and spat growth. *Proc. 9<sup>th</sup> annual meeting. World Mariculture Society*, Atlanta, Georgia, January 3-6 : 101-107.
- Lubet, P., 1991. Reproduction des mollusques. 1. Les bivalves. In : *Bases biologiques et écologiques de l'aquaculture*. Paris, Barnabé (Coord.), Lavoisier (ed.), pp 166-190.
- Lymbery, A., 2000. Genetic improvement in the Australian aquaculture industry. *Aquacult. Res.*, 31 : 145-149.
- Lynch, M. & Walsh, B., 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sunderland, Sinauer Associates : 980 p.
- McCullagh, P., & Nelder, J.A., 1989. Generalized linear models. Monographs on statistics and applied probability n°37. Chapman and Hall, London : 511 p.
- Mackin, J.G., 1961. Mortalities of oysters. *Proc. Nat. Shellfish Ass.*, 50 : 21-40.
- Mahon, G.A.T., 1983. Selection goals in oyster breeding. *Aquaculture*, 33 : 141-148.
- Magoulas, A., Kotoulas, G., Gérard, A., Naciri-Graven, Y., Dermitzakis, E. & Hawkins, A.J.S., 2000. Comparison of genetic variability and parentage in different ploidy classes of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Genet., Res.*, 76 : 261-272.
- Malecha, S.P., 1983. Crustacean genetics and breeding : an overview. *Aquaculture*, 33 : 395-413.
- Mallet, A.L. & Haley, L.E., 1983. Effects of inbreeding on larval and spat performance in the American oyster. *Aquaculture*, 33 : 229-235.
- Mallet, A.L., Freeman, K.R. & Dickie, L.M., 1986. The genetics of production characters in the blue mussel *Mytilus edulis*. I. A preliminary analysis. *Aquaculture*, 57 : 133-140.
- Mann, R., Burreson, E., & Baker, P.K., 1991. The decline of the Virginia oyster fishery in Chesapeake bay: considerations for introduction of a non-endemic species, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *J. Shellfish Res.*, 10(2) : 379-388.
- Manzi, J., Hadley, N. & Dillon, R.T., 1991. Hard clam, *Mercenaria mercenaria*, broodstocks : growth of selected hatchery stocks and their reciprocal crosses. *Aquaculture*, 94 : 17-26.
- Matthiessen, G.C. & Davis, J.P., 1992. Observations on growth rate and resistance to MSX (*Haplosporidium nelsoni*) among diploid and triploid eastern oysters (*Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791)) in New England. *J. Shellfish Res.*, 11(2) : 449-454.

- Maurer, D. & Borel, M., 1986. Croissance, engraissement et cycle sexuel de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon : comparaison des huîtres âgées de 1 et 2 ans. *Haliotis*, 15 : 125-134.
- Maurer, D. & Comps, M., 1986. Mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon : facteurs du milieu, aspects biochimiques et histologiques. In : *Pathology in Marine Aquaculture*. Vivarès C.P., Bonami J.R. and Jaspers E. (Ed.), European Aquaculture Society, Special Publication N° 9, Bredene, Belgium, pp 29-41.
- Maurer, D., Comps, M. & His, E., 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. *Haliotis*, 15 : 309-317.
- Meyers, J.A., Burreson, E.M. & Mann, R., 1991. Susceptibility of diploid and triploid pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and Eastern oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), to *Perkinsus marinus*. *J. Shellfish Res.*, 10(2) : 433-437.
- Mitchell, I.M., Crawford, C.M. & Rushton, M.J., 2000. Flat oyster (*Ostrea angasi*) growth and survival rates at Georges Bay, Tasmania (Australia). *Aquaculture*, 191 : 309-321.
- Moal, J., Daniel, J.Y., Sellos, D., Van Wormhoudt, A. & Samain, J.F., 2000. Amylase mRNA expression in *Crassostrea gigas* during feeding cycles. *J. Comp. Physiol. B.*, 170 : 21-26.
- Moal, J., Bédier, E., Fleury, P.G., Langlade, A., LeCoguc, Y., Dégremont, L., Boudry, P., Le Coz, J.R., Pouvreau, S., Enriquez-Diaz, M., Lambert, C., Soudant, P & Samain, J.F., 2003. Genetic variability in reproduction and summer mortality in *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.*, 22(1) : 345.
- Moav, R., 1976. Genetic improvement in aquaculture industry. In : *Advances in aquaculture. FAO Technical Conference on Aquaculture*. Kyoto Japan, 26 May – 2 June 1976. Pillay T.V. and Dill W.A. (Ed.), FAO, Farnham, pp 610-622.
- Mori, K., Imai, T., Toyoshima, K. & Usuki, I., 1965. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima bay. IV. Changes in the physiological activity and the glycogen content of the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res.*, 25 : 49-63.
- Morton, B., 1990. Life cycle and sexual strategy of *Saccostrea cucullata* (Bivalvia, Ostreidae) from a Hong-Kong Mangrove. *Amer. Malacol. Bull.*, 8(1): 1-8.
- Muranaka, M.S. & Lannan, J.E., 1984. Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture*, 39 : 217-228.
- Myrand, B. & Bergeron, P., 1991. La mortalité massive aux Iles-de-la-Madelaine. *Bull. Aquacul. Assoc. Canada*, 91(2) : 10-16.
- Myrand, B., Guderley, H. & Himmelman, J.H., 2000. Reproduction and summer mortality of blue mussels *Mytilus edulis* in the Magdalen Islands, southern Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 197 : 193-207.

