

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC**

**COMPARAISON DE LA CROISSANCE EN EAU FROIDE ENTRE  
DEUX STOCKS DE MORUE FRANCHE (GADUS MORHUA),  
VIVANT NATURELLEMENT DANS DES ENVIRONNEMENTS  
THERMIQUES DIFFÉRENTS**

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ A  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Comme exigence partielle de la Maîtrise ès Sciences en Océanographie**

**PAR  
CORALINE JABOUIN**

**Février 2005**

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

*A mes parents*

*Et aux amateurs de ce poisson, dont les Provençaux et les Québécois font partie !*

### **Recette de la brandade de morues**

Ingrédients : 1,5 kg de morue salée (et dessalée 12 à 24 h)  
¼ de litre d'huile d'olive  
¼ de litre de lait chaud  
1 pomme de terre cuite et réduite en purée (facultatif)  
2 à 3 gousses d'ail  
1 pointe de muscade

Recette :

Couvrir la morue d'eau froide et faire cuire 10 mn à eau frémissante.

Laisser refroidir hors du feu 10 min.

Effeuillez la morue, la réduire en crème dans un mortier avec les gousses d'ail.

Remettre à feu doux dans une casserole à fond épais et ajouter petit à petit l'huile d'olive et le lait chaud.

Ne pas faire bouillir.

Dès que la bonne consistance (purée épaisse et onctueuse) est atteinte, ne rajouter plus de liquide, poivrer et ajouter la muscade.

Cette émulsion se monte comme une mayonnaise et peut avoir ses caprices. Si elle ne prend pas, rajouter cuillère par cuillère la pomme de terre en purée.

Servir chaud sur des croûtons de pain frottés d'ail.

**Bon appétit !!**

## REMERCIEMENTS

En premier lieu, je remercie de tout mon cœur mes parents et mes proches qui m'ont toujours encouragée et soutenue dans tout ce que j'ai entrepris. Merci à mon père qui m'a transmis l'art de me poser des questions et de chercher les réponses ainsi que le goût des choses bien faites. Merci à ma mère pour m'avoir transmis sa curiosité pour tout ce qui nous entoure. Merci à mon chum, également ismérien et qui a donc su me comprendre et m'encourager lors de toutes les phases de cette maîtrise !

Je voudrais aussi remercier mon directeur Jean-Denis Dutil pour avoir toujours cru en ma capacité à terminer ce mémoire, pour ses précieux conseils et son dynamisme. J'aimerais saluer son suivi constant de mes expériences et sa très bonne disponibilité en dépit de mon calendrier entrecoupé de longues absences. C'est grâce à votre constance sans faille que je peux aujourd'hui déposer ce mémoire l'esprit tranquille. Vous avez su me donner l'envie de terminer ce projet. Merci aussi à mon codirecteur Pierre Blier pour m'avoir ouvert son laboratoire sans craindre mes erreurs de débutante et pour ses commentaires enrichissants lors de la relecture de la version initiale de ce mémoire.

Je salue également les équipes des laboratoires de l'IML et de l'UQAR, notamment François, Richard, Marc-Antoine et Sébastien pour toute leur aide, leurs conseils et leur bonne humeur quotidienne mais aussi tous ceux et celles qui m'ont consacré quelques minutes de leur temps dans la salle des bassins ou dans les laboratoires. En dernier lieu, je remercie l'ISMER, l'IML et l'UQAR d'avoir permis la concrétisation de ce projet grâce à leur appui financier et logistique.

## RÉSUMÉ

La morue franche (*Gadus morhua*) est une espèce très importante dans le nord de l'océan Atlantique d'un point de vue autant économique (pêche) qu'écologique (espèce prédatrice majeure). Le déclin des stocks de morues a mis en lumière des lacunes dans notre capacité à prévoir l'impact des variations climatiques sur les changements de biomasse. Des modèles généraux de croissance incorporant la température sont donc à développer pour prédire la biomasse.

La température est un facteur environnemental clef contrôlant les processus physiologiques comme la croissance. Pour certaines de ces espèces, les mécanismes métaboliques compensatoires pour les différences de températures environnementales ont été particulièrement étudiés. La capacité de croissance peut évoluer dans une direction opposée à celle du schéma phénotypique pour contrebalancer les effets négatifs de l'environnement physique sur la croissance, phénomène baptisé « variation à contre-gradient ». Les modèles à établir pourront-ils être appliqués à l'ensemble des stocks de morues quelque soit leur environnement thermique ?

Entre octobre 2001 et janvier 2002, nous avons étudié en laboratoire l'impact des basses températures sur les performances de croissance de 200 morues sauvages de même classe de taille (30 à 50 cm), provenant d'un stock d'eau froide (baie des Chaleurs, température moyenne annuelle de l'habitat 2,5 °C, division 4X de l'OPANO) et d'un stock d'eau tempérée (baie de Fundy, température moyenne de l'habitat 6 °C, division 4T de l'OPANO) à 4 températures : 1, 3, 5, 7 °C. Nous avons étudié les taux de croissance en longueur et en masse, l'efficacité de conversion alimentaire, l'allocation de l'énergie dans les différents compartiments ainsi que l'activité de la cytochrome c oxydase (CCO) et la citrate synthase (CS) dans les intestins et les cæca pyloriques.

Les performances supérieures de croissance des poissons provenant de la baie des Chaleurs sont associées avec un meilleur taux de croissance en masse somatique, une meilleure efficacité de conversion alimentaire et un meilleur indice hépato-somatique que les poissons de la baie de Fundy. Les poissons du stock d'eau froide ont une meilleure adaptation en terme de condition et de stockage de l'énergie sous forme de lipides à ces basses températures que les poissons du stock d'eau tempérée. En terme d'activité enzymatique, celles de la CCO et de la CS chez les poissons 4T sont supérieures dans les intestins à celle des poissons 4X. Les activités de la CCO et de la CS dans les cæca pyloriques n'ont pas montré de réponse significative aux différences de croissance entre les poissons 4X et 4T.

Ces résultats ont permis de confirmer l'existence d'une variation à contre-gradient des taux de croissance parmi les morues de ces deux stocks et la difficulté d'établir des modèles bioénergétiques communs aux différents stocks. En effet les poissons ne réagiraient pas de la même façon aux changements de facteurs comme la température.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	iii
RÉSUMÉ.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES FIGURES .....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
1 - INTRODUCTION .....	1
1 - 1 Mise en contexte .....	1
1 - 2 Les stocks de morues franches et la température.....	2
1 - 3 La croissance.....	7
1 - 4 Objectifs et hypothèses .....	10
2 – MATÉRIELS ET MÉTHODES .....	12
2 – 1 Capture des Morues.....	12
2 – 2 Acclimatation .....	13
2 – 3 Expériences de croissance .....	13
2 – 4 Calculs .....	17
2 – 5 Extraction des tissus .....	19
2 – 6 Dosages enzymatiques .....	19
2 – 6. 1 Dosage de la citrate synthase et de la cytochrome c oxydase .....	19
2 – 6. 2 Cytochrome c oxydase .....	20
2 – 6. 3 Citrate synthase .....	21

2 – 7 Analyses statistiques.....	21
3 - RÉSULTATS .....	23
3 – 1 Conditions initiales.....	23
3 – 2 Les taux de croissance.....	23
3 – 3 Indices somatiques .....	29
3 – 3. 1 Indice hépato-somatique.....	29
3 – 3. 2 Indice gonado-somatique .....	32
3 – 3. 3 Indice cæca-somatique .....	33
3 – 3. 4 Indice carcasso-somatique.....	36
3 – 3. 5 Indice intestino-somatique .....	36
3 – 4 Efficacité brute de conversion alimentaire.....	37
3 – 5 Activités enzymatiques.....	41
3 – 5. 1 Cytochrome c oxidase dans les cæca pyloriques.....	41
3 – 5. 2 Cytochrome c oxidase dans les intestins .....	42
3 – 5. 3 Citrate synthase dans les cæca pyloriques.....	42
3 – 5. 4 Citrate synthase dans les intestins .....	44
3 – 6 Maturation .....	44
4 – DISCUSSION .....	51
4-1 Croissance et indices de masse corporels .....	51
4-2 Croissance et activités enzymatiques.....	60
4-3 Conclusion .....	63
5 – Bibliographie .....	65

## LISTE DES FIGURES

Figure 1	Schéma du dispositif expérimental. ....	16
Figure 2	Taux de croissance spécifique en longueur des deux populations aux 4 températures de l'expérience. ....	27
Figure 3	Taux de croissance spécifique en masse somatique des deux populations aux 4 températures d'expérience. ....	28
Figure 4	Indice de condition de Fulton (K) des deux populations aux 4 températures d'expériences d'expérience. ....	30
Figure 5	Indices hépato-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience plus ceux des poissons du groupe de référence. ....	31
Figure 6	Valeurs transformées des indices gonado-somatiques (log (IGS)) des deux populations aux 4 températures d'expérience et des poissons du groupe de référence. ....	34
Figure 7	Valeurs des indices cæca somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et des poissons du groupe de référence. ....	35
Figure 8	Indices carcasso-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et du groupe de référence. ....	38
Figure 9	Indices intestino-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et du groupe de référence. ....	39
Figure 10	Efficacité brute de conversion alimentaire aux 4 températures d'expérience. ....	40



Figure 11	Activité de la cytochrome c oxidase dans les cæca pyloriques des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. ....	46
Figure 12	Activité de la cytochrome c oxidase dans les intestins des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. ....	47
Figure 13	Activité de la citrate synthase dans les cæca pyloriques des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. ....	48
Figure 14	Activités de la citrate synthase dans les intestins des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. ....	49

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Conditions de température et de salinité pendant la période d'acclimatation des morues.....	15
Tableau 2	Valeurs moyennes des masses, longueurs à la fourche et indices de condition (Ki) pour les poissons de référence et d'expérience.....	25
Tableau 3	Moyenne des gains en masse somatique et en longueur à la fourche par poisson.....	26
Tableau 4	Performance de croissance et efficacité de conversion alimentaire des morues de l'expérience. Les données des deux bassins de chaque stock et à chaque température sont regroupées.....	43
Tableau 5	Pourcentage de morues matures ( $IGS \geq 3$ ) dans les deux populations en fonction de la température. N étant le nombre de morues matures à chaque température.....	49

# 1 - INTRODUCTION

## 1 - 1 Mise en contexte

La morue franche (*Gadus morhua*) est une espèce très importante dans le nord de l'océan Atlantique d'un point de vue autant économique (pêche) qu'écologique (espèce prédatrice majeure). Il existe de nombreux stocks définis par la Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO). Les morues de ces stocks appartiennent toutes à la même espèce mais leurs cycles de vie peuvent varier (Trippel *et al.* 1997). La fin des années 1980 et le début des années 1990 ont été marqués par le déclin des stocks de morue dans le golfe du Saint-Laurent et dans le nord ouest de l'Atlantique. La taille-à-l'âge des morues tendait à être plus petite durant cette période plus froide (Dutil *et al.* 1999). Ceci a conduit le ministère des Pêches et des Océans à décréter un moratoire sur les pêches commerciales (Myers *et al.* 1997). Plusieurs hypothèses ont été émises quant aux raisons de ce déclin parmi lesquelles la surpêche (Hutchings et Myers 1994) ou une interaction entre la surpêche et une diminution de la production excédentaire *per capita*, soit la production par croissance et recrutement excédant la mortalité naturelle, exprimée sur une base individuelle (Dutil *et al.* 1999). Cette dernière serait causée soit par une augmentation de la prédation et/ou de la compétition par les phoques (Hammil et Stenson 2000), soit par une diminution de la croissance et de la condition individuelle. En effet, la production nette *per capita* est devenu nulle ou même négative dans le milieu des années 1980 dans le nord du

golfe du Saint-Laurent. Cette diminution pourrait s'expliquer par une baisse du recrutement et par la chute de la condition (Lambert et Dutil 1997b) et du taux de croissance (Dutil *et al.* 1999). La productivité varie entre les stocks (Dutil et Brander 2003) et d'une année à l'autre (Dutil *et al.* 2000). Une bonne gestion de cette ressource nécessite donc que l'on prenne en considération cette variabilité afin de pouvoir formuler des recommandations sur les niveaux d'exploitation de cette ressource. Cela nécessite une bonne connaissance des relations entre la croissance, la maturation, l'ingestion, l'activité et les facteurs environnementaux influençant ces paramètres, dont la température. Il est cependant rarement possible d'obtenir en même temps, en milieu naturel, des données sur l'ensemble de ces facteurs. Il faut alors développer des modèles comme les modèles bioénergétiques afin de pouvoir prédire les conséquences des changements de ces principaux facteurs et donc l'évolution de la biomasse des stocks. Dans cette optique, des modèles généraux de taux de croissance incorporant la température ont été définis pour des larves de morue franche (Otterlei *et al.* 1999) et pour des adultes (Björnsson et Steinarsson 2002 ; Krohn et Kerr 1997).

## **1 - 2 Les stocks de morues franches et la température**

La plupart des espèces ectothermes sont distribuées à travers une vaste échelle de latitudes et habitent donc des environnements très différents en termes de température moyenne annuelle et de durée de la saison de croissance. Or, la température est un facteur

environnemental clef contrôlant les processus physiologiques comme la croissance (Fry 1971).

Dans la nature, on observe en général que les animaux des hautes latitudes sont plus petits aux mêmes âges que les animaux de la même espèce vivant plus au sud et donc à des températures plus chaudes et/ou à des saisons de croissance plus longues. Ces différences dans les tailles laissent penser, à première vue, que les individus du sud ont de meilleures capacités de croissance, mais des mécanismes métaboliques internes particuliers pourraient permettre à certaines espèces de compenser leur environnement défavorable (Bullock 1955). Ainsi, bien qu'ayant en nature des taux de croissance inférieurs à ceux des individus des basses latitudes, les individus du nord pourraient avoir une meilleure capacité intrinsèque de croissance. En laboratoire, la capacité de croissance peut évoluer dans une direction opposée à celle du schéma phénotypique pour contrebalancer les effets négatifs de l'environnement physique sur la croissance, phénomène baptisé « variation à contre-gradient » par Levins (1969). Lorsqu'ils sont comparés aux mêmes températures environnementales, certains organismes des hautes latitudes ont ainsi des taux métaboliques et des taux de croissance plus élevés que les organismes de la même espèce vivant à des basses latitudes (Dehnel 1955). La base génétique de ces différences de capacité de croissance a été confirmée pour de nombreuses espèces d'invertébrés marins dont les copépodes (Lonsdale et Levinton 1985). Il y a cependant peu d'études de comparaison intraspécifique concernant les poissons.

L'hypothèse de Conover de variation à contre-gradient stipule que la portion de la capacité de croissance génétiquement déterminée varierait de façon inversement proportionnelle à la longueur de la saison de croissance le long d'un gradient latitudinal (c'est-à-dire une variation de croissance contraire au gradient) (Conover 1990 ; Conover et Present 1990). Cela a été vérifié pour des larves de bar rayé (*Morone saxatilis*) dont les capacités de croissance ont été comparées à trois températures (17, 21 et 28 °C) pour six stocks anadromes indigènes représentant la majeure partie de leur aire de répartition naturelle : de la Floride à la Nouvelle-Ecosse. Les poissons de la Caroline du sud étaient toujours le groupe présentant la croissance la plus lente. Les taux de croissance étaient donc fortement corrélés à la latitude de l'origine des poissons. (Conover *et al.* 1997)

L'aire de distribution de la morue est très large dans l'ouest de l'Atlantique nord, de l'île de Baffin (~ 63 °N) au Cap Hatteras (~ 35 °N) (Scott et Scott 1988). Les stocks occupent des aires géographiques subarctiques (Groenland, nord du Labrador, mer de Barents) à tempérées (Banc Georges, golfe du Maine) (Brander 1994). Les cycles de vie des morues sont très différents entre ces stocks car les conditions environnementales rencontrées varient dans une large gamme. Les températures moyennes annuelles expérimentées varient entre 2 °C et 11 °C avec un minimum observé de 0 °C et un maximum de 20 °C pour des individus isolés (Brander 1994). En général, on retrouve des taux de croissance plus rapide et une maturité plus précoce pour les poissons sauvages vivant dans les eaux plus chaudes des basses latitudes (Brander 1994 ; Trippel *et al.* 1997).