- Naciri-Graven, Y., Martin, A.G., Baud, J.P., Renault, T. & Gérard, A., 1998. Selecting the flat oyster *Ostrea edulis* (L.) for survival when infected with the parasite *Bonamia ostreae*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 224 : 91-107.
- Nascimento, I.A., 1983. Growth of the larvae of *Crassostrea gigas* Thunberg, fed with different algal species at high cell concentrations. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 39(2) : 134-139.
- Needler, A.W.H. & Logie, R.R., 1947. Serious mortalities in Prince Edward Island oysters caused by a contagious disease. *Trans. R. Soc. Canada*, XLI III, 73-89.
- Nell, J.A., 2002. Farming triploid oysters. *Aquaculture*, 210 : 69-88.
- Nell, J.A., Cox, E., Smith, I.R. & Maguire, G.B., 1994. Studies in triploid oysters in Australia : I. The farming potential of triploid Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* (Iredale and roughly). *Aquaculture*, 126 : 243-255.
- Nell, J.A., Sheridan, A.K. & Smith, I. R., 1996. Progress in a Sydney rock oyster, *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley), breeding program. *Aquaculture*, 144: 295-302.
- Nell, J.A., Smith, I.R. & McPhee, C.C., 2000. The Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould 1850) breeding programme: progress and goals. *Aquacult. Res.*, 31 : 45-49.
- Nell, J.A., Smith, I. R. & Sheridan, A.K., 1999. Third generation evaluation of Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) breeding lines. *Aquaculture*, 170 : 195-203.
- Neter, J., Wasserman, W. & Kutner, M.H., 1985. Applied linear statistical models: Regression, analysis of covariance and experimental designs, R.D. Irwin, Illinois : 1127 p.
- Newkirk, G.F., 1980. Review of the genetic and the potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture*, 19 : 209-228.
- Newkirk, G.F., 1983. Applied breeding of commerciality important molluscs : a summary of discussion. *Aquaculture*, 33 : 415-422.
- Newkirk, G.F. & Haley, L.E. 1982. Progress in selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10 (1) : 77- 79.
- Newkirk, G.F. & Haley, L.E., 1983. Selection for growth in the european oyster, *Ostrea edulis* : Response of second generation groups. *Aquaculture*, 33 : 149-155.
- Newkirk, G.F., Haley, L.E., Waugh, D.L. & Doyle, R., 1977. Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 41 : 49-52
- Nicolas, J.L., Comps, M. & Cochenec, N., 1992. Herpes-like virus infecting pacific-oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, 12(1) : 11-13.

- Numachi, K.I., 1978. Genetics improvement and transplantation of oyster species and races. In: *Proc. 7<sup>th</sup> Japan-Soviet Joint Symp. Aquaculture, Sept. 1978 Tokyo*, pp 153-159.
- Pajot, R., Hennequart, F., Trintignac, P. & Glize, P., 1998. Etude de familles de naissains pour la compréhension de mortalités « anormales » chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Rapport SMIDAP*, Nantes, France : 36 p.
- Pajot, R., Trintignac, P., Glize, P. & Soulard, B., 1999. Etude de familles de naissains pour la compréhension de mortalités « anormales » chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Travaux de l'année 1998. *Rapport SMIDAP*, Nantes, France : 27 p.
- Perdue, J., 1983. The relationship between the gametogenic cycle of the Pacific oyster *C. gigas* and the summer mortality phenomenon in strains of selectively bred oysters. *PhD dissertation, University of Washington* : 205 p.
- Perdue, J., Beattie, J.H. & Chew, K., 1981. Some relationships between gametogenic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *J. Shellfish Res.*, 1 (1) : 9-16.
- Perez, J.E. & Alfonsi, C., 1999. Selection and realized heritability for growth in the scallop, *Euvola ziczac* (L.). *Aquacult. Res.*, 30(3) : 211-214
- Purdom, C.E., 1986. Methodology on selection and intra-specific hybridization in shellfish - a critical review. *EIFAC/FAO Symposium on selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture of Fish and Shellfish for Consumption and Stocking, Bordeaux, France, 27-30 May 1986, EIFAC/86/SYMP. R6/1* : 11p.
- Quayle, D.B., 1969. Pacific oyster culture in British Columbia. *Fisheries Research Board of Canada* : 193 p.
- Rawson, P.D. & Hilbish, T.J., 1990. Heritability of juvenile growth for the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Mar. Biol.*, 105 : 429-436.
- Rawson, P.D. & Hilbish, T.J., 1991. Genotype-environment interaction for juvenile growth in the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L). *Evolution*, 45 (8) : 1924-1935
- Refstie, T., 1980. Genetic and environmental sources of variation in body weight and length of rainbow trout fingerlings. *Aquaculture*, 19 : 351-357.
- Renault, T., Lipart, C. & Arzul, I., 2001. A herpes-like virus infecting *Crassostrea gigas* and *Ruditapes philippinarum* larvae in France. *J. Fish Dis.*, 24 : 369-376.
- Renault, T., Le Deuff, R.M., Cochennec, N. & Maffart, P., 1994. Herpes viruses associated with mortalities among Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in France. Comparative study. *Rev. Méd. Vét.*, 145 (10) : 735-742.
- Renault, T., Le Deuff, R.M., Cochennec, N., Chollet, B. & Maffart, P., 1995. Herpes-like viruses associated with high mortality levels in larvae and spat of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* : a comparative study, the thermal effects on virus detection in