La taille-à-l'âge des morues de la côte est du Canada varie d'un facteur pouvant aller jusqu'à trois fois d'une région géographique à l'autre. La température serait le facteur clef de cette variation plutôt que la limitation en nourriture (Campana *et al.* 1995). Par exemple, le stock 4T vit à une température moyenne annuelle de 2,5 °C et le stock 4X à une température moyenne de 6 °C (Brander 1995). Les morues de 4 ans du stock 4X atteignent 65 cm versus 40 cm pour 4T (Dutil *et al.* 1999) et les poids-à-l'âge sont de 2,65 kg pour 4X versus 0,55 kg pour 4T (Brander 1994). Il est important de clarifier les relations entre les stocks de morues pour une meilleure gestion des espèces (Rice 1997). Traditionnellement, les stocks de morues ont été définis sur la base des résultats de programmes de marquage et recapture et de mesures phénotypiques. Récemment, on a eu recours aux outils puissants de la biologie moléculaire pour confirmer les différences génétiques entre ces stocks, tel l'étude des allozymes, de l'ADN nucléaire et mitochondrial ainsi que des microsatellites (Ruzzante *et al.* 1999). Cependant, l'étude des différences génétiques basées sur les analyses moléculaires ne fournit pas d'information sur les phénotypes et donc sur les variations du cycle de vie des morues. Une autre approche consiste à comparer des traits phénotypiques comme les taux de croissance lorsque les poissons sont élevés en milieu commun. Des différences observées suggéreraient une sélection spécifique à l'environnement des traits étudiés. Cela permettrait de tester des schémas de variabilité génétique comme les variations à contre-gradient. De nombreuses recherches dans ce sens ont été menées sur des larves ou des juvéniles élevés en laboratoire et issus de parents sélectionnés et provenant de stocks différents de morues (Hunt von Herbing *et al.* 1996 ; Otterlei *et al.* 1999 ; Purchase et Brown 2000). Il existe plusieurs autres publications

traitant des performances de croissance de la morue, mais on connaît encore mal l'impact des variations de température sur l'ingestion et la croissance, notamment l'impact des basses températures. Par ailleurs, aucune étude n'a comparé les performances de croissance de morues sauvages provenant de stocks de milieux naturels différents, à basses températures. L'environnement génétique ne serait alors pas contrôlé. Contrairement aux poissons issus de croisement en laboratoire, les morues sauvages sont les survivantes de cohortes exposées aux conditions naturelles (dont les conditions thermiques) et à l'exploitation par la pêche. À ce titre, elles sont représentatives du potentiel de croissance de ces stocks dans leurs environnements respectifs.

Il serait donc important de savoir si les modèles bioénergétiques à établir peuvent être appliqués à l'ensemble des stocks de morues quelque soit leur environnement thermique naturel. Autrement dit, l'allocation de l'énergie entre la croissance somatique et la reproduction ainsi que la répartition de l'énergie entre les différents compartiments du corps, chez un individu d'une taille et d'une condition énergétique définie, seront-elles prévisibles, indépendamment de la provenance du poisson, lorsque cet individu est placé dans des conditions nutritionnelles et environnementales définies ? Ou bien, a-t-on une variation à contre-gradient de la croissance chez les morues de l'Atlantique qui rendrait inopérant la création d'un seul modèle bioénergétique appliqué à l'ensemble des stocks ?



### 1 - 3 La croissance

Plusieurs facteurs abiotiques sont des déterminants importants de la croissance chez les poissons et donc chez la morue (Jobling 1988). Certains ont été très étudiés, comme la température (Björnsson et Steinarsson 2002 ; Björnsson *et al.* 2001), l'oxygène dissous (Chabot et Dutil 1999), la salinité (Lambert *et al.* 1994) et la photopériode (Dahle *et al.* 2000). Il a été démontré que la température affecte directement le métabolisme des ectothermes et donc des poissons (Hochachka et Somero 1984). Une diminution de la température environnementale entraîne une diminution dans la consommation de nourriture, les taux de digestion, l'absorption des nutriments, la synthèse de protéines et finalement les taux de croissance (Fauconneau 1985).

En ce qui concerne les facteurs biotiques, le plus étudié est la nutrition car la présence de nourriture peut-être limitée dans le milieu naturel, à la fois dans l'espace et dans le temps (Blier *et al.* 1997). Les autres facteurs identifiés sont la taille, la maturation, la locomotion, les interactions sociales (Blier *et al.* 1997 ; Jobling *et al.* 1994) de même que la densité (Lambert et Dutil 2001 ; Swain *et al.* 2003).

La croissance des poissons se mesure en termes d'accroissement en longueur et en masse. Il est intéressant d'étudier les modifications morphologiques liées à la croissance en masse, autrement dit dans quels tissus se localisent les gains de poids. Les gadidae incluant la morue franche sont considérés comme des poissons maigres, seulement 1% du poids

humide des muscles étant des lipides (Love 1970 ; Holdway et Beamish 1984). Le foie est l'organe principal de stockage des réserves lipidiques chez les morues (Lambert et Dutil 1997b) et ces réserves sont essentiellement utilisées pendant les périodes de famine et durant le cycle annuel de maturation (Yaragina et Marshall 2000). Le contenu lipidique du foie passe de 5% chez les morues émaciées à 25% chez les morues dites normales et jusqu'à 70% chez des morues nourries à satiété en laboratoire (Lambert et Dutil. 1997a). Les lipides sont donc largement responsables des variations de poids du foie. En milieu naturel même si la nourriture est en abondance, le poids du foie relativement au poids somatique du poisson (indice hépato-somatique IHS) peut être moitié moins important que chez les morues élevées en laboratoire dans des conditions optimales de nourriture (Yaragina et Marshall 2000). L'IHS est un bon indicateur de la condition physiologique des morues. Cela a été démontré chez les goberges pour lesquelles l'IHS est aussi une excellente mesure de la condition (Jensen 1979). Par ailleurs les contenus en eau du foie et du muscle sont d'autres variables associées à la condition (Black et Love 1986 ; Lambert et Dutil 1997a).

En laboratoire, les facteurs limitants la croissance sont optimisés ; la croissance semble alors être en partie déterminée par la capacité digestive des poissons. Chez la morue, la croissance augmente avec la ration et l'ingestion jusqu'à un plafond où, malgré l'augmentation de la ration, la croissance n'évolue plus (Edwards *et al.* 1972 ; Brett J.R. 1979a). Lors d'une forte alimentation, les poissons ne semblent pas être capables de digérer et d'absorber tous les nutriments pour augmenter leur croissance. De plus, la ration

maximale ne coïncide pas avec l'efficacité de conversion alimentaire maximale (Edwards *et al.* 1972 ; Jobling *et al.* 1994 ; Brett 1979b). Les processus de l'alimentation comme la digestion et l'absorption des nutriments requièrent beaucoup d'énergie entre autres pour la synthèse et la sécrétion des enzymes, qui peuvent, à leur tour, limiter la capacité du poisson à digérer les aliments et à absorber les nutriments (Blier *et al.* 1997). Les morues sont exposées, dans leur milieu naturel, à des cycles annuels d'abondance de nourriture et de famine. Elles ont donc besoin de mécanismes rapides pour gérer les processus de dépenses énergétiques. L'un des mécanismes est d'augmenter la taille des organes impliqués dans la digestion, e.g. les caeca pyloriques (Lemieux *et al.* 1999 ; Bélanger *et al.* 2002) et l'intestin, et d'augmenter les capacités métaboliques de ces tissus. Les activités de la citrate synthase (CS) et de la cytochrome c oxydase (CCO) sont de bons indicateurs du fonctionnement du cycle de Krebs et de la chaîne du transport des électrons pour la formation de l'ATP (Thibault *et al.* 1997). Ces enzymes pourraient donc limiter les processus de digestion et d'assimilation. Or, les capacités digestives des poissons seraient limitantes pour la croissance, à ration maximale. Le taux de croissance individuel pourrait donc être estimé à l'aide d'indices biochimiques comme l'activité des enzymes aérobies.

Les études de relation entre les capacités métaboliques des tissus digestifs et les taux de croissance des poissons sont assez récentes (Guderley *et al.* 1996 ; Couture *et al.* 1998). Elles ont montré que l'activité de la CS augmente avec la croissance dans l'intestin de morues juvéniles. L'activité de la CCO intestinale est aussi corrélée à l'efficacité de conversion alimentaire et la croissance en augmentant les capacités aérobiques de l'intestin.

Elle serait alors un indicateur de croissance récente chez la morue adulte (Blier *et al.* 1997 ; Pelletier *et al.* 1994 ; Couture *et al.* 1998). Les coûts énergétiques de la digestion détermineraient partiellement la capacité digestive et donc le taux de croissance. Ces deux enzymes ainsi que la masse relative des intestins et des cæca pyloriques sont alors utilisées pour indiquer les capacités métaboliques des tissus dans différentes conditions de croissance.

#### **1 - 4 Objectifs et hypothèses**

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'impact de la température sur les performances de croissance de morues provenant de deux stocks différents, celui du sud du golfe Saint-Laurent (Division 4TVn de l'OPANO) et celui de l'ouest du Plateau néo-écossais (Division 4X de l'OPANO), et ce pour une gamme de températures auxquelles sont exposés plusieurs stocks du nord-ouest de l'Atlantique. Nous examinons les taux de croissance et de conversion alimentaire, l'allocation de l'énergie et les capacités digestives des morues des deux stocks afin de vérifier l'hypothèse de Conover selon laquelle il existerait une variation à contre-gradient de la capacité de croissance.

L'hypothèse principale est que les poissons de ces deux stocks ne répondront pas de la même manière aux variations de température. On prédit que, pour les basses températures, les morues du stock d'eau froide auront une croissance plus rapide et des meilleures efficacités de conversion alimentaire que les morues du stock d'eau chaude.

Cette comparaison sera complétée par des mesures d'indices corporels et des mesures d'activités enzymatiques.

## 2 – MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 2 – 1 Capture des Morues

Les morues du sud du golfe Saint-Laurent (stock 4TVn) ont été capturées entre le 17 et le 24 septembre 2001 dans la baie des Chaleurs, au large de Grande-Rivière, sur le banc de Miscou. Les traits de chalut étaient de 20 à 30 minutes, à une profondeur de 70 à 90 m. Les morues mesurant entre 30 et 50 cm ont été sélectionnées puis stockées sur le bateau dans des bacs isolés de 1 000 L remplis d'eau de mer entre 3 °C et 8 °C. Elles ont été gardées quelques heures à la station aquicole de Grande-Rivière pour être ensuite acheminées vers l'Institut Maurice Lamontagne (IML) par camion, dans des bacs isolés de 1 000 L dont la température était maintenue entre 7 et 8 °C par ajout de glace d'eau de mer. Un système d'aération a été utilisé pendant le transport.

Les morues de l'ouest du Plateau néo-écossais (stock 4X) ont été capturées les 4 et 5 octobre 2001 dans la baie de Fundy, près de l'île de Grand Manan. De la même façon, les morues mesurant entre 30 et 50 cm ont été acheminées vers l'IML par camion, dans des bacs isolés de 1 000 L munis d'un système d'aération et dont l'eau était maintenue cette fois-ci à une température entre 5 et 7 °C par ajout de glace d'eau de mer. Lors des deux missions, la température de l'eau a été mesurée sur les fonds de pêche et était entre 0,5 et 1,0 °C sur le banc de Miscou et entre 8 et 9 °C près de Grand Manan.

## 2 – 2 Acclimatation

À leur arrivée à l'IML, les morues des deux stocks ont été placées dans des bassins circulaires de quarantaine de 7 m<sup>3</sup>. Les blessures et les parasites externes ont été traités au bleu de méthylène (2 mg l<sup>-1</sup>) et avec une solution de formaldéhyde (0,2 mg l<sup>-1</sup>). Les morues sont restées dans ces bassins jusqu'au début de l'expérience le 12 novembre, nourries deux fois par semaine de capelans décongelés. Pendant cette période, elles ont été exposées à une photopériode naturelle pour la région et aux conditions de salinité et température résumées sur le tableau ci-dessous (Tableau 1). Ainsi les morues des deux stocks ont été traitées de façon rigoureusement identique entre le moment de leur pêche et le début de l'expérience.

## 2 – 3 Expériences de croissance

L'expérience a débuté le 19 novembre 2001 pour se terminer le 19 janvier 2002. Quatre lignes de quatre bassins de 890 l (Figure 1) chacun ont été mises en eau aux quatre températures de l'expérience de croissance : 1 °C, 3 °C, 5 °C, 7 °C, avec un débit de 10 l min<sup>-1</sup> et la salinité naturelle (entre 27,3 et 30,3). Des néons ont été ajustés pour reproduire la photopériode naturelle de Mont-Joli à cette période de l'année. Deux bassins par ligne ont été alloués aléatoirement à chaque stock. Les lignes étaient équipées d'un système de circulation d'eau semi ouvert, d'un système de contrôle de température, d'un système de filtre à sable (Laser 192 ou 225, Jacuzzi, Etobicoke, Canada) et de thermo-

pompes (IMAG US, Jacuzzi, Etobicoke, Canada). L'oxygène dissous était maintenu au dessus de 80% de saturation.

Quatre-vingts poissons de chaque stock ont été anesthésiés (benzocaïne, 100 g l<sup>-1</sup> pour la solution mère, 30 ml pour 60 l), mesurés (longueur à la fourche  $\pm 1$  mm), pesés (masse totale  $\pm 1$  g) et marqués à l'aide de transpondeurs passifs miniaturisés (Avid Pit Tags, longueur 12 mm) implantés dans le muscle au dessus de la ligne médiolatérale. Ils ont ensuite été répartis aléatoirement, avec un maximum de dix poissons par bassin, dans les deux bassins de chaque ligne alloués à leur stock. La salinité, la température et l'oxygène dissous ont été notés chaque matin et ajustés au besoin. Les mortalités ont aussi été contrôlées tous les jours. Les poissons morts ont été mesurés, pesés puis congelés en vue de leur future dissection.

Les poissons ont été nourris une fois par jour, à satiété, sept jours par semaine : cinq jours de capelans décongelés coupés en deux, et deux jours de crevettes dont les rostrés étaient coupés. Toutes les portions distribuées pendant la durée du repas (1 heure) ont été pesées. Les restes de chaque repas ont été pêchés, séchés au papier absorbant puis pesés. Des vitamines ont été rajoutées deux fois par semaine à la ration de capelans (Pacific Research Laboratories Inc., Seatabs® for fish). Les poissons ont été nourris ainsi pendant 57 jours, puis ont subi deux jours de jeûne avant d'être disséqués au terme des 8 semaines d'expérience.



**Tableau 1** Conditions de température et de salinité pendant la période d'acclimatation des morues.

Origines	Date	Salinité (‰)			Température (°C)		
		moyenne ± s	min.	max.	moyenne ± s	min.	max.
Chaleurs 4T	25/09-05/11	28,89±0,25	27,84	29,89	6,33±0,35	4,80	7,60
Fundy 4X & Chaleurs 4T	06/10-12/11	27,56±0,13	26,28	28,70	5,33±0,15	3,20	6,50

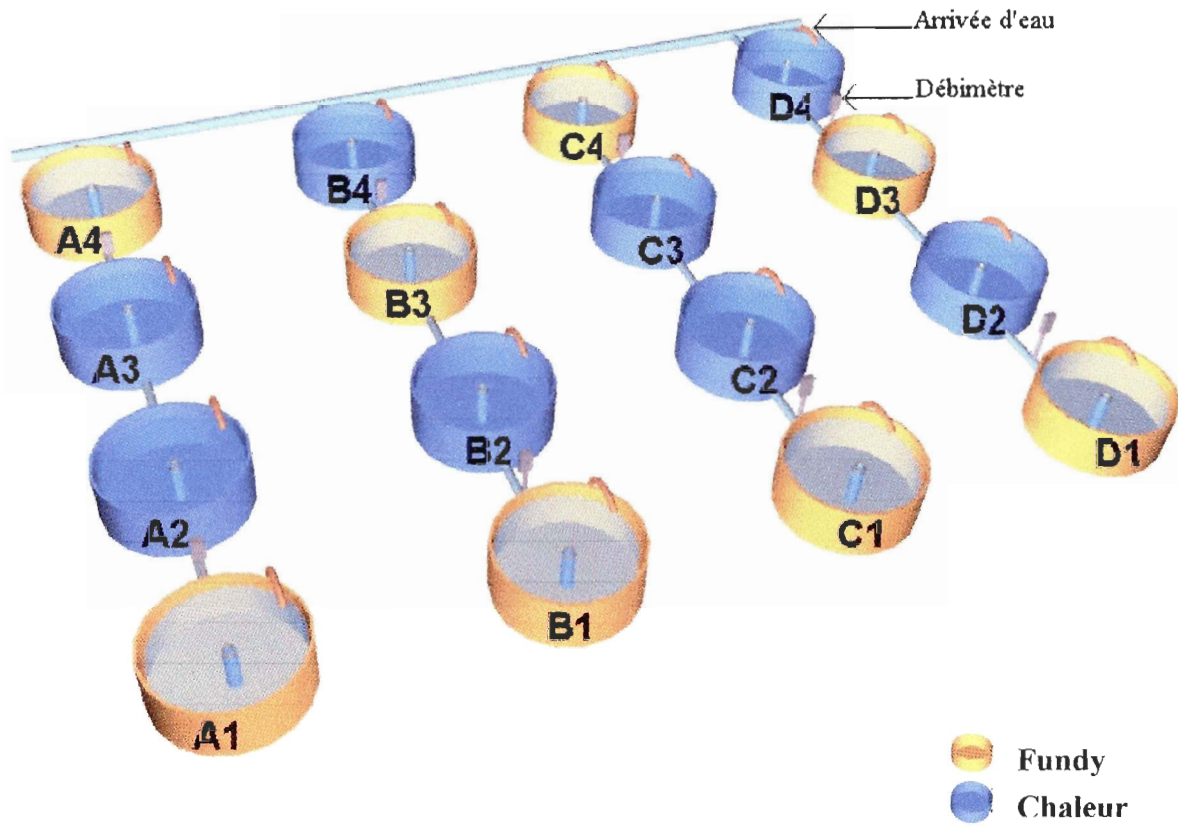


Figure 1 Schéma du dispositif expérimental.