- hatchery-reared larvae, reproduction of the disease in axenic larvae. *Vet. Res.*, 26 : 539-543.
- Rezk, M.A., Smitherman, R.O., Williams, J.C., Nichols, A., Kucuktas, H. & Dunham, R.A., 2003. Response to three generations of selection for increased body weight in channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture, sous presse*.
- Robert, R. & Gérard, A., 1999. Bivalve hatchery technology : The current situation for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the scallop *Pecten maximus* in France. *Aquat. Living Resour.*, 12 (2) : 121-130.
- Roberts, D.A., Hoffman, G.E. & Somero G.N., 1997. Heat shock protein expression in *Mytilus californianus* : acclimation (seasonal and tidal-height comparisons) and acclimation effects. *Biol. Bull.*, 192 : 309-320.
- Roff, D.A., 1986. The genetic basis of wing dimorphism in the sand cricket, *Gryllus firmus* and its relevance to the evolution of wing dimorphism in insects. *Heridity*, 57 : 221-231.
- Ropert, M., 1999. Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'annélide tubilicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (polychete Terebellide) associé à la conchyliculture en Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale). *Thèse de doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris* : 181 p.
- Ropert, M., Hugonnet, V., Le Gagneur, E., Simonne, C. & Kopp, J., 2003. Contributions du Laboratoire Conchylicole de Normandie au défi MOREST en 2002. Rapport interne Ifremer, DRV/RA/RST/LCN/2003-11 : 65 p.
- Rupp, R., 2000. Analyse génétique de la résistance aux mammites chez les ruminants laitiers. *Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon* : 212 p.
- Salomon, J.R., Rossi, J.M., Golic, K., McGarry, T. & Lindquist, S., 1991. Changes in hsp 70 after thermotolerance and heat shock regulation in *Drosophila*. *New Biol.*, 3 : 1106-1120.
- Sanders, B.M., Martin, L.S., Nakagawa, P.A., Hunter, D.A. & Ullrich, S.J., 1994. Specific cross-reactivity of antibodies raised against two major stress proteins, stress 70 and chaperonin 60, in diverse species. *Environ. Toxicol. Chem.*, 13 : 1241-1249.
- SAS Institute Inc., 1989. SAS/STAT<sup>®</sup> User's Guide, Version 6, Fourth Edition, Volume 2, Cary, NC : SAS Institute Inc.: 846 p.
- SAS Institute Inc., 1995a. Basis statistics using SAS/STAT<sup>®</sup>, *software course notes*. Cary, NC : SAS Institute Inc.: 720 p.
- SAS Institute Inc., 1995b. Modeling techniques for categorical response data, course notes. Cary, NC : SAS Institute Inc.: 498 p.
- Sellos, D., Moal, J., Dégremont, L., Huvet, A., Daniel, J.Y., Nicoulaud, S., Boudry, P., Samain, J.F. & Van Wormhoudt, A., 2003. Structure of the amylase genes in