## 2 – 4 Calculs

Les taux de croissance, le facteur de condition et les divers indices somatiques ont été déterminés individuellement tandis que l'ingestion et l'efficacité de conversion ont été exprimées par bassin de 10 poissons.

La croissance individuelle est exprimée par le taux de croissance spécifique (SGR) en utilisant la formule :

$$SGR \text{ (en \% de masse corporelle} \cdot \text{jour}^{-1}) = 100 \cdot [(\ln Mf - \ln Mi) \cdot (T)^{-1}]$$

où  $Mf$  représente la masse totale finale (g),  $Mi$  la masse totale initiale (g) et  $T$  la durée de l'expérience de croissance, en jour (Jobling 1988). La même formule a été utilisée pour le taux de croissance spécifique en longueur.

Les indices somatiques de divers tissus (foie IHS, cæca pyloriques ICaS, intestin IIS, gonades IGS, carcasse ICS) sont calculés suivant la formule :

$$\text{Indice (\% de la masse corporelle)} = 100 \cdot (\text{masse du tissu} \cdot \text{masse somatique}^{-1})$$

où les masses somatiques (g) sont obtenues en soustrayant la masse des gonades et du contenu stomacal de la masse totale (Lambert et Dutil 1997a).

Le facteur de condition de Fulton ( $K$ ) est calculé par la formule :

$$K = 100 \cdot (\text{masse somatique} \cdot \text{longueur}^{-3})$$

où la longueur est celle à la fourche en cm (Lambert et Dutil 1997a).

L'ingestion par bassin (% de la masse corporelle initiale •jour<sup>-1</sup>) est exprimée par le pourcentage de la masse corporelle totale initiale du bassin qui est consommée par jour :

$$I = \frac{(\text{consommation totale de nourriture par bassin} \times 100)}{[\text{masse corporelle totale initiale par bassin} \times \text{nombre de jours de l'expérience}]}$$

où la consommation totale de nourriture et la masse corporelle initiale sont exprimées en g (Ogata *et al.* 2002).

L'efficacité de conversion alimentaire ECA par bassin (%) est calculée en exprimant le gain de masse totale du poisson (g) comme une proportion de la consommation totale de nourriture (g) durant l'expérience de croissance :

$$ECA = (M_{ft} - M_{it}) \cdot \text{masse totale ingérée par bassin}^{-1}$$

où  $M_{ft}$  est la masse finale totale par bassin,  $M_{it}$  est la masse initiale totale par bassin (Ogata *et al.* 2002).

En ce qui concerne la maturation sexuelle des individus, on a choisit un indice pour discriminer les individus matures des individus immatures. On a choisi une valeur de l'indice gonado-somatique de 3% au dessus de laquelle il ne peut y avoir d'individus immatures et en dessous de laquelle il n'est pas vraiment possible de distinguer les individus en voie de maturation des individus immatures sur la base de la masse des gonades (Dutil J.-D., Lambert Y. *et al.* 2003).

## 2 – 5 Extraction des tissus

Au début de l'expérience, vingt poissons de chaque groupe ont été anesthésiés (benzocaïne,  $100 \text{ g l}^{-1}$  pour la solution mère, 30 ml pour 60 l), mesurés (longueur à la fourche,  $\pm 1 \text{ mm}$ ) et pesés (masse totale  $\pm 1 \text{ g}$ ). Ces poissons constituent le groupe de contrôle de cette expérience. Les morues ont été sexées, disséquées et les mesures suivantes ont été faites : masses du contenu stomacal ( $\pm 1 \text{ g}$ ), de l'intestin (vidé des fécès et du mucus, coupé des cæca pyloriques à l'anوس), des cæca pyloriques rincés, des gonades, du foie et de la carcasse (éviscérée, étêtée). Des échantillons des cæca (triturerés avec une lame de rasoir et séparés en 4 parties homogènes), de l'intestin (coupé en deux dans le sens de la longueur), du muscle ( $\approx 15 \text{ g}$ , prélevés entre les nageoires dorsales et la ligne médio-latérale), du foie et des gonades ont été congelés dans de l'azote liquide puis conservés à  $-80^\circ\text{C}$  jusqu'aux analyses. Les poissons de l'expérience ont été tués par un coup derrière la tête, 48 heures après le dernier repas. Les mêmes mesures ont été réalisées et les mêmes échantillons prélevés pendant leur dissection.

## 2 – 6 Dosages enzymatiques

### 2 – 6. 1 Dosage de la citrate synthase (CS) et de la cytochrome c oxydase (CCO)

Nous avons utilisé les méthodes de dosages telles que décrites par (Pelletier *et al.* (1994). Ces dosages ont été réalisés sur 0,5 g d'échantillons d'intestin et de cæca pyloriques. Pour les deux types d'analyses, le même pré-tampon d'homogénéisation a été utilisé (Imidazole 50 mM, MgCl<sub>2</sub> 2 mM, EDTA 5 mM, Triton X-100 0,1 %, glutathione réduit 1 mM à pH 7,5). Les échantillons ont été dilués dans ce pré-tampon additionné d'un inhibiteur général des protéases : le phényl méthyl sulphonyl fluoride (PMSF), 0,1 mM pour les intestins et 1 mM pour les cæca pyloriques, puis homogénéisés 3 × 20 sec. Les échantillons ont été placés dans de la glace entre chaque manipulation et centrifugés.

#### 2 – 6. 2 Cytochrome c oxydase

Ces dosages ont été réalisés sur les échantillons d'intestin et de cæca pyloriques. Le substrat utilisé est une solution de CCO (tampon phosphate (KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> 61,5 mM, K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 38,5 mM), de cytochrome c de cheval 0,07 mM, et d'hydrosulfite de sodium en excès). Les dosages sont réalisés à 550 nm à chaque 12 sec pendant 180 sec (temps moyen de lecture 0,5 sec) pour suivre l'oxydation du cytochrome c réduit. Le coefficient d'extinction molaire utilisé est de 19,1 mmol<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup>. Les lectures ont été réalisées à 20 °C avec un spectrophotomètre (Beckman DU460, Bekman Instruments Inc., USA) équipé d'un système de contrôle de la température pour les cuvettes et d'un circuit de réfrigération couplé à un bain thermostaté.

### 2 – 6. 3 Citrate synthase

Les deux solutions utilisées pour ce dosage sont : Tampon Tris 100 mM, DTNB 0,1 mM, acétyl Coenzyme A 0,2 mM et une solution d'oxaloacétate 0,3 mM. Les dosages sont réalisés à 412 nm à chaque 12 sec pendant 180 sec (temps moyen de lecture 0,5 sec) pour détecter le transfert du groupe sulphydril du COASH au DTNB. Le coefficient d'extinction molaire est de  $13,6 \text{ mmol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ . Les essais ont été réalisés à 20 °C avec le même spectrophotomètre que ci-dessus.

### **2 – 7 Analyses statistiques**

Les analyses ont été réalisées avec les logiciels Systat version 10.0 et Statistica version 5 pour Windows (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Le test principal utilisé est une ANOVA à trois facteurs : l'origine des poissons (facteur fixe à deux niveaux : Chaleurs ou Fundy) la température (facteur fixe à 4 niveaux : 1 °C, 3 °C, 5 °C et 7 °C) et le bassin (facteur aléatoire à 16 niveaux) niché dans la combinaison des deux précédents. L'homogénéité des variances a été vérifiée avec le test de Levene et la normalité des résidus avec le test de Kolmogorov-Smirnov. Quand les conditions de l'ANOVA à trois facteurs n'étaient pas remplies (comme pour le taux de croissance spécifique en longueur, l'efficacité de conversion alimentaire, l'indice IIS) les données ont d'abord été transformées en logarithmes et, si les conditions n'étaient toujours pas remplies, l'approche

sur les rangs de Conover a été choisie (Conover 1980, Conover et Iman 1981). Conformément à cette approche, quand les résultats de l'ANOVA étaient en accord avec ceux de l'analyse sur les rangs, nous avons présenté les résultats de l'ANOVA. A l'inverse, quand les résultats des deux analyses étaient en désaccord, nous avons retenu les résultats sur les rangs. Quand les conditions d'une ANOVA à un facteur n'étaient pas remplies, le test non paramétrique choisi est celui de Kruskal et Wallis. Lorsque l'origine et la température avaient un effet significatif ( $P < 0,05$ ), les moyennes ajustées  $\pm$  écart-type ont été calculées et ont servi aux tests à posteriori LSD, méthode des plus petites différences significatives de Fisher. Le test à posteriori non paramétrique utilisé est celui de Dunn.



## 3 - RÉSULTATS

### 3 – 1 Conditions initiales

L'effet du bassin n'a jamais été trouvé significatif dans les analyses statistiques et ce pour tous les paramètres étudiés, il ne sera donc plus mentionné par la suite. De plus, les poissons ayant été sélectionnés au début de l'expérience, ont tous le même ordre de grandeur en longueur à la fourche (Tableau 2). L'ANOVA à un facteur (l'origine) montre que les longueurs à la fourche des poissons du groupe de référence ne sont pas significativement différentes entre les deux origines ( $F=3,7096$  ;  $p=0,062$ ). Par contre, les indices de condition de Fulton ( $F= 88,4713$  ;  $p < 0,001$ ) et les masses des poissons ( $F=21,8060$  ;  $p < 0,001$ ) sont très significativement différents entre les poissons des deux origines. Les longueurs à la fourche des poissons de l'expérience de croissance ne sont pas significativement différentes des longueurs des poissons des groupes de référence, pour Fundy ( $F=0,1074$  ;  $p=0,744$ ) et Chaleurs ( $F=0,7714$  ;  $p=0,382$ ).

### 3 – 2 Les taux de croissance

Dans l'ensemble, nous observons un effet du traitement sur la croissance en longueur et en masse des individus soumis aux quatre températures d'élevage (Figure 2 et Figure 3).

L'approche sur les rangs de Conover a été utilisée pour comparer les taux de croissance spécifique en longueur (Specific Growth Rate in Length: SGRL). Les résultats de l'ANOVA sur les données sont en accord avec ceux de l'analyse sur les rangs, conformément à l'approche de Conover, ce sont donc ces derniers qui seront présentés. L'effet de la température est significatif ( $F=53,370$  ;  $p<0,001$ ). Nous observons que les SGRL sont plus élevés aux températures les plus hautes (Figure 2). Les poissons 4T ont un gain en longueur moindre à  $1\text{ °C}$  ( $0,45 \pm 0,47\text{ cm}$ ) qu'à  $7\text{ °C}$  ( $3,04 \pm 1,09\text{ cm}$ ). De même, les poissons 4X ont un gain en longueur de  $0,55 \pm 0,53\text{ cm}$  à  $1\text{ °C}$  et de  $3,54 \pm 1,20\text{ cm}$  à  $7\text{ °C}$  (Tableau 3). Le test de comparaison multiple LSD indique que les différences sont significatives entre toutes les températures testées pour les deux origines confondues. Par contre, il n'y a pas d'effet significatif du facteur origine pour toutes les températures testées confondues ( $F=3,315$  ;  $p=0,106$ ) ni d'effet de l'interaction ( $F=0,503$  ;  $p=0,691$ ). Une morue a été éliminée des analyses statistiques car elle présentait un taux de croissance spécifique en longueur négatif.

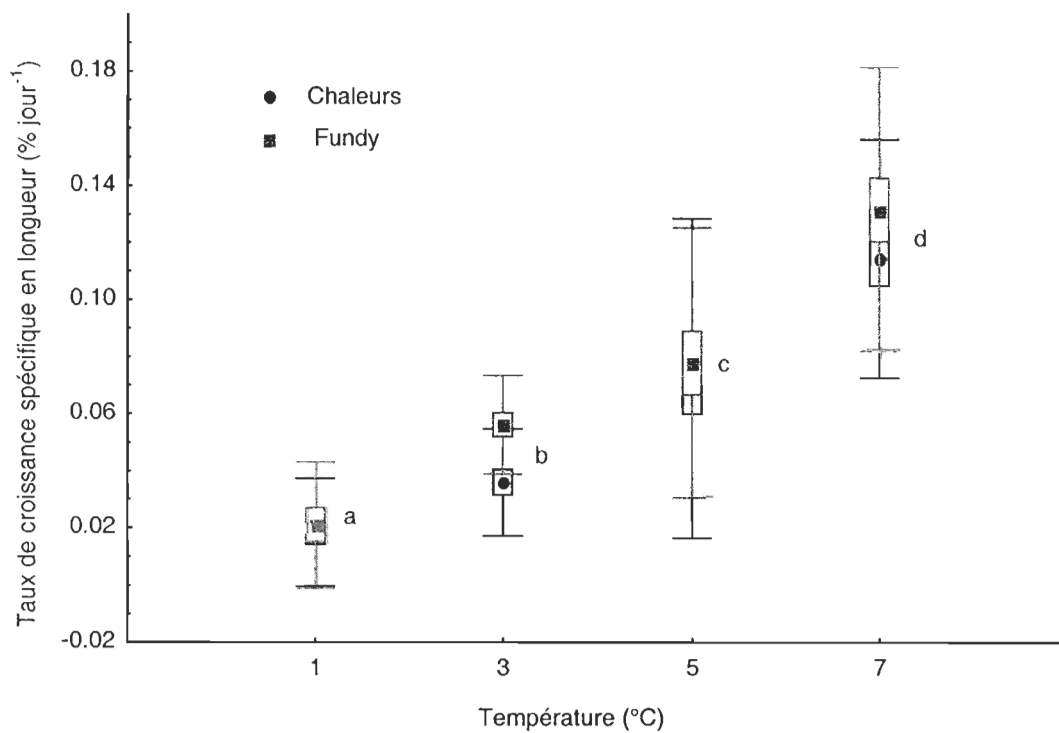
Nous observons d'une manière générale que les taux de croissance spécifique en masse somatique (SGRMso) sont plus élevés à  $7$  et  $5\text{ °C}$  qu'à  $3$  et  $1\text{ °C}$  (Figure 3). De plus les poissons 4T ont un gain moyen en masse somatique de  $432,17 \pm 137,52\text{ g}$  versus  $388,32 \pm 142,36\text{ g}$  pour les poissons 4X à  $7\text{ °C}$  (Tableau 3). L'écart se creuse à  $1\text{ °C}$  où les poissons 4T ont un accroissement moyen de la masse de  $50,81 \pm 85,70\text{ g}$  versus une perte de masse de  $82,28 \pm 120,40\text{ g}$  pour les poissons 4X. Les SGRMso diffèrent

**Tableau 2** Valeurs moyennes des masses, longueurs à la fourche et indices de condition (Ki) pour les poissons de référence et d'expérience.

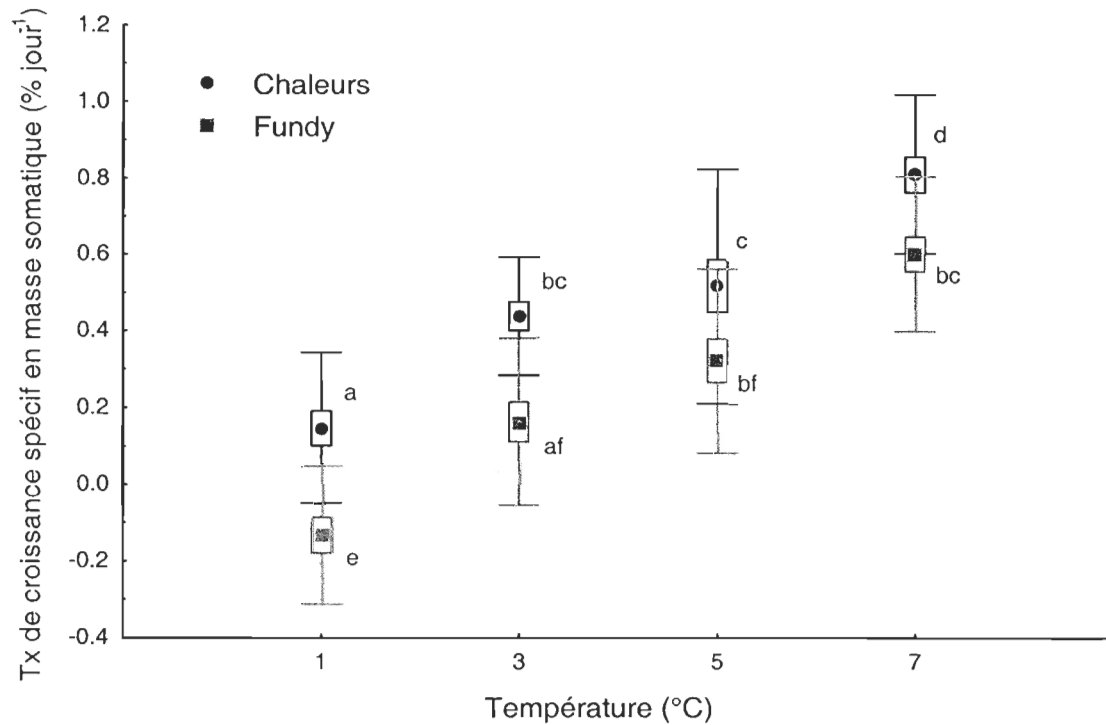
Groupes	Paramètres	Origine des poissons	
		Fundy (4X)	Chaleurs (4T)
Poissons de référence	Masse totale (g ± s)	913,35 ± 204,3	666,80 ± 109,29
	Longueur (cm ± s)	47,21 ± 3,01	45,49 ± 2,61
	Ki	0,846 ± 0,055	0,696 ± 0,046
Poissons de l'expérience	Masse totale (g ± s)	1064,07 ± 307,81	736,03 ± 209,08
	Longueur (cm ± s)	47,53 ± 5,00	44,67 ± 3,93
	Ki	0,957 ± 0,105	0,802 ± 0,096

**Tableau 3** Moyenne des gains en masse somatique et en longueur à la fourche par poisson.

Températures (° C)	Fundy (4X)		Chaleurs (4T)	
	Masse (g ± s)	Longueur (cm ± s)	Masse (g ± s)	Longueur (cm ± s)
7	388,32 ± 142,36	3,54 ± 1,20	432,17 ± 137,52	3,04 ± 1,09
5	192,01 ± 140,42	2,07 ± 1,09	241,05 ± 155,07	1,85 ± 1,37
3	103,00 ± 150,89	1,58 ± 0,49	192,30 ± 84,63	0,94 ± 0,50
1	-82,28 ± 120,40	0,55 ± 0,53	50,81 ± 85,71	0,45 ± 0,47



**Figure 2** Taux de croissance spécifique en longueur des deux populations aux 4 températures d'expérience. Les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures, origines confondues.



**Figure 3** Taux de croissance spécifique en masse somatique des deux populations aux 4 températures d'expérience. Les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les populations et les températures.

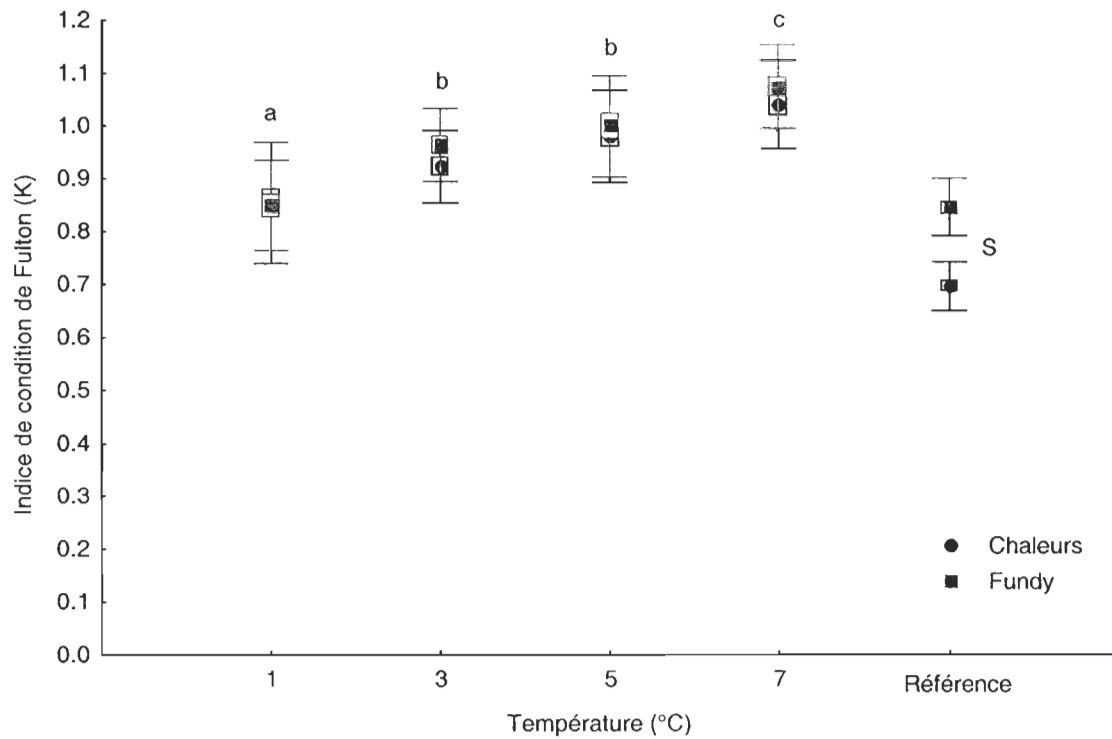
significativement entre les origines ( $F=44,556$  ;  $p<0,001$ ) et entre les températures ( $F=63,473$  ;  $p<0,001$ ), il n'y a pas d'effet de l'interaction ( $F=0,991$  ;  $p=0,446$ ). Le test de comparaison multiple LSD nous montre qu'il y a une différence significative de la croissance en masse somatique entre les poissons des deux origines à chaque température.

On observe une augmentation des indices de condition de Fulton à la fin de l'expérience avec l'augmentation des températures, surtout marquée entre 1 °C et 3 °C et entre 5 °C et 7 °C. L'effet de la température est significatif ( $F=35,958$  ;  $p<0,001$ ) ; par contre, il n'y a pas d'effet significatif du facteur origine ( $F=2,421$  ;  $p=0,122$ ) ni de l'interaction ( $F=0,481$  ;  $p=0,696$ ) (Figure 4).

### **3 – 3 Indices somatiques**

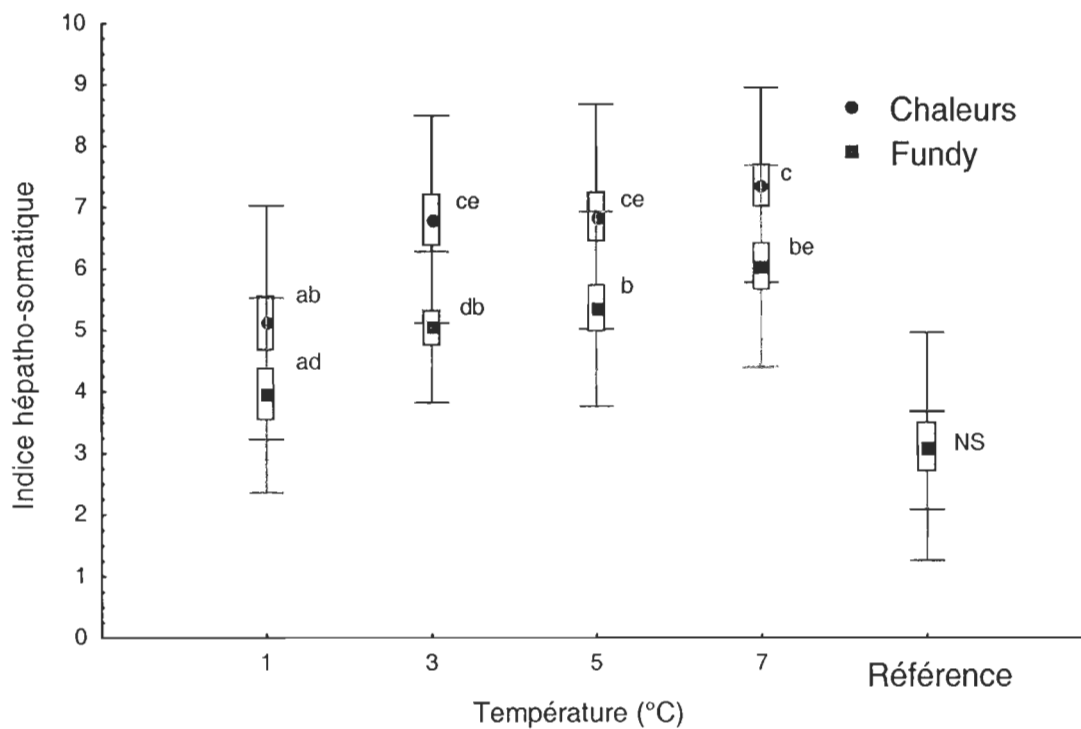
#### 3 – 3. 1 Indice hépato-somatique

Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis n'a pas révélé de différence significative des indices hépato-somatiques (IHS) entre les deux groupes de référence ( $p > 0,05$ ) dont la valeur moyenne globale est de 3,00.



**Figure 4** Indice de condition de Fulton (K) des deux populations aux 4 températures d'expériences d'expérience. Les rectangles représentent les erreurs-types et les traits verticaux symbolisent les écart-types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures, origines confondues.





**Figure 5** Indices hépatho-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience plus ceux des poissons du groupe de référence. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des IHS, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts-types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives, NS indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de référence.

L'effet de la température est significatif ( $F=12,269$  ;  $p=0,002$ ) et l'observation du graphique nous montre que les indices hépato-somatiques sont plus élevés aux trois plus hautes températures de l'expérience et ce pour les deux stocks (Figure 5). L'effet de l'origine est aussi significatif ( $F=32,008$  ;  $p<0,001$ ) et les IHS des poissons du stock 4T sont toujours plus élevés que ceux du stock 4X sauf à 1 °C où la différence n'est pas significative (le test de comparaison multiple nous montre qu'à toutes les autres températures, il existe une différence significative entre les IHS des deux stocks) (Figure 5). Il n'y a pas d'effet de l'interaction origine-température ( $F=0,398$  ;  $p=0,758$ ).

### 3 – 3. 2 Indice gonado-somatique

L'analyse de variance à un facteur révèle qu'il n'y a pas de différence significative entre les indices gonado-somatiques (IGS) des deux groupes de référence ( $F=1,303$  ;  $p=0,261$ ) dont la valeur moyenne globale est de 1,018.

L'ANOVA sur les indices gonado-somatiques transformés en logarithmes montre un effet significatif des températures de traitement ( $F=10,886$  ;  $p=0,003$ ). Le test de comparaison multiple nous montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les IGS des poissons du stock 4T pour 1 °C, 3 °C et 5 °C (Figure 6). Par contre la différence est très significative entre ces poissons et ceux élevés à 7 °C. De même, qu'il n'y a pas de différence significative entre les poissons élevés à 3 °C, 5 °C et 7 °C pour le stock 4X mais

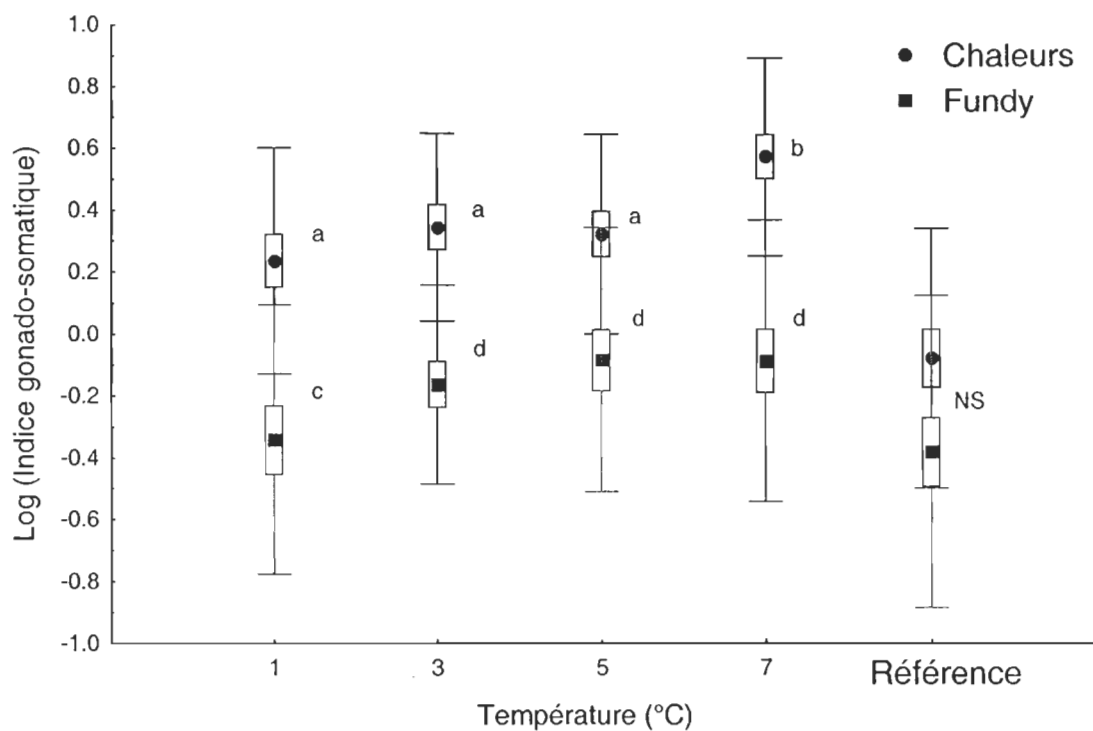
une forte différence avec les poissons élevés à 1 °C. L'effet de l'origine est significatif ( $F=211,794$  ;  $p=0,000$ ) et les poissons du stock 4T ont, pour toutes les températures, des IGS supérieurs à ceux des poissons 4X. Il n'y a pas d'effet significatif de l'interaction origine-température ( $F=2,190$  ;  $p=0,167$ ). (Figure 6)

### 3 – 3. 3 Indice cæca-somatique

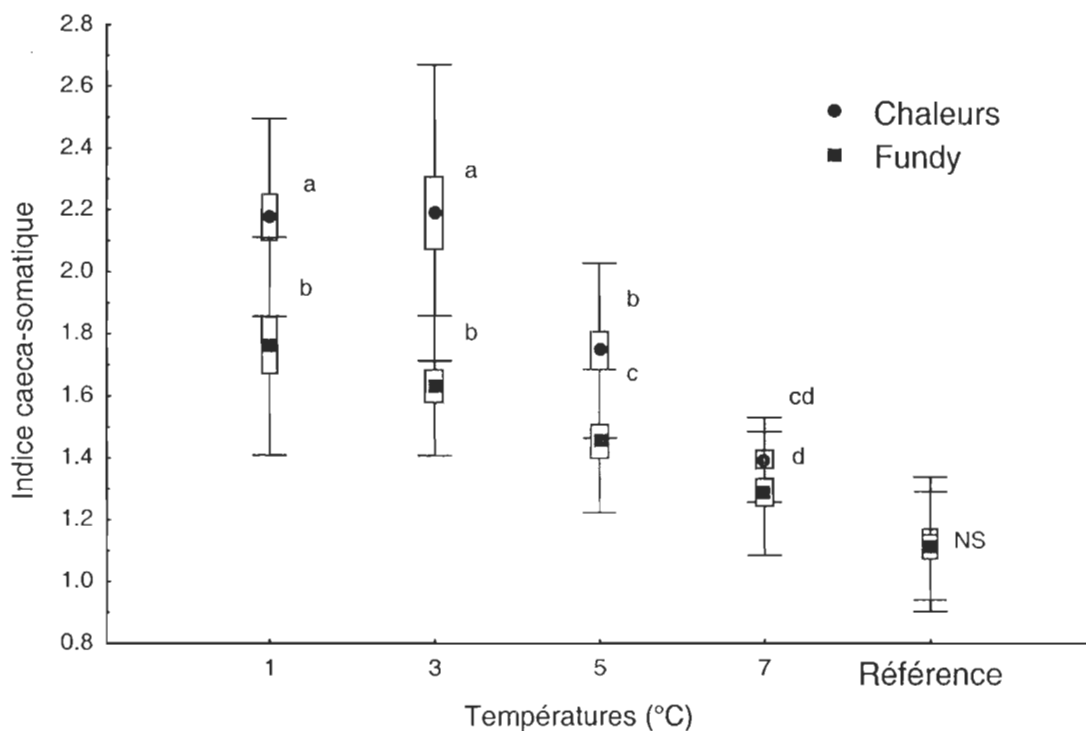
Il n'y a pas de différence significative entre les indices cæca somatiques (ICAS) des 2 groupes de référence ( $F=0,009$  ;  $p=0,925$ ) dont la valeur moyenne globale est de 1,118.