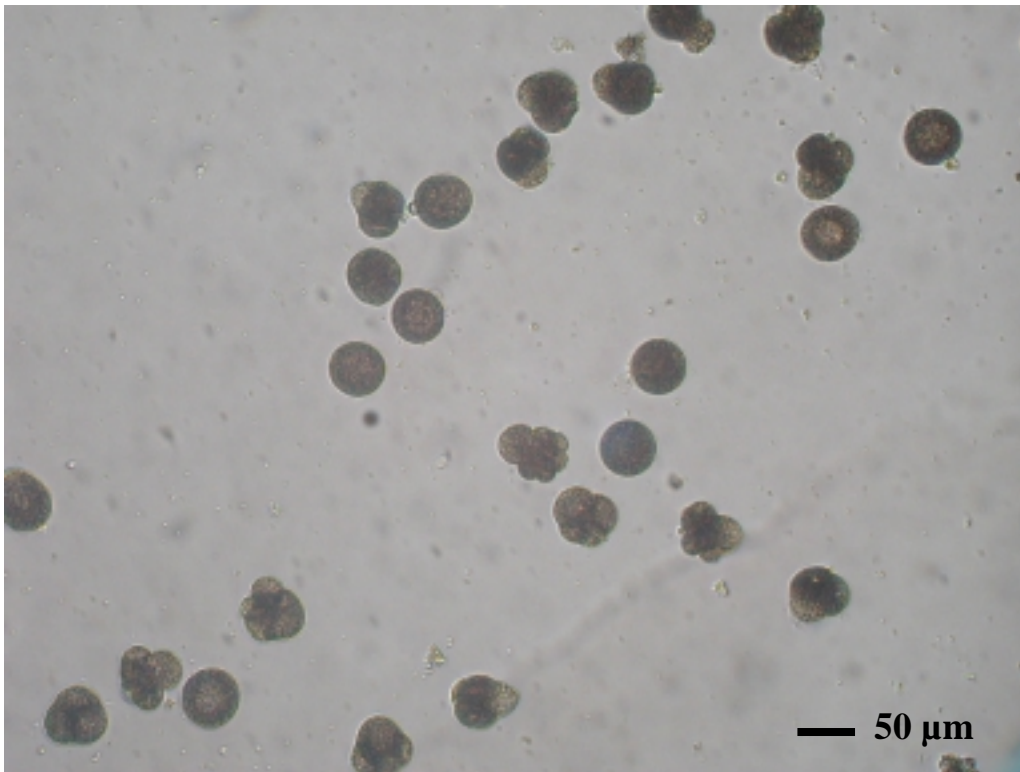


- populations of the Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* : tissue expression and allelic polymorphism. *Mar. Biotechnol.*, 5(2) : 1-13.
- Shafee, M. & Sabatie, M., 1986. Croissance et mortalité des huîtres dans la lagune de Oualidia (Maroc). *Aquaculture*, 53 : 201-214.
- Shamseldin, A.A., Clegg, J.S., Friedman, C.S., Cherr, G.N. & Pillai, M.C., 1997. Induced thermotolerance in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.*, 16(2) : 487-491.
- Shatkin, G., Shumway, S.E. & Hawes, R., 1997. Considerations regarding the possible introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) to the Gulf of Maine: A review of global experience. *J. Shellfish Res.*, 16 : 463-477.
- Sheridan, A.K., 1997. Genetic improvement of oyster production--a critique. *Aquaculture*, 153 : 165-179.
- Shpigel, M., Barber, B.J. & Mann, R., 1992. Effects of elevated temperature on growth, gametogenesis, physiology, and biochemical composition in diploid and triploid pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 161 (1) : 15-25.
- Sholz, A. Westley, R. & Tarr, M., 1973. Pacific oyster mass mortality studies; seasonal summary. Report n°4. Washington Departement of Fisheries : 30 p.
- Shultz, F.T., 1986. Developing a commercial breeding program. *Aquaculture*, 57 : 65-76.
- Sindermann, C.J., 1976. Oyster Mortalities and their Control. In : *Advances in Aquaculture*. Pillay T.V.R. and Dill W.M. (ed.), Fishing News Brooks Farnham, England , pp 349-361.
- Singh, S.M. & Zouros, E., 1978. Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (*Crassostrea virginica*). *Evolution*, 32 : 342-353.
- Snieszko, S.F., 1974. The effects of the environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fishes. *J. Fish. Biol.*, 6 : 197-208.
- Sokal, R., R. & Rohlf, F.J., 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 3<sup>rd</sup> Edition, New York, W.H. Freeman : 887 p
- Soletchnik, P., 2001. Mortalités de l'huître creuse *Crassostrea gigas* sur le littoral Atlantique. Contribution du Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes (LCPC) au programme MOREST. Les résultats en Septembre 2001, rapport Ifremer La Tremblade : 53 p.
- Soletchnik, P., Gouletquer, P., Héral, M., Razet, D. & Geairon, P., 1996. Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquat. Living Resour.*, 9 : 65-73.
- Soletchnik, P., Le Moine, O., Faury, N., Razet, D., Geairon, P. & Gouletquer, P., 1999. Mortalité de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron : étude de la