Dans l'ensemble, on observe que les ICAS sont plus élevés aux basses températures pour les deux stocks et que les ICAS sont plus élevés pour les poissons du stock 4T (Figure 7). L'effet de l'origine est significatif ( $F=66,905$  ;  $p<0,001$ ) ainsi que celui de la température ( $F=57,095$  ;  $p<0,001$ ). Il n'y a pas d'effets de l'interaction origine-température ( $F=3,086$  ;  $p=0,090$ ).

Le test de comparaison multiple indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les indices cæca-somatiques pour les poissons 4T entre 1 °C et 3 °C, entre les poissons 4X à 1 °C et 3 °C et les poissons 4T à 5 °C ainsi qu'entre les poissons 4T à 7 °C et les poissons 4X à 5 °C et 7 °C.



**Figure 6** Valeurs transformées des indices gonado-somatiques (log (IGS)) des deux populations aux 4 températures d'expérience et des poissons du groupe de référence. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des log (IGS), les rectangles représentent les erreurs-types et les traits verticaux symbolisent les écarts-types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives, NS indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de référence.



**Figure 7** Valeurs des indices cæca somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et des poissons du groupe de référence. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des ICAS, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives, NS indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de référence.

### 3 – 3. 4 Indice carcasso-somatique

En ce qui concerne les poissons des groupes de référence, on a déjà vu qu'ils n'avaient pas des indices de condition similaires, de même il existe une différence significative entre les indices carcasso-somatiques (ICS) pour ces deux groupes ( $F=15,179$  ;  $p<0,001$ ), les poissons 4X ayant des meilleures valeurs d'ICS soit 70,99 versus 69,08 pour 4T (Figure 8).

C'est aux deux températures les plus basses (1 et 3 °C) que l'on observe des plus fortes valeurs d'ICS chez les poissons 4X que les poissons 4T. Il n'y a pas de tendance particulière dans l'évolution de cet indice en fonction de la température. On observe une nette augmentation de cet indice à 7 °C pour les deux stocks. (L'effet de l'origine est significatif ( $F=41,147$  ;  $p<0,001$ ) ainsi que celui de la température ( $F=52,173$  ;  $p<0,001$ ). L'interaction origine-température est ici significative ( $F=7,872$  ;  $p=0,009$ ) (Figure 8). Le test de comparaison multiple nous indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les ICS des poissons 4X à 1 °C et 5 °C et les poissons 4T à 1 °C et 5 °C, de même qu'entre les poissons 4X et 4T à 5 °C et 7 °C.

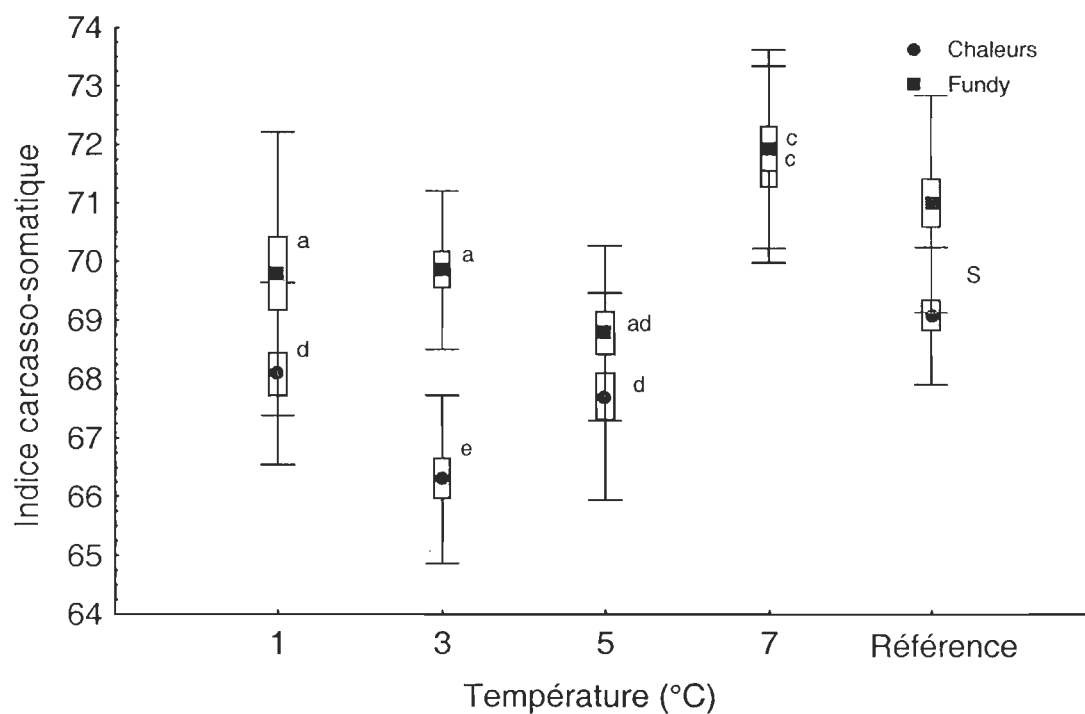
### 3 – 3. 5 Indice intestino-somatique

On observe un effet significatif de l'origine sur l'indice intestino-somatique (IIS) pour le groupe de référence ( $F= 43,588$  ;  $p<0,001$ ), l'intestin représentant respectivement 0,82% et 0,60% de la masse corporelle pour les poissons de 4X et 4T.

L'analyse sur les rangs de Conover ne donne pas les mêmes résultats que l'ANOVA, on conserve donc ceux du test non paramétrique. On observe que les IIS sont plus élevés aux températures les plus basses pour les deux stocks. Le test sur les rangs montre qu'au cours de l'expérience on n'observe pas d'effet significatif de l'origine sur les indices intestino-somatiques ( $F=3,310$  ;  $p=0,071$ ), un effet du facteur température ( $F=38,338$  ;  $p<0,001$ ) et de l'interaction origine- température ( $F=3,106$  ;  $p=0,029$ ) (Figure 9). Le test de comparaison multiple non paramétrique de Dunn nous montre qu'à chaque température on n'observe pas de différence significative entre les IIS suivant l'origine des poissons (Figure 9). Par contre on observe des différences significatives entre chaque température, origines des poissons confondues.

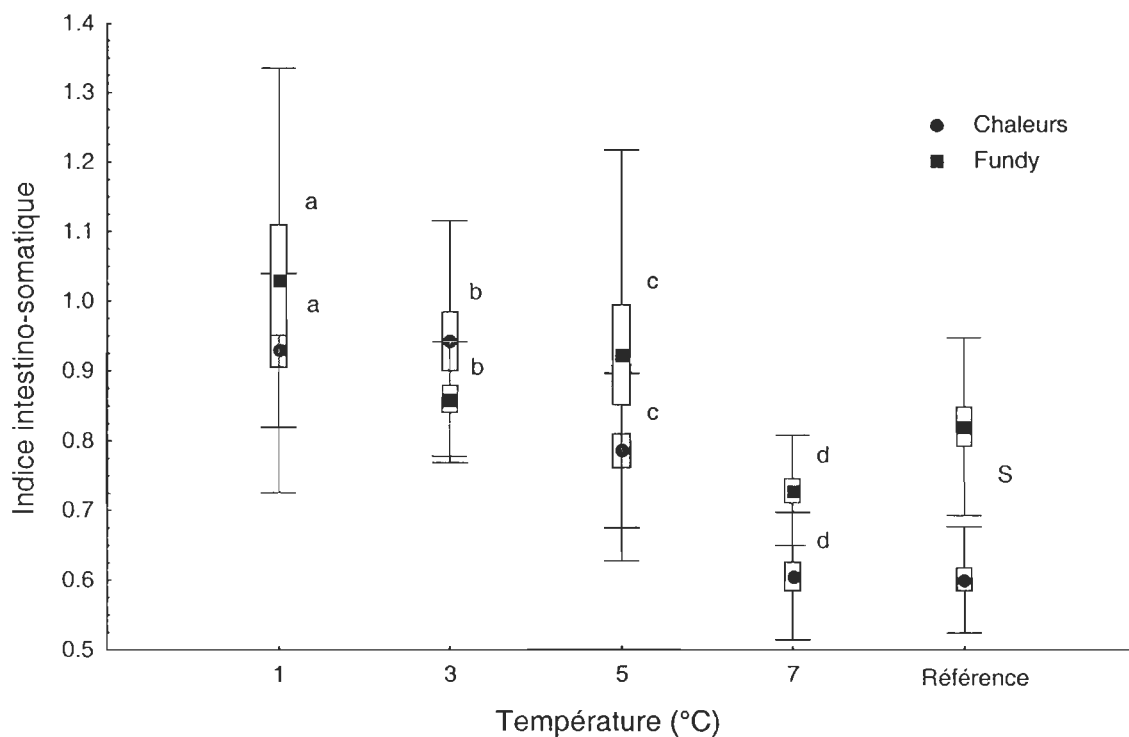
### **3 – 4 Efficacité brute de conversion alimentaire**

Les résultats de l'ANOVA sur les données ne concordent pas avec ceux sur les rangs. Le test sur les rangs de Conover nous indique que l'effet de l'origine est significatif pour toutes les températures confondues ( $F=42,667$ ;  $p<0,001$ ) ainsi que l'effet de la température de traitement ( $F=57,778$  ;  $p<0,001$ ). Cependant, ces effets significatifs sont surtout liés au

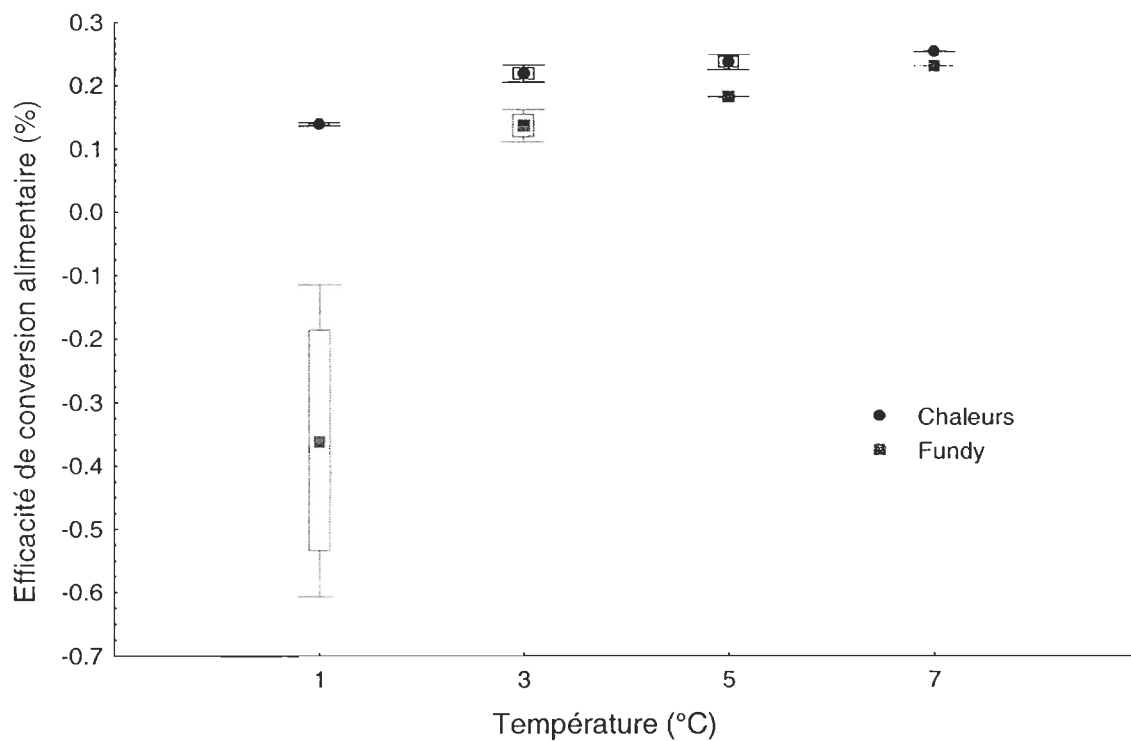


**Figure 8** Indices carcasso-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et du groupe de référence. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des ICS, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives, S indique qu'il y a une différence significative entre les deux groupes de référence.





**Figure 9** Indices intestino-somatiques des deux populations aux 4 températures d'expérience et du groupe de référence. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des IIS, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives, S indique qu'il y a une différence significative entre les deux groupes de référence.



**Figure 10** Efficacité brute de conversion alimentaire aux 4 températures d'expérience. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des valeur de l'efficacité de conversion, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types.

fait qu'on observe une très forte différence de valeur de l'efficacité de conversion alimentaire (ECAM) à 1 °C entre les deux stocks, les poissons de la baie de Fundy ayant une ECAM très faible voire même négative. L'effet de l'interaction origine-température n'est pas significatif ( $F=0,889$  ;  $p=0,487$ ) (Figure 10 et Tableau 4). Le test de comparaison multiple de Tukey nous indique une différence significative entre les températures 1 °C et 7 °C pour les deux origines confondues.

### **3 – 5 Activités enzymatiques**

#### 3 – 5. 1 Cytochrome c oxidase dans les cæca pyloriques

L'activité enzymatique de la cytochrome c oxidase (CCOcae) n'est pas significativement différente pour les poissons des deux groupes de référence ( $F=2,164$  ;  $p=0,150$ )(Figure 11).

On observe que les activités de la CCOcae sont plus élevées à 5 °C et 7 °C pour les poissons des deux stocks. L'effet de la température est significatif pour les deux origines confondues ( $F=4,525$  ;  $F=0,039$ ). Par contre, on n'observe pas de différence significative entre les deux populations ( $F=0,780$  ;  $p=0,403$ ) ni d'interaction origine-température ( $F=0,562$  ;  $p=0,655$ ). (Figure 11)

### 3 – 5. 2 Cytochrome c oxidase dans les intestins

On observe un effet significatif de l'origine sur l'activité de la CCO dans les intestins pour les poissons des groupes de référence ( $F=18,052$  ;  $p<0,001$ ) (Figure 12). Le test sur les rangs des données montre les mêmes résultats que l'ANOVA sur les données brutes. L'activité de la CCO dans les intestins est significativement différente entre les deux origines pour toutes les températures confondues ( $F=62,411$  ;  $p<0,001$ ), l'interaction origine-température est significative ( $F=12,141$  ;  $p=0,002$ ) mais il n'y a pas d'effet de la température ( $F=2,737$  ;  $p=0,113$ ) (Figure 12).

### 3 – 5. 3 Citrate synthase dans les cæca pyloriques

On n'observe pas de différence significative de l'activité de la CS dans les cæca pyloriques entre les poissons des deux origines dans le groupe de référence ( $F=2,460$  ;  $p=0,126$ ) (Figure 13).

Pour les poissons de l'expérience, on n'observe aucun effet significatif, que ce soit de l'origine ( $F=1,933$  ;  $p=0,202$ ), de la température ( $F=0,241$  ;  $p=0,865$ ) ou de l'interaction origine-température ( $F=3,381$  ;  $p=0,075$ ) (Figure 13).

**Tableau 4** Performance de croissance et efficacité de conversion alimentaire des morues sur 8 semaines d'expérience. Les données des deux bassins de chaque stock et à chaque température sont regroupées.

	1 °C		3 °C	
	Fundy	Chaleurs	Fundy	Chaleurs
Biomasse initiale (g)	18 963,00 ± 372,99	13 516,00 ± 225,16	20 643,00 ± 281,78	12 291,00 ± 200,29
Biomasse finale (g)	17 016,80 ± 340,60	14 850,59 ± 239,80	22 536,12 ± 269,68	16 042,36 ± 274,16
Gain de masse (%)	-10,26	9,87	9,17	30,52
Nourriture ingérée (% biomasse initiale.jour <sup>-1</sup> )	0,54	1,27	1,16	2,44
Efficacité de conversion alimentaire	-0,33	0,14	0,14	0,22

	5 °C		7 °C	
	Fundy	Chaleurs	Fundy	Chaleurs
Biomasse initiale (g)	18 910,00 ± 312,37	14 707,00 ± 226,41	19 453,00 ± 240,86	15 424,00 ± 193,44
Biomasse finale (g)	22 480,90 ± 336,16	20 026,30 ± 304,17	27 382,50 ± 316,02	25 167,70 ± 290,37
Gain de masse (%)	18,88	36,17	40,76	63,17
Nourriture ingérée (% biomasse initiale.jour <sup>-1</sup> )	1,82	2,68	3,10	4,37
Efficacité de conversion alimentaire	0,18	0,24	0,23	0,25

### 3 – 5. 4 Citrate synthase dans les intestins

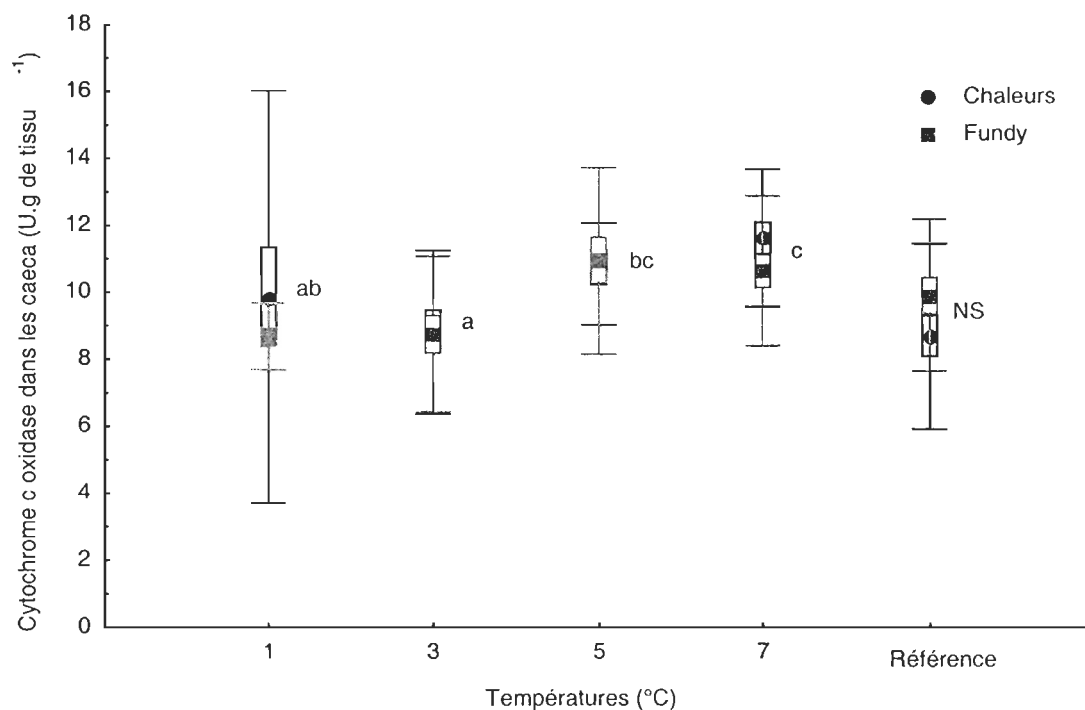
Les résultats de l'analyse sur les poissons des deux groupes de référence indiquent un effet significatif de l'origine sur l'activité de la citrate synthase (CS) dans les intestins ( $F=40,099$  ;  $p<0,001$ )(Figure 14).

L'activité de la CS est plus élevée pour les poissons 4T que 4X à toutes les températures. Pour les poissons du stock 4T, on observe que l'activité de la citrate synthase est moindre dans les intestins des poissons élevés à 5 °C et 7 °C par rapport à celle des poissons à 1 °C et 3 °C. Par contre pour les poissons 4X, l'activité de la CS ne varie pas pour les poissons élevés à 1 °C, 5 °C et 7 °C, elle est un peu plus élevée pour les poissons élevés à 3 °C (test LSD). On a un effet significatif de l'origine ( $F=192,634$  ;  $p<0,001$ ) ainsi que de la température ( $F=11,730$  ;  $p=0,003$ ) ; par contre l'effet de l'interaction origine-température n'est pas significatif ( $F=1,861$  ;  $p=0,215$ ) (Figure 14).

### **3 – 6 Maturation**

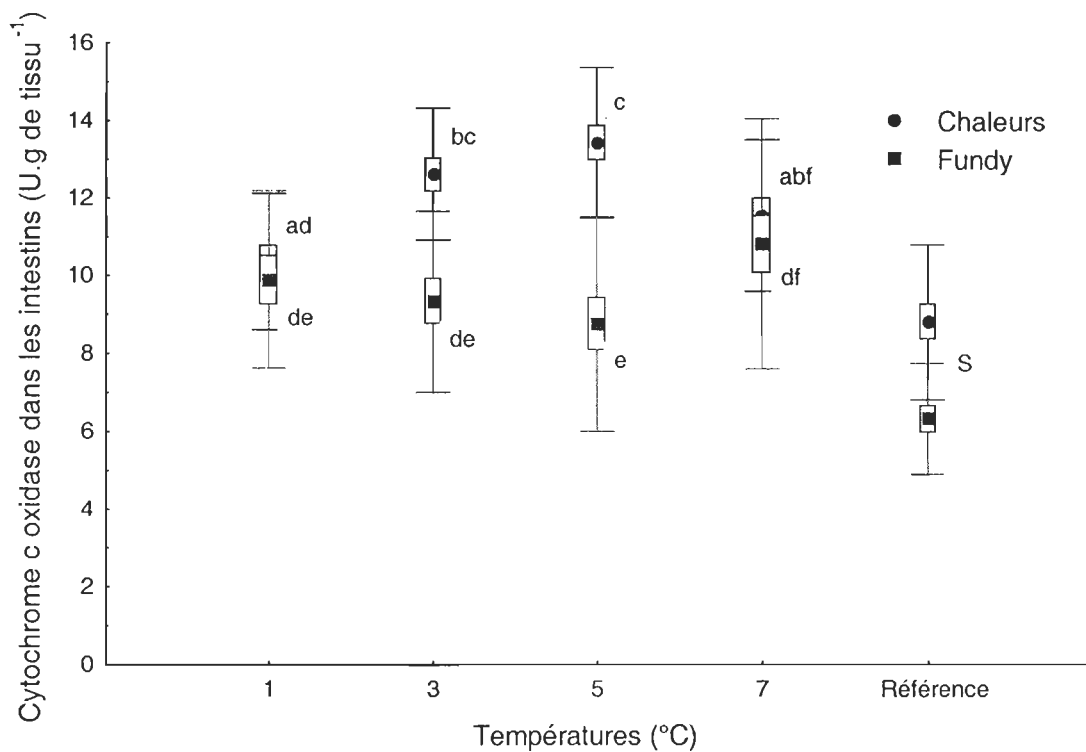
Les poissons ayant un indice gonado-somatique supérieur ou égal à trois sont considérés comme ayant amorcé le processus annuel de maturation sexuelle (Tableau 5).

Le nombre de morues 4T matures est toujours supérieur à celui des morues matures 4X à toutes les températures. Pour le stock 4T, ce nombre augmente très rapidement entre 1 °C et 7 °C, creusant ainsi l'écart avec le stock 4X. Le test de Kruskal-Wallis indique que les morues matures n'ont pas une croissance en longueur significativement différente de celles non matures ( $H=0,677$  ;  $p =0,412$ ), ni une croissance en masse somatique significativement différente ( $F=1,785$  ;  $p=0,184$ ).

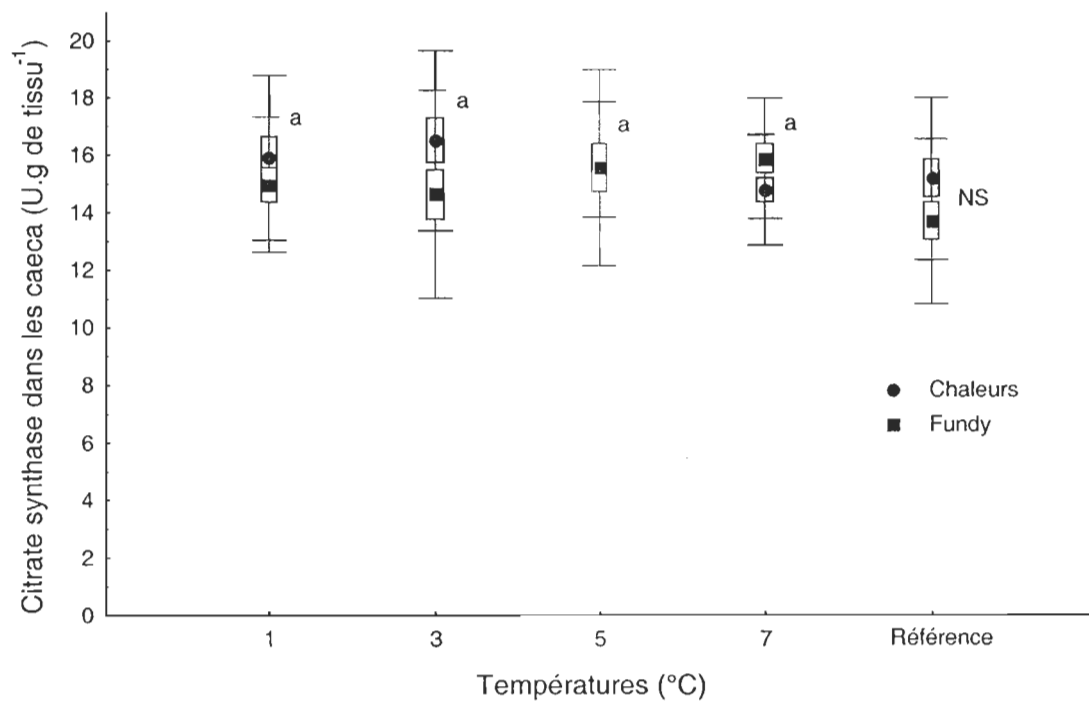


**Figure 11** Activité de la cytochrome c oxidase dans les cæca pyloriques des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des activités, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures, origine confondue. NS signifie qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de référence.

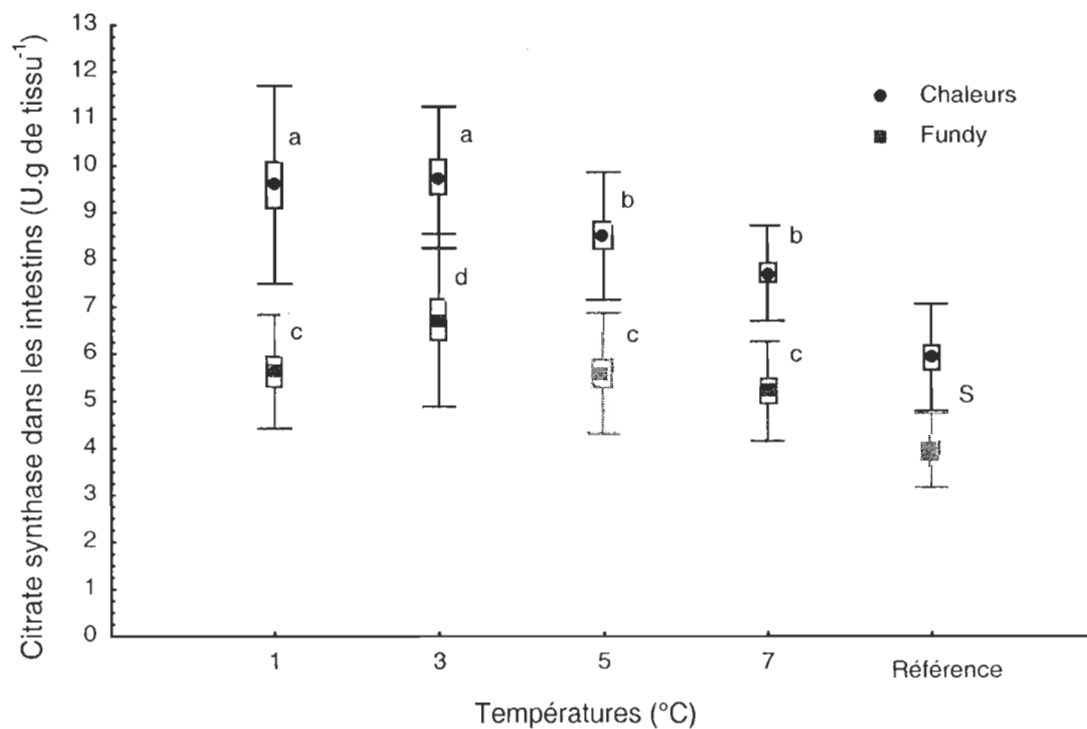




**Figure 12** Activité de la cytochrome c oxidase dans les intestins des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des activités, les rectangles représentent les erreurs-types et les traits verticaux symbolisent les écarts-types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures, origines confondues. S signifie qu'il y a une différence significative entre les deux groupes de référence.



**Figure 13** Activité de la citrate synthase dans les cæca pyloriques des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des activités, les rectangles représentent les erreurs-types et les traits verticaux symbolisent les écarts-types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures, origines confondues. NS signifie qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de référence.



**Figure 14** Activités de la citrate synthase dans les intestins des deux populations de morue et des deux groupes de référence aux 4 températures d'expérience. Les carrés et les ronds représentent les moyennes des activités, les rectangles représentent les erreurs types et les traits verticaux symbolisent les écarts types. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures et les origines. S signifie qu'il y a une différence significative entre les deux groupes de référence.

**Tableau 5** Pourcentage de morues matures ( $IGS \geq 3$ ) dans les deux populations en fonction de la température. A, pourcentage des individus matures par température; B, pourcentage des individus matures par bassin à chaque température; N, nombre de morues matures à chaque température.

Températures (°C)	Baie des Chaleurs (%)		N	Baie de Fundy (%)		N
	A	B		A	B	
1	15,8	20,0 ; 11,1	3	6,7	0,0 ; 16,7	1
3	29,4	30,0 ; 28,6	5	0,0	0,0 ; 0,0	0
5	30,0	20,0 ; 40,0	6	5,6	10,0 ; 0,0	1
7	60,0	70,0 ; 50,0	12	5,0	10,0 ; 0,0	1
Total effectif mature			26			3

## 4 – DISCUSSION

### 4-1 Croissance et indices de masse corporels

Nous avons étudié en laboratoire la croissance de morues provenant de deux stocks d'origine différente, un stock d'eau chaude (baie de Fundy, 4X) et un stock d'eau froide (baie des Chaleurs, 4T) qui expérimentent respectivement des températures moyennes annuelles de 6 °C et 2,5 °C. Cette étude a démontré des différences spécifiques dans les performances de croissance quand les poissons étaient élevés dans un environnement commun. Les performances supérieures des poissons provenant de la baie des Chaleurs sont associées avec un taux de croissance en masse somatique supérieur, une meilleure efficacité de conversion alimentaire et un indice hépato-somatique plus élevé que les poissons de la baie de Fundy.