- variabilité spatiale de son environnement et de sa biologie par un système d'informations géographiques (SIG). *Aquat. Living Resour.*, 12 (2) : 131-143.
- Soletchnik, P., Ropert, M., Huvet, A., Moal, J., Dégremont, L., Bédier, E., Bouget, J.F., Dubois, B., Martin, J.L., Enriquez-Diaz, M., Faury, N., Le Moine, O., Renault, T., Gagnaire, B. & Samain, J.F., 2003. Characterization of summer mortalities of *C. gigas*. in France relation to environmental parameters. *J. Shellfish Res.*, 22(1) : 354.
- Solomon, J.R., Rossi, J.M., Golic, K., McGarry, T. & Lindquist, S., 1991. Changes in hsp 70 after thermotolerance and heat shock regulation in *Drosophila*. *New Biol.*, 3 : 1106-1120.
- Sparks, A. & Chew, K., 1960. Preliminary report on growth and survival of the Pacific oyster in Washington waters. *Proc. Nat. Shellfish Assoc.* : 125-132.
- Spencer, B.E., Akester, M.J. & Mayer, I., 1986. Growth and survival of seed oysters in outdoor pumped upwelling systems supplied with fertilized sea water. *Aquaculture*, 55 : 173-189.
- Stanley, J.G., Hidu, H. & Allen, Jr., S.K., 1984. Growth of American oyster increased by polyploidy induced by blocking meiosis I but not meiosis II. *Aquaculture*, 37 : 147-155.
- Stiles, S., 1981. Recent progress on directed breeding experiments with long island sound oysters. *Note I.C.E.S., F:33* : 1-14.
- Strömngren, T. & Nielsen, M.V., 1989. Heritability of growth in larvae and juveniles of *Mytilus edulis*. *Aquaculture*, 80 : 1-6.
- Taberini, C.L., 1984. Induced polyploidy in the bay scallop, *Argopecten irradians*, and its effect on growth and gametogenesis. *Aquaculture*, 42 : 151-160.
- Tamate, H., Numachi, K.I., Mori, K., Itikawa, O. & Imai, T., 1965. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay VI. Pathological studies. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 25 : 89-104.
- Tanguy, A., Boutet, I., Boudry, P., Dégremont, L., Laroche, J. & Moraga, D. Characterization, evolution and environmental selection of phosphoglucomutase (PGM) gene from the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Soumis à Mol. Ecol.*
- Toro, J.E. & Newkirk, G.F., 1990. Divergent selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*: response to selection and estimation of genetic parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 62 : 219-227.
- Toro, J.E. & Newkirk, G.F., 1991. Response to artificial selection and realized heritability estimate for shell height in the Chilean oyster *Ostrea chilensis*. *Aquat. Living Resour.*, 4 : 101-108.
- Toro, J.E. & Parades, L.I., 1996. Heritability estimates of larval shell length in the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis*, under different food densities. *Aquat. Living Resour.*, 9 : 347-350.

- Ward, R.D., English, L.J., McGoldrick, D.J., Maguire, G.B., Nell, J.A. & Thompson, P.A., 2000. Genetic improvement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Australia. *Aquacult. Res.*, 31 : 35-44.
- Weber, L.A., 1992. Relationship of heat shock proteins and induced thermal tolerance. *Cell Prolif.*, 25 : 101-113.
- Wilkins, N.P., 1981. The rationale and relevance of genetics in aquaculture : an overview. *Aquaculture*, 22 : 209-228.
- Wohlfarth, G.W., 1983. Genetics of fish : applications to warm water fishes. *Aquaculture*, 33 : 373-381.
- Yamamoto, S., Sugawara, Y., Nomura, T. & Oshino A., 1988. Induced triploidy in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*, and performance of triploid larvae. *Tohoku J. Agric. Res.*, 39(1) : 47-59.
- Zouros, E., Singh, S.M. & Miles, H.E., 1980. Growth rate in oyster : an overdominant phenotype and its possible explanations. *Evolution*, 34 (5) : 356-367.

# ANNEXES



*Premières divisions embryonnaires chez Crassostrea gigas*



Annexes 1 : Répertoires des tableaux :

Tableau 1 : Principaux épisodes de mortalités massives reportés chez les huîtres entre 1877 et 1972.	22
Tableau 2 : Héritabilité estimée ( $h^2$ ) pour des caractères quantitatifs chez les mollusques marins.	48
Tableau 3 : Effets corrigés dans la procédure GLM pour les différents modèles utilisés pour l'analyse de la croissance larvaire.	72
Tableau 4 : Pourcentages moyens (%) et écart-types des caractères se rapportant à la survie de l'élevage larvaire à la nurserie des familles bi-parentales et des pools en intra- et inter-séries.	78
Tableau 5 : ANCOVA pour la croissance du diamètre maximum ( $\mu\text{m}$ ) de la coquille pendant la phase larvaire entre J2 et J16 en intra- et inter-séries.	82
Tableau 6 : Héritabilités des taux d'éclosion et de fixation, et des taux de survie en élevage larvaire, micronurserie, nurserie en intra- et inter-séries.	88
Tableau 7 : Héritabilités au sens strict du diamètre maximum de la coquille au stade larvaire en intra- et inter-séries.	88
Tableau 8 : Calendrier des mises sur site et des prélèvements des trois séries et nombre de demi-poches présentes par famille et par site.	100
Tableau 9 : Effets corrigés dans la procédure GLM pour les différents modèles utilisés.	102
Tableau 10 : Moyenne (%) et écart-type de la survie observée par série dans les 3 sites et aux 3 dates de prélèvements (P).	110
Tableau 11 : Analyses statistiques de l'effet réplicat et des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour la survie.	110
Tableau 12 : Régression logistique de la survie en intra- et inter-séries en octobre 2001.	119
Tableau 13 : Héritabilités de la survie après la période estivale selon les méthodes binaire et ASReml.	119
Tableau 14 : Moyennes (g) et écart-types du poids total individuel en intra- et inter-séries lors de la mise en élevage sur site à Bouin, et sur les 3 sites expérimentaux un mois après la mise en élevage (P2) et en octobre 2001 (P3).	121
Tableau 15 : Analyses statistiques des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour le poids total individuel.	121
Tableau 16 : ANCOVA du poids total individuel entre P0-P2 et P2-P3 en intra-série.	128
Tableau 17 : ANCOVA du poids total individuel entre P0-P2 et P2-P3 en inter-séries.	130