La température est un déterminant majeur du métabolisme et plus particulièrement de la croissance des poissons (Brett 1979a). La croissance plus rapide des poissons à des hautes températures, lorsque la nourriture n'est pas limitante, est bien documentée. Chez la morue élevée en captivité, la croissance augmente avec la température jusqu'à 14 °C chez les larves (Otterlei. *et al.* 1999) et chez les adultes (Björnsson *et al.* 2001). Brander (1994) a remarqué qu'entre plusieurs stocks de morue de l'Atlantique nord, chaque augmentation de 1 °C de la température ambiante résultait une augmentation de 29% du taux de croissance

entre les stocks (pour des morues de 4 ans). On sait, de plus, que les stocks de morues vivant dans des eaux plus chaudes, au sud de leur distribution, croissent plus vite que les morues des stocks plus nordiques vivant dans des eaux plus froides. Cela a été montré pour 17 stocks de morues de l'Atlantique nord. Il en résulte des différences de poids-à-l'âge très importantes corrélées étroitement à la température du milieu allant de 0,61 kg pour des morues de quatre ans dans le nord du golfe du Saint-Laurent à 7,3 kg dans la mer Celtique (Brander 1994). Lors de nos expériences, les morues ont été sélectionnées au départ en fonction de leur longueur. On observe une augmentation significative des taux de croissance spécifique en longueur et en poids pour les morues des deux stocks aux températures les plus élevées (4,6 fois plus pour 4X et 5,4 fois plus pour 4T entre 1 °C et 7 °C).

Dans notre expérience, sous les mêmes conditions de température et d'alimentation, nous n'observons aucune différence significative des taux de croissance spécifique en longueur entre les deux stocks à chaque température. Par contre, le taux de croissance spécifique en masse somatique diffère et est nettement plus élevé chez les poissons du stock nordique 4T (2,02 fois plus que les morues 4X) à toutes les températures. Ces poissons ont d'ailleurs atteint des taux de croissance en masse similaires à ceux obtenus par Björnsson *et al.* (2001) pour les mêmes températures d'expérience. Ceci indiquerait que les morues 4T seraient mieux adaptées à la croissance à ces températures. Par conséquent, la croissance plus rapide en milieu naturel des morues du stock d'eau chaude ne serait pas le résultat d'une meilleure capacité de croissance génétiquement déterminée. En accord avec

l'hypothèse de Conover, il s'agirait d'une variation phénotypique explicable par des différences de température entre les latitudes. Purchase et Brown (2000) ont obtenu des résultats similaires à notre expérience lors d'une étude de croissance de morues provenant des stocks des Grands Bancs comparées à des morues du golfe du Maine, élevées à deux températures communes. De plus, lorsque les poissons sont nourris à satiété, les deux populations sont affectées de la même façon par les changements de températures : augmentation de la croissance avec la température. Cette observation et le fait que ces morues occupent des environnements thermiques différents suggèrent que la température serait en partie responsable des différences observées dans les taux de croissance de ces deux stocks en milieu naturel, l'activité et la disponibilité en nourriture pouvant également jouer un rôle important (Björnsson 1999). En effet, par extrapolation des données de taux de croissance spécifique en masse somatique, on calcule pour chaque température moyenne annuelle naturelle que ce taux de croissance serait de  $0,35 \text{ \% jour}^{-1}$  à  $2,5 \text{ °C}$  pour les poissons de la baie des Chaleurs et de  $0,48 \text{ \% jour}^{-1}$  à  $6 \text{ °C}$  pour les poissons de la baie de Fundy. Soit un taux de croissance 37 % fois plus élevé pour les poissons de la baie de Fundy.

L'étude des indices carcasso-somatiques (ICS) entre  $1 \text{ °C}$  et  $5 \text{ °C}$  a montré que la proportion de la masse de la carcasse sur la masse somatique totale est la même pour les poissons d'un même stock, quelque soit la température. De plus, à  $7 \text{ °C}$ , on observe une forte augmentation des ICS pour les deux stocks. Les morues ont donc augmenté la masse de leurs organes internes mais aussi dans une plus grande proportion la masse de leur

carcasse, constituée principalement de muscle blanc. A cette température, les ICS des morues 4T ne sont pas significativement différents de ceux des morues 4X alors qu'ils l'étaient pour les groupes de référence. Les morues 4T ont donc subi une plus forte augmentation de leur masse et ce gain de poids se localise plus précisément au niveau de leur carcasse et donc de leur masse musculaire.

On sait que l'indice de condition de Fulton (K) et l'indice hépato-somatique (IHS) sont de bons indicateurs des réserves énergétiques d'un poisson (Lambert et Dutil 1997a). Les indices de condition inférieurs à 1 sont considérés comme « mauvais » pour la morue (Pedersen et Jobling 1989). Toutefois ces seuils ont été redéfinis (Dutil *et al.* 1995 ; Dutil et Lambert 2000). En effet sur le terrain en 1993, très peu d'individus du stock 4T et des stocks nordiques avaient un indice de condition supérieur à 1 (moyenne autour de 0,85) même à la fin de la période d'alimentation à l'automne. L'indice de condition n'était pas le même au début de l'expérience entre les 2 stocks avec un K 1,22 fois supérieur pour les poissons du stock 4X. Elevées en condition d'alimentation optimale, les morues ont amélioré leur K avec la température et les différences entre les stocks se sont estompées. Ceci signifie que les poissons 4T ont réussi une meilleure adaptation en terme de condition à ces basses températures que les poissons 4X.

Par ailleurs, il est connu que l'histoire nutritionnelle des poissons et donc leur condition influencent les performances de croissance futures. Les animaux soumis à une restriction alimentaire (comme cela pourrait être le cas pour nos poissons sur le terrain puis



pendant la période de quarantaine) puis réalimentés à satiété montrent souvent des taux de croissance plus élevés que les animaux nourris à satiété tout le long de l'expérience (Miglavš et Jobling 1989). Ce phénomène associé à des taux élevés d'efficacité de conversion alimentaire est un des signes de croissance compensatoire. Celle-ci est définie comme une augmentation rapide du taux de croissance associée à de meilleures efficacités de conversion alimentaire et à une augmentation de l'ingestion après une période de réalimentation suivant une période de jeûne (Bélanger 2001 et 2002, Nicieza et Metcalfe 1997). Le phénomène de croissance compensatoire pourrait expliquer en partie les résultats obtenus dans cette expérience, notamment pour les poissons 4T. Leurs « mauvais » indices de condition au départ reflètent leur exposition à des pauvres conditions nutritionnelles. Nourries à satiété, les morues 4T ont pu induire un phénomène de croissance compensatoire et obtenir ainsi des indices de condition aussi « bons » que ceux des poissons 4X. Cependant, l'expérience s'est déroulée à la fin de l'été, période d'alimentation la plus active pour le stock 4T (Schwalme et Chouinard 1999) et les morues des deux stocks ont été alimentées deux fois par semaine pendant la période d'acclimatation, de sorte que le phénomène de croissance compensatoire risque moins d'avoir eu une influence marquée sur nos résultats.

Comme l'indice de condition, l'indice hépato-somatique est corrélé positivement à l'état énergétique des morues (Couture *et al.* 1998 ; Dutil. *et al.* 1998). Les IHS n'étaient pas significativement différents au début entre les deux stocks de référence et ils sont représentatifs des valeurs habituellement observées sur le terrain en période de croissance,

du moins chez les morues de 4T (Schwalme et Chouinard 1999). Dans notre expérience, les morues du stock d'eau froide (4T) ont toujours un IHS supérieur à celui des morues 4X et ce, à chaque température (1,30 fois supérieur à 1 °C et 1,22 à 7 °C). Les poissons 4T ont donc eu une stratégie d'allocation d'énergie différente de celle des poissons 4X et sont donc mieux adaptés au stockage de l'énergie dans le foie à ces quatre basses températures. Les poissons du stock 4T vivent à l'état naturel dans un environnement peu productif (Dutil et Brander 2003), et seraient adaptés à accumuler rapidement des réserves lipidiques, riches en énergie, en prévision du jeûne hivernal (Dutil *et al.* 2003). Nous avons aussi obtenu une augmentation similaire des IHS entre 1 °C et 3, 5, 7 °C pour les deux stocks et cela correspond à un meilleur appétit des morues aux plus hautes températures et à un meilleur indice de condition. Ceci suggère que les morues ont été capables d'acquérir et de stocker les réserves lipidiques plus efficacement aux hautes températures de l'expérience. Cependant, chez les deux populations, les IHS n'augmentent pas entre 3 °C et 7 °C. Ce plafonnement des IHS pourrait être associé à une augmentation rapide des dépenses métaboliques entre 3 °C et 7 °C (Hawkins *et al.* 1985) ne permettant plus aux poissons d'augmenter leur capacité de stockage des lipides.

Nos données suggèrent que la taille et donc la masse des cæca pyloriques sont liées au taux de croissance. Les poissons de la baie des Chaleurs (4T) ont des indices cæca-somatiques (ICAS) 1,22 fois plus élevés que les poissons de la baie de Fundy (4X) à toutes les températures pour une croissance 1,97 fois plus élevée. Chez les poissons du groupe de référence il n'y avait pas de différence significative. Des cæca pyloriques plus importants

correspondraient donc à des meilleurs taux de croissance. Stevens et al. (1999) ont montré que des saumons transgéniques traités à l'hormone de croissance, dont l'aire d'échange des cæca étaient 1,2 fois plus grande, grandissaient 1,6 fois plus rapidement que des poissons non transgéniques. Les cæca pyloriques jouent un rôle important principalement au niveau de la digestion par la synthèse et la sécrétion d'enzymes, ainsi qu'au niveau de l'absorption des nutriments (Barrington. 1957). Ils sont le siège principal d'absorption des sucres, des acides aminés et des dipeptides (Stevens *et al.* 1999). Chez la truite, l'absorption dans les cæca est plus importante que celle du tractus gastro-intestinal au complet. Par conséquent, une augmentation de la taille des cæca pyloriques augmente du même coup la capacité digestive et donc la croissance, à travers une élévation de l'activité de synthèse et de sécrétion des enzymes digestives ainsi que de l'absorption. Chez le thon (*Thunnus maccoyii*), l'indice cæca-somatique s'est révélé être un bon indicateur de croissance (Carter *et al.* 1998) et chez les morues, Lemieux *et al.* (1999) ont obtenu une corrélation positive entre le taux de croissance et la masse relative des cæca pyloriques. Il a aussi été montré que l'augmentation du poids de l'intestin chez les morues est corrélée avec une augmentation du taux de croissance (Lemieux *et al.* 1999). Il a été supposé qu'un poids plus élevé d'intestin entraîne une augmentation de la surface d'absorption des nutriments et donc un apport supplémentaire d'énergie qui peut être stockée sous forme de réserve lipidique ou servir à la croissance. En ce qui concerne nos résultats, les données ne sont pas aussi probantes que pour les cæca et nous n'avons pas une relation aussi claire entre la croissance et la taille des intestins. Cependant nous observons une différence très significative entre les indices intestino-somatiques pour le groupe de référence avec un IIS

beaucoup plus élevé pour les poissons 4X, différence que l'on ne retrouvait pas pour les ICAS. Comme il n'y a pas de différence significative d' IIS entre les populations lors de l'expérience et que cet indice diminue avec la température, les valeurs plus élevées du groupe de référence 4X pourraient être reliées à la disponibilité et à l'abondance de nourriture dans le milieu plutôt qu'à la température ou à un déterminant génétique. Les morues du stock d'eau froide 4T ont augmenté leur IIS de 1,37 fois celui du groupe de référence et les morues 4X de 1,22 fois seulement. On peut donc simplement en conclure que les morues du stock d'eau froide ont augmenté leur capacité d'absorption plus efficacement que les poissons 4X à chaque température. Stevens *et al.* (1999) ont montré que des saumons transgéniques traités à l'hormone de croissance, dont l'aire d'échange de l'intestin antérieur était 1,5 fois plus grande, grandissaient 1,6 fois plus rapidement que des poissons non transgéniques. Une plus grande masse relative des intestins permettrait d'augmenter l'absorption (plus de site de transport des nutriments) et une meilleure efficacité de croissance donc une meilleure croissance.

Chez des morues élevées à différents niveaux d'hypoxie, il a été montré que des différences substantielles de taux de croissance étaient entièrement expliquées par des différences dans l'appétit des poissons (Chabot et Dutil 1999). De plus on sait qu'aux basses températures, une morue ajuste la fréquence de ses repas plutôt que la quantité de nourriture ingérée par repas (Waiwood *et al.* 1991). La différence de croissance entre les deux groupes de morues à 1 °C peut être expliquée par un meilleur appétit des poissons 4T et par le fait que plusieurs morues 4X ont jeûné au cours de l'expérience. L'efficacité brute

de conversion alimentaire (ECAM) est statistiquement différente entre les deux stocks de morues avec un écart très important à 1 °C où les poissons 4T ont une valeur d'ECAM positive 2,57 fois supérieure à celle des poissons 4X. De plus, la valeur de l'ECAM augmente avec la température : 3,57 fois pour les poissons 4X entre 1 et 7 °C et 1,82 fois pour 4T essentiellement entre 1 °C et 3,5,7 °C (entre ces 3 températures, les différences d'ECAM ne sont pas significatives). L'ECAM n'est pas statistiquement différente à 7 °C entre 4X et 4T. Les meilleurs taux de croissance de morues du stock d'eau froide semblent donc reliés à la fois à des différences dans l'ingestion et dans l'efficacité brute de conversion alimentaire, ce qui suggère une meilleure performance des cæca et des intestins chez le stock d'eau froide. Notre résultat étaye l'hypothèse que les poissons d'eau froide ont une capacité à améliorer leur ECAM afin d'exploiter au mieux en nature les périodes limitées pendant lesquelles les températures sont favorables à une croissance rapide. Present et Conover (1992) ont montré que des augmentations de l'ECAM et de l'ingestion contribuent à l'augmentation des taux de croissance. De plus, des études précédentes ont montré que des populations nordiques ont augmenté leur ECAM par rapport à des populations du sud chez les capucettes atlantiques (*Menidia menidia* L.) (Present et Conover 1992) et chez les saumons de l'Atlantique (*Salmo salar* L.) élevés en laboratoire à trois températures (Nicieza *et al.* 1994). Nos résultats abondent dans le sens de la validation de l'hypothèse de Conover, mais il convient de les tempérer au regard du phénomène de croissance compensatoire. Des taux élevés d'efficacité de conversion alimentaire peuvent être un des signes de croissance compensatoire. Les ECAM élevées aux hautes températures pourraient en partie être aussi reliées à ce phénomène. Cependant, les morues

n'ont pas subi de réel jeûne pendant la période d'acclimatation avant de passer à un régime à satiété.

Les morues adultes sont complètement matures au cours du printemps dans le nord (Lambert et Dutil. 1997b) et le sud du golfe du Saint Laurent (Schwalme et Chouinard 1999). Comme notre expérience s'est déroulée entre la fin du mois de novembre et la fin janvier, pendant le début de la phase de maturation des gonades, il se peut donc que l'on ait eu des morues à différentes phases de maturation en fin d'expérience. Les résultats nous ont montré que la proportion de morues matures ( $IGS \geq 3$ ) est plus importante pour le stock 4T et ce à toutes les températures avec un écart plus grand à 1 °C par rapport au stock 4X. Cependant, les morues matures n'ont pas une croissance en longueur significativement différente de celles des non matures ( $H=0,677$  ;  $p =0,412$ ), ni une croissance en masse somatique significativement différente ( $F=1,785$  ;  $p=0,184$ ). Ces résultats renforcent l'hypothèse suivant laquelle les morues du stock 4T sont mieux adaptées à ces basses températures car elles maintiennent leur allocation énergétique pour la croissance en augmentant celle allouée à la maturation des gonades.

#### **4-2 Croissance et activités enzymatiques**

Houlihan *et al.* (1988) ont montré que la nutrition augmente le taux de synthèse des protéines et la croissance du poisson entier. Goolish et Adelman (1987) ont suggéré que cette synthèse de protéines durant la croissance requiert un fort apport d'énergie. Un accroissement des capacités aérobies est alors nécessaire. Ils ont montré chez les achigans

(*Micropterus salmoides*) que les taux d'activités des enzymes mitochondriales (en particulier la CCO intestinale) suivaient les taux de croissance pour pouvoir pallier à la demande accrue en ATP.