Tableau 18 : Héritabilités du poids total individuel.	132
Tableau 19 : Moyennes (%.j <sup>-1</sup> ) et écart-types du rendement journalier en intra- et inter-séries dans les 3 sites et en inter-sites aux 3 dates de prélèvements (P).	134
Tableau 20 : Analyses statistiques de l'effet réplicat et des interactions « site-famille » et « série-site » en intra- et inter-séries pour le caractère rendement journalier.	134
Tableau 21 : ANOVA du rendement journalier en intra- et inter-séries en octobre 2001.	142
Tableau 22 : Héritabilités du rendement.	143
Tableau 23 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier dans les 3 sites ateliers en intra- et inter-séries au 02 octobre 2001.	144
Tableau 24 : Influence du taux de mortalité concernant les parts explicatives du rendement par la croissance et la survie chez les juvéniles de l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i> .	165
Tableau 25 : Plan de croisement pour l'obtention de la sélection divergente lignée haute.	194
Tableau 26 : Plan de croisement pour l'obtention de la sélection divergente lignée basse.	194
Tableau 27 : Principaux résultats des caractères survies en phases précoces des lots d'écloserie produits dans le cadre de la seconde génération sélection divergente (%)	202
Tableau 28 : ANCOVA pour la croissance larvaire des lots 'R' et 'S'.	204
Tableau 29 : Analyses herpès de quelques lots en nurserie pendant la période de mortalité	206
Tableau 30 : Mortalités moyennes et écart-types (%) des lots d'écloserie et issus des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 24 juillet 2002.	208
Tableau 31 : Mortalités moyennes (%), et écart-types des lots d'écloserie et des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 22 août 2002.	208
Tableau 32 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des lots d'écloserie et des captages naturels dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.	212
Tableau 33 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des lots communs testés dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.	213
Tableau 34 : Poids total individuel moyen (g) et écart-type des 5 qualités de cheptels dans les 3 sites ateliers le 08 octobre 2002.	215
Tableau 35: Poids total individuel moyen (g) et écart-type des lots communs testés dans les 3 sites ateliers au 08 octobre 2002.	215

---

Tableau 36 : ANCOVA du poids total individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées haute, basse, témoins d'écloserie en intra-site et inter-sites.	216
Tableau 37 : Rendements journaliers moyens (% $\cdot j^{-1}$ ) et écart-types entre le 11 juillet et le 08 octobre 2002 des 5 qualités de cheptels dans les 3 sites ateliers.	217
Tableau 38: Rendements journaliers moyens (% $\cdot j^{-1}$ ) et écart-types entre le 11 juillet et le 08 octobre 2002 des lots communs testés dans les 3 sites ateliers.	218
Tableau 39 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier dans les 3 sites ateliers pour les lots de la sélection divergente.	219
Tableau 40 : Ecart (SG1) et réponses (RG2) à la sélection de la survie en intra- et inter-sites.	221
Tableau 41 : Héritabilités réalisées et écart-types de la survie en intra- et inter-sites.	221
Tableau 42 : Lots utilisés pour les expériences de caractérisation des mortalités en laboratoire.	238
Tableau 43 : Plan de croisement pour l'obtention de la lignée consanguine haute.	255
Tableau 44 : Plan de croisement pour l'obtention de la lignée consanguine basse.	255
Tableau 45 : ANCOVA pour la croissance larvaire des lots CH et CB.	266
Tableau 46 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins.	272
Tableau 47 : Corrélations entre les caractères survie, croissance journalière et rendement journalier à Ronce pour les lots consanguins en octobre 2002.	273
Tableau 48 : Ecart et réponse à sélection, et héritabilité réalisée des lots CH, CB et des 2 lignées confondues.	274
Tableau 49 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins.	278
Tableau 50 : ANCOVA du poids individuel entre les 2 lignées, et entre les lignées CH, CB et les témoins.	280





Annexe 2 : Répertoires des figures :

Figure 1 : Interactions entre les trois compartiments intervenant dans le phénomène des mortalités estivales.	26
Figure 2 : Anatomie d'une huître en maturation.	33
Figure 3 : Anatomie d'une huître non mature.	34
Figure 4 : Production française d'huître creuse en 2001-2002 dans les principaux sites d'élevage.	35
Figure 5 : Evolution de la production ostréicole en France depuis 1950 : tonnage par espèce.	36
Figure 6 : Cycle de vie de l'huître creuse.	39
Figure 7 : Plan de croisement hiérarchisé par les mâles des 3 séries pour la constitution des familles de première génération.	62
Figure 8 : Schéma de production en phase larvaire.	65
Figure 9 : Etapes de production des trois séries de la maturation des parents à la nurserie.	66
Figure 10 : Calendrier de production des trois séries de la première génération de l'élevage larvaire à la fin du suivi <i>in situ</i> .	67
Figure 11 : Pourcentages moyens d'éclosion en élevage larvaire (%) et écart-types pour les 18 familles de demi-frères.	77
Figure 12 : Pourcentages moyens de survie en élevage larvaire (%) et écart-types pour les 17 familles de demi-frères.	79
Figure 13 : Evolutions du diamètre maximum de la coquille ( $\mu\text{m}$ ) pour les familles biparentales et les pools de chaque série.	81
Figure 14 : Pourcentages moyens de fixation (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.	84
Figure 15 : Pourcentages moyens de survie en micronurserie (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.	85
Figure 16 : Evolution de la température ( $^{\circ}\text{C}$ ) en nurserie du 23 mars au 07 août 2001.	86
Figure 17 : Pourcentages moyens de survie en nurserie (%) et écart-types des 17 familles de demi-frères.	87
Figure 18 : Sites expérimentaux pour la caractérisation sur estran des familles.	98

- Figure 19 : Tables ostréicoles et demi-poches utilisées pour l'expérience de caractérisation sur estran des cheptels produits en éclosion et du témoin issu du captage naturel. 99
- Figure 20 : Evolutions de la température dans les 3 sites expérimentaux pendant la période estivale 2001. 108
- Figure 21 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des lots de la série 1 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 112
- Figure 22 : Pourcentages moyens de mortalités et écart-types des lots de la série 2 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 114
- Figure 23 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des lots de la série 3 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 116
- Figure 24 : Pourcentages moyens de mortalité et écart-types des 17 familles de demi-frères relevés dans les 3 sites le 02 octobre 2001. 118
- Figure 25 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 1 à la mise en élevage (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. 122
- Figure 26 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 2 à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. 124
- Figure 27 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des lots de la série 3 à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. 126
- Figure 28 : Poids individuels moyens (g) et écart-types des familles de demi-frères à la mise sur site (P0), un mois après la mise sur site (P2) et en octobre 2001 (P3) dans les 3 sites. 131
- Figure 29 : Rendements journaliers moyens ( $\% \cdot j^{-1}$ ) et écart-types des lots de la série 1 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 135
- Figure 30 : Rendements journaliers moyens ( $\% \cdot j^{-1}$ ) et écart-types des lots de la série 2 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 137
- Figure 31 : Rendements journaliers moyens ( $\% \cdot j^{-1}$ ) et écart-types des lots de la série 3 aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 139
- Figure 32 : Rendements journaliers moyens ( $\% \cdot j^{-1}$ ) et écart-types des 17 familles de demi-frères aux 3 prélèvements dans les 3 sites. 141
- Figure 33 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement en intra-série et dans les 3 sites ateliers au 02 octobre 2001. 145

Figure 34 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement en inter-séries et dans les 3 sites ateliers au 02 octobre 2001.	146
Figure 35 : Schéma représentant le parcours zootechnique en 2001 et 2001 des familles suivies dans le cadre des expériences 1 et 2.	169
Figure 36 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des 9 familles 'R' en octobre 2001 et octobre 2002 dans les 3 sites expérimentaux.	174
Figure 37 : Mortalités moyennes (%) et écart-types des 8 familles 'S' en octobre 2001 et octobre 2002 en Rivière d'Auray (RA).	176
Figure 38 : Evolutions de la mortalité moyenne en 2002 des lots 'R' et 'S' en RA pour l'expérience « TOP FLOP ».	177
Figure 39 : Mortalités moyennes annuelles (%) et écart-types des lots 'R' et 'S' en 2001 et 2002, et mortalités cumulées (%) et écart-types des lots 'R' et 'S' des deux expériences « TOP CARES » et « TOP FLOP » en Rivière d'Auray.	178
Figure 40 : Pourcentages de mortalités moyens (%) et écart-types des familles de demi-frères en inter-sites en octobre 2001.	192
Figure 41: Evolution du diamètre maximum moyen de la coquille au stade larvaire ( $\mu\text{m}$ ) et écart-type pour les lots produits lors du croisement de la sélection divergente.	203
Figure 42 : Pourcentage de mortalité (%) au 11 juillet 2002 des lots présents dans le bac où des mortalités ont été observées.	205
Figure 43 : Evolution de la température dans les 3 sites expérimentaux pendant la période estival 2002.	207
Figure 44 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 24 juillet 2002 dans les 3 sites ateliers (J15).	209
Figure 45 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 22 août 2002 dans les 3 sites ateliers (J42).	211
Figure 46: Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 08 octobre 2002 dans les 3 sites ateliers (J90).	214
Figure 47 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement des lignées haute et basse, et des 2 lignées confondues dans les 3 sites ateliers.	220
Figure 48 : Régression parent-enfant des lignées haute et basse à Ronce.	222
Figure 49 : Régression parent-enfant des lots de la sélection divergente à Ronce.	222
Figure 50 : Structures d'élevages pour les expériences 1 et 3.	238