Les coûts énergétiques pour la synthèse et la sécrétion des enzymes digestives ainsi que le transport des nutriments ont certainement des effets sur les performances de croissance des morues car on a observé des différences significatives dans les activités de la CS et de la CCO dans les intestins entre les deux stocks de poissons. Pour la CCO les différences ne sont significatives qu'à 3 et 5 °C entre les deux stocks. En moyenne, pour toutes les températures les activités de la CCO pour les poissons 4T sont supérieures de 1,24 fois celles des poissons 4X. Foster *et al.* (1993) et Blier *et al.* (1997) ont montré que l'activité de la CCO intestinale n'était pas très sensible au changement de croissance et ne restreignait pas la croissance des morues. A l'inverse, les activités plus élevées de la CS pour les poissons 4T sont significatives à toutes les températures. Les poissons 4T ont des activités de la CS supérieures à celles des poissons 4X de 1,53 fois pour des taux de croissance supérieurs de 2,02. Ceci suggère que la CS dans les intestins est plus sensible que la CCO au changement dans les taux de croissance. Les indices intestino-somatiques suivent les taux de croissance ainsi que les enzymes métaboliques. Ceci suggère que les taux de transport des nutriments sont reliés à la fois à la taille relative des intestins et aux capacités métaboliques du tissu. La meilleure performance de croissance des morues 4T serait donc associée à une capacité métabolique plus élevée de leur tube digestif et, par le fait même, à une meilleure capacité d'absorption. Les activités de la CS, et de la CCO dans

une moindre mesure, dans les intestins seraient donc plus élevées pour les poissons d'eau froide 4T que pour les poissons 4X, particulièrement aux plus basses températures. Ceci suggère une meilleure adaptation aux effets négatifs des basses températures chez le stock d'eau froide et supporte l'hypothèse de Conover.

Contrairement aux indices caeca-somatiques, les activités de la CS et de la CCO dans les caeca n'ont pas montré de réponse significative aux différences de croissance entre les poissons 4X et 4T. Les deux enzymes n'ont pas non plus montré de différence significative entre les températures d'expériences. Pourtant, la synthèse de protéines structurales qui a suivi l'augmentation de la taille des caeca au cours de l'expérience et la sécrétion d'enzymes digestives requièrent beaucoup d'énergie et donc d'ATP. Le fait que les indices caeca-somatiques suivent les taux de croissance à l'inverse des activités enzymatiques du métabolisme aérobie suggère que les taux de sécrétion d'enzymes et d'absorption des nutriments dans les caeca sont reliés plus étroitement à la taille de ces derniers qu'aux capacités métaboliques du tissu. Dans la cellule, la compétition pour l'espace entre les structures anaboliques et cataboliques est telle qu'il est difficile d'augmenter l'une des deux structures sans désavantager l'autre. Une des manières efficaces de pouvoir augmenter rapidement la sécrétion des enzymes digestives est d'augmenter la taille relative du tissu. Des caeca pyloriques plus volumineux par rapport à la taille du poisson permettraient au tissu d'avoir une meilleure capacité de synthèse des enzymes digestives.



La variation à contre-gradient est un phénomène qui semble très répandu dans le milieu animal. Conover (1990) a montré des évidences de telles variations en nature chez plusieurs espèces de poissons dont l'alose (*Alosa sapidissima*), le bar d'amérique (*Morone saxatilis*), le choquemort (*Fundulus heteroclitus*). Des schémas similaires dans les capacités de croissance ont des bases génétiques chez la capucette d'Amérique (*Menidia menidia*) et les données sur le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) et l'achigan (*Micropterus salmoides floridanus*) supportent l'hypothèse de la variation à contre-gradient. Les différences trouvées entre les deux stocks vont dans le même sens que les autres études d'autres auteurs estimant les différences génétiques parmi les populations de morues de l'Atlantique nord élevées en milieu commun. Notre étude confirme la présence d'une variation à contre-gradient pour les morues des deux stocks 4X et 4T. Toutes ces études suggèrent que les morues de stocks différents sont fortement adaptées aux conditions environnementales auxquelles elles sont exposées.

#### **4-3 Conclusion**

Cette étude a identifié certains des effets des basses températures sur la capacité de croissance, l'efficacité de conversion alimentaire et l'allocation de l'énergie chez des morues adultes provenant de deux stocks différents. Par ailleurs elle a permis de confirmer l'existence d'une variation à contre-gradient des taux de croissance parmi les morues de ces deux stocks. Les différences de taux de croissance des morues d'eau chaude en milieu

naturel ne seraient pas dues à des capacités génétiques accrues pour la croissance. Les différences apparentes entre les taux de croissance, les indices de condition et les indices hépato-somatiques des morues de l'expérience suggèrent des différences génétiques entre les stocks.

Pour favoriser l'exploitation durable et mieux prévoir l'impact des changements climatiques, il faut développer des modèles bioénergétiques incorporant les variables environnementales et les patrons d'allocation de l'énergie pour l'espèce considérée. Dans le cas de la morue, un tel modèle devrait prendre en compte les différences entre les stocks en terme d'adaptation à la température du milieu. En effet, les poissons de stocks différents réagiraient dans le même sens aux changements de température (par exemple une augmentation du taux de croissance avec une augmentation de la température), mais cette augmentation ne serait pas la même à une température donnée ce qui nécessiterait de calibrer le modèle pour chacun des stocks.

## 5 – Bibliographie

- Barrington E.J.W.** (1957). *In* : Metabolism. Ed by Brown M.E. Academic Press. New York. 1: 109-161.
- Bélangier F., Blier P.U., et Dutil J.-D.** (2002). Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 26: 121-128.
- Bélangier F.** (2001). Effet de la durée du jeûne sur les capacités de croissance de la morue franche (*Gadus morhua*). *Mémoire de maîtrise*. Université du Québec à Rimouski. Rimouski.
- Björnsson B.** (1999). Is the growth rate of Icelandic cod (*Gadus morhua*) food-limited ? A comparaison between pen-reared cod and wild cod living under similar thermal conditions. *Rit Fiskideildar*. 16: 271-279.
- Björnsson B. et Steinarsson A.** (2002). The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences*. 59: 2099-2111.
- Björnsson B., Steinarsson A., et Oddgeirsson M.** (2001). Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*. 58: 29-38.
- Black D. et Love R.M.** (1986). The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of Comparative Physiology B*. 156: 469-479.

- Blier P.U., Pelletier D., et Dutil J.-D.** (1997). Does aerobic capacity set a limit on fish growth rate ? *Reviews in Fisheries Science*. 5(4): 323-340.
- Brander K.M.** (1994). Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. *ICES Marine Science Symposia*. 198: 406-413.
- Brander K.M.** (1995). The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*. 52: 1-10.
- Brett J.R.** (1979a). Environmental factors and growth. In *Fish Physiology*. Ed by Hoar W.S. Randall D.J., and Brett J.R. Academic Press. New York. 8: 599-675.
- Brett J.R.** (1979b). Environmental factors and growth. In *Fish Physiology*. Ed by Hoar W.S. Randall D.J., and Brett J.R. New York. 8: 279-352.
- Bullock T.H.** (1955). Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 30: 311-342.
- Campana S.E., Mohn R.K., Smith S.J., et Chouinard G.A.** (1995). Spatial implications of a temperature-based growth model for Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the eastern coast of Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2445-2456.
- Carter C.G., Seeto G.S., Smart A., Clark S., et van Barneveld R.J.** (1998). Correlates of growth in farmed juvenile southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* (Castelnau). *Aquaculture*. 161: 107-119.

- Chabot D. et Dutil J.-D.** (1999). Reduced growth of Atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. *Journal of Fish Biology*. 55: 472-491.
- Conover D.O.** (1990). The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient variation. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119: 416-430.
- Conover D.O. et Present T.M.C.** (1990). Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecologia*. 83: 316-324.
- Conover D.O., Brown J.J., et Ehtisham A.** (1997). Countergradient variation on growth of young striped bass (*Morone saxatilis*) from different latitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 2401-2409.
- Conover W.J.** (1980). Practical nonparametric statistics. John Willey (2ème ed). New York. 493 p.
- Conover W.J. et Iman R.I.** (1981). Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The American Statistician*. 35(3): 124-129.
- Couture P., Dutil J.-D., et Guderley H.** (1998). Biochemical correlates of growth and condition in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1591-1598.
- Dahle R., Taranger G.L., et Norberg B.** (2000). Sexual maturation and growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) reared at different light intensities. *Reproductive Physiology of Fish*. 336p.

- Dehnel P.H.** (1955). Rates of growth of gastropods as a function of latitude. *Physiological Zoology*. 28: 115-144.
- Dutil J.-D. et Brander K.M.** (2003). Comparing productivity of North Atlantic cod stocks and limits to growth production. *Fisheries Oceanography*. 12: 502-512.
- Dutil J.-D. et Lambert Y.** (2000). Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 826-836.
- Dutil J.-D., Lambert Y., et Chabot D.** (2003). Winter and spring changes in condition factor and energy reserves of wild cod compared with changes observed during food-deprivation in the laboratory. *ICES Journal of Marine Science*. 60: 780-786.
- Dutil J.-D., Lambert Y., Chouinard G.A., et Fréchet A.** (1995). Fish condition: what should we measure in cod (*Gadus morhua*)? *Atlantic Fisheries Research Document*. 95(11): 26p.
- Dutil J.-D., Castonguay M., Gilbert D., et Gascon D.** (1999). Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St. Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1818-1831.
- Dutil J.-D., Castonguay M., Gilbert D., et Gascon D.** (2000). Production analyses for cold-water and warm-water stocks and their use to predict surplus production. *Institut Maurice Lamontagne*. Mont-Joli.

- Dutil J.-D., Lambert Y., Guderley H., Blier P.U., Pelletier D., et Desroches M.** (1998). Nucleic acids and enzymes in Atlantic cod (*Gadus Morhua*) differing in condition and growth rate trajectories. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 788-795.
- Edwards R.R.C., Finlayson D.M., et Steele J.H.** (1972). An experimental study of the oxygen consumption, growth and metabolism of the cod (*Gadus morhua* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 8: 299-309.
- Fauconneau B.** (1985). Protein synthesis and protein deposition in fish. *In* : Nutrition and Feeding in Fish. Academic Press. New York. 17-47.
- Foster A.R., Hall S.J., et Houlihan D.F.** (1993). The effects of temperature acclimation on organ/tissue mass and cytochrome c oxidase activity in juvenile cod (*Gadus morhua*). *Journal of Fish Biology*. 42: 947-957.
- Fry F.E.J.** (1971). The effects of environmental factors on the physiology of fish. *In* : Fish physiology. Hoar W.S. Randall D.J. Academic press. London. 1-98.
- Goolish E.M. et Adelman J.R.** (1987). Tissue specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth. *Physiological Zoology*. 60: 454-464.
- Guderley H., Dutil J.-D., et Pelletier D.** (1996). The physiological status of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the wild and the laboratory: estimates of growth rates under field conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 550-557.

- Hammil M. et Stenson G.B.** (2000). Estimated prey consumption by harp seals (*Phoca grænlandica*), hooded seals (*Cystophora cristata*), grey seals (*Halichærus grypus*) and harbour seals (*Phoca vitulina*) in Atlantic Canada. *Journal of the Northwest Atlantic Fisheries Science*. 26: 1-23.
- Hawkins A.D., Soofiani N.M., et Smith G.W.** (1985). Growth and feeding of juvenile cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*. 42: 11-32.
- Hochachka P.W. et Somero G.N.** (1984). Biochemical Adaptation. Princeton University Press. New Jersey. 538 p.
- Holdway D.A. et Beamish F.W.H.** (1984). Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 81: 147-170.
- Houlihan D.F., Hall S.J., Gray C., et Noble B.S.** (1988). Growth rates and protein turnover in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 951-964.
- Hunt von Herbing I., Boutilier R.G., Miyake T., et Hall B.K.** (1996). Effects of temperature on morphological landmarks critical to growth and survival in larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Marine Biology*. 124: 593-606.
- Hutchings J.A. et Myers R.A.** (1994). What can be learned from the collapse of a renewable resource ? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51: 2126-2146.



- Jensen A.J.** (1979). Energy content analysis from weight and liver index measurements of immature pollock (*Pollachius virens*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 36: 1207-1213.
- Jobling M.** (1988). A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed condition. *Aquaculture*. 70: 1-19.
- Jobling M., Meloey O.H., Santos J., et Christiansen B.** (1994). The compensatory growth response of the Atlantic cod : Effects of nutritional history. *Aquaculture International*. 2(2): 75-90.
- Krohn M.M. et Kerr S.R.** (1997). Declining weight-at-age in northern cod and the potential importance of the early years and size-selective fishing mortality. *Scientific Council Studies. NAFO*. 29: 43-50.
- Lambert Y. et Dutil J.-D.** (1997a). Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54 (Suppl. 1): 104-112.
- Lambert Y. et J.-D. Dutil.** (1997b). Condition and energy reserves on Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St. Lawrence stock. *Reprinting from Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54(10): 2388-2400.

- Lambert Y. et Dutil J.-D.** (2001). Food intake and growth of adult Atlantic cod (*Gadus morhua*L.) reared under different conditions of stocking density, feeding frequency and size-grading. *Aquaculture*. 192: 233-247.
- Lambert Y., Dutil J.-D., et Munro J.** (1994). Effects of intermediate and low salinity conditions on growth rate and food conversion of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51(7): 1569-1576.
- Lemieux H., Blier P.U., et Dutil J.-D.** (1999). Do digestive enzymes set a physiological limit on growth rate and food conversion efficiency in the Atlantic cod (*Gadus morhua*) ? *Fish Physiology and Biochemistry*. 20: 293-303.
- Levins R.** (1969). Thermal acclimatation and heat resistance in *Drosophila* species. *American Naturalist*. 103: 483-499.
- Lonsdale D.J. et Levinton J.S.** (1985). Latitudinal differentiation on copepod growth : an adaptation to temperature. *Ecology*. 66: 1397-1407.
- Love R.M.** (1970). The chemical biology of fishes. Academic Press. New York.
- Miglavs I. et Jobling M.** (1989). Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth. *Journal of Fish Biology*. 34: 947-957.
- Myers R.A., Hutchings J.A., et Barrowman N.J.** (1997). Why do fish stocks collapse ? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*. 7(1): 91-106.

- Nicieza A.G. et Metcalfe N.B.** (1997). Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology*. 78:2385-2400.
- Nicieza A.G., Reiriz L., et Brana F.** (1994). Variation in digestive performance between geographically disjunct populations of Atlantic salmon: countergradient in passage time and digestive rate. *Oecologia*. 99: 243-251.
- Ogata H.Y., Oku H., et Murai T.** (2002). Growth, feed efficiency and feed intake of offspring from selected and wild Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Aquaculture*. 211: 183-193.
- Otterlei E., Nyhammer G., Folkvord A., et Stefansson S.O.** (1999). Temperature- and size-dependent growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) : a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 2099-2111.
- Pedersen T. et Jobling M.** (1989). Growth rates of large, sexually mature cod, *Gadus morhua*, in relation to condition and temperature during an annual cycle. *Aquaculture*. 81: 161-168.
- Pelletier D., J.-D. Dutil, P.U. Blier, et Guderley H.** (1994). Relation between growth rate and metabolic organization of white muscle, liver and digestive tract in cod, *Gadus morhua*. *Journal of Comparative Physiology*. 164B: 173-190.
- Present T.M. et Conover D.O.** (1992). Physiological basis of latitudinal growth differences in *Menidia menidia* : variation in consumption or efficiency ? *Functionnal Ecology*. 6: 23-31.

- Purchase C.F. et Brown J.A.** (2000). Interpopulation differences in growth rates and food conversion efficiencies of young Grand Banks and Gulf of Maine Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57: 2223-2229.
- Rice J.R.** (1997(March 3-5)). Proceedings of the workshop on cod stock components. St John's, Newfoundland, *Canadian Stock Assessment Proceedings Series*.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T., et Cook D.** (1999). A review of the evidence for genetic structure of cod (*Gadus morhua*) population in the NW Atlantic and population affinities of larval cod off Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research*. 43: 79-97.
- Schwalme K. et Chouinard G.A.** (1999). Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*. 56: 303-319.
- Scott W.B. et Scott M.G.** (1988). Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*. 219p.
- Stevens E.D., Wagner G.N., et Sutterlin A.** (1999). Gut morphology in growth hormone transgenic Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*. 55: 517-526.
- Swain D.P., Sinclair A.F., Castonguay M., Chouinard G.A., Drinkwater K.F., Fanning L.P., et Clark D.S.** (2003). Density-versus temperature-dependent growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Fisheries Research*. 59: 327-341.

- Thibault M., Blier P.U., et Guderley H.** (1997). Seasonal variation of muscle metabolic organization in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 16(2): 139-155.
- Trippel E.A., Morgan M.J., Fréchet A., Rollet C., Sinclair A., Annand C., Beanlands D., et Brown L.** (1997). Changes in age and length at sexual maturity of northwest Atlantic cod, Haddock and Pollock stocks, 1972-1995. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2157: 120p.
- Waiwood K.G., Smith S.J., et Petersen M.R.** (1991). Feeding of Atlantic cod (*Gadus morhua*) at low temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 824-831.
- Yaragina N.A. et Marshall C.T.** (2000). Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*. 57: 42-55.