Figure 51 : Structures d'élevages de la deuxième expérience.	239
Figure 52 : Evolutions de la mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de cheptels de l'expérience 1.	242
Figure 53 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types des 4 catégories de cheptels de l'expérimentation 1 ayant ou non subi un stress thermique.	243
Figure 54 : Evolutions de mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de cheptels de l'expérience 2.	244
Figure 55 : Evolutions de la mortalité moyenne (%) et erreur standard des 4 catégories de cheptels de l'expérience 3.	245
Figure 56 : Pourcentages moyens d'éclosion (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B).	263
Figure 57 : Pourcentages moyens de survie larvaire (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B).	265
Figure 58 : Evolutions du diamètre maximum moyen de la coquille au stade larvaire ( $\mu\text{m}$ ) et écart-types pour les lots produits lors du croisement de la sélection divergente faisant intervenir le facteur consanguinité.	266
Figure 59 : Survie moyenne en micronurserie (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B).	267
Figure 60 : Survies moyennes en nurserie (%) et écart-types des lots des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB) en fonction du coefficient de consanguinité (A) ou en fonction des descendants des 6 mâles sélectionnés (B).	269
Figure 61 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 04 septembre 2002.	271
Figure 62 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 08 octobre 2002.	271
Figure 63 : Contributions de la croissance et de la survie pour l'explication du rendement des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB), et des 2 lignées confondues à Ronce et en octobre 2002.	274
Figure 64 : Régression parent-enfant des lignées consanguines haute (CH) et basse (CB).	275
Figure 65 : Régression parent-enfant des lots consanguins produits en seconde génération.	275

Figure 66 : Evolutions des taux de mortalité journalier moyens (%.j<sup>-1</sup>) et erreur standard des lots CH, CB et les témoins 2N pour le suivi en laboratoire. 276

Figure 67 : Evolutions des taux moyens de mortalité (%) et erreur standard des lots CH, CB et les témoins 2N pour le suivi en laboratoire. 277

Figure 68 : Pourcentages moyens de mortalité (%) et écart-types relevés au 17 septembre 2002. 279



---

## TITRE

Etude des bases génétiques de la mortalité estivale et des relations avec la croissance chez les juvéniles de l'huître creuse *Crassostrea gigas*.

---

## RESUME

Afin d'étudier les bases génétiques de la mortalité estivale chez *Crassostrea gigas*, une première génération (G1) d'huître a été réalisée puis testée dans un dispositif multi-sites. En octobre 2001, des différences significatives de survie entre 17 familles de demi-frères ont été observées indiquant une base génétique importante. A partir de familles G1 sélectionnées pour les performances de survie, une sélection divergente (avec et hors consanguinité) a été réalisée en 2002 constituant la seconde génération (G2). Des différences significatives de survie entre les descendants des groupes sélectionnés 'résistants' et 'sensibles' ont été observées en laboratoire et *in situ*. La croissance n'est pas affectée par la sélection sur la survie. La G2 confirme les résultats obtenus en G1 avec une réponse positive à la sélection et une forte héritabilité réalisée indiquant qu'une l'amélioration de la survie des juvéniles chez *C. gigas* est réalisable par la mise en place de programme de sélection.

---

**Titre en anglais** Genetic basis of summer mortality and relationship with growth in juvenile Pacific cupped oysters *Crassostrea gigas*.

---

## ABSTRACT

In order to study genetic variability for survival during summer mortality events in the oyster *Crassostrea gigas*, a first generation (G1) was bred in 2001. 17 G1 half-sib families (HSF) were obtained ; each HSF was reared in three sites along the French coast during the summer period. Significant differences in survival were observed among HSF indicating a genetic basis for survival. In 2002, several HSF were selected on their survival performances to constitute a divergent selection (G2) (outbreed and inbred). Significant differences in survival were found among these offspring of the "high" and "low" selected groups in several laboratory experiments and in all sites. Growth performance was not influenced by selection on survival. This confirms the results observed in the G1 with a positive response to selection. The high heritability for survival indicates that selective breeding programs could efficiently improve survival of juveniles oysters.

---

**MOTS-CLES** *Crassostrea gigas*, mortalités estivales, croissance, rendement, héritabilité, juvéniles

---

**DISCIPLINE** Physiologie, Biologie des Organismes, Populations, Interactions

---

Laboratoire de Génétique et Pathologie, IFREMER, 17390 La Tremblade, France