

Génétique de l'adaptation comportementale des animaux aux conditions d'élevage : le cas des productions bovines, porcines, avicoles et aquacoles

L. CANARIO^{1,2}, S. MIGNON-GRASTEAU³, M. DUPONT-NIVET^{4,5}, F. PHOCAS^{4,5}

¹ INRA, UMR 0444 Laboratoire de Génétique Cellulaire, F-31326 Castanet-Tolosan, France

² ENV Toulouse, UMR Génétique Cellulaire, F-31076 Toulouse, France

³ INRA, UR 0083 Station de Recherches Avicoles, F-37380 Nouzilly, France

⁴ INRA, UMR 1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78352 Jouy-en-Josas, France

⁵ AgroParisTech, UMR Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-75231 Paris, France

Courriel : Laurianne.Canario@toulouse.inra.fr

La capacité d'adaptation des animaux aux modifications de l'environnement contribue au maintien de leur niveau de performances dans des conditions d'élevage et sous des climats variables. Le comportement animal, qui est à la fois un indicateur d'adaptation et de bien-être et qui présente une variation génétique importante, peut être intéressant à exploiter dans le cadre des programmes d'amélioration génétique afin de contribuer à promouvoir des systèmes de production qui concilient bien-être animal et efficacité de production.

Face aux enjeux économiques, écologiques et nutritionnels du 21^{ème} siècle, seul un nombre limité d'espèces et de populations sélectionnées intra-espèce est utilisé pour assurer la majeure partie des productions animales dans des systèmes de production et sous des climats très variés (FAO 2006). Dans ce contexte, les animaux qui ont une meilleure capacité d'adaptation s'ajustent plus facilement aux variations des conditions d'élevage et aux évolutions des caractéristiques de l'environnement comme celles pressenties avec le réchauffement climatique. La capacité d'adaptation des animaux met en jeu des processus de résilience au stress permettant d'être robuste, c'est-à-dire de conserver un haut niveau de production en dépit de variations environnementales (Knap 2005). Cette notion de robustesse est un élément clé pour le développement d'objectifs de sélection en faveur d'une agriculture durable et respectueuse du bien-être animal.

Les changements de comportement révèlent l'existence de contraintes que les animaux rencontrent dans leur environnement de production. Les stratégies comportementales qu'un animal peut adopter dépendent de facteurs environnementaux (la disponibilité alimentaire, la densité, le système dans lequel il est élevé...), de ses relations plus ou moins proches et plus ou moins facilitées avec

les congénères, la progéniture et l'homme ; et aussi de facteurs intrinsèques qui façonnent son tempérament. Le tempérament correspond ici à des patrons cohérents d'émotions et de réponses comportementales de l'animal lorsqu'il est confronté à diverses situations potentiellement stressantes (Boissy *et al* 2007). Ainsi, la variabilité de réponse comportementale entre individus d'une même population peut être grande.

Le comportement des animaux de production est rarement pris en compte dans les programmes d'amélioration génétique. Pourtant, lorsque les exigences de production obligent l'animal à investir trop d'énergie, il devient incapable de s'adapter efficacement à un environnement changeant et/ou à de nouvelles pressions de sélection. Au cours des dernières décennies, la sélection génétique visant à accroître les performances zootechniques s'est faite aux dépens des capacités d'adaptation comportementale à des modifications des systèmes de production (Rauw 2007). Des dispositifs de recherche en génétique du comportement sont développés pour tester des stratégies qui permettraient d'améliorer les capacités d'ajustement comportemental des animaux à leur environnement d'élevage. Ces stratégies permettraient de limiter les problèmes comportementaux que les approches tradition-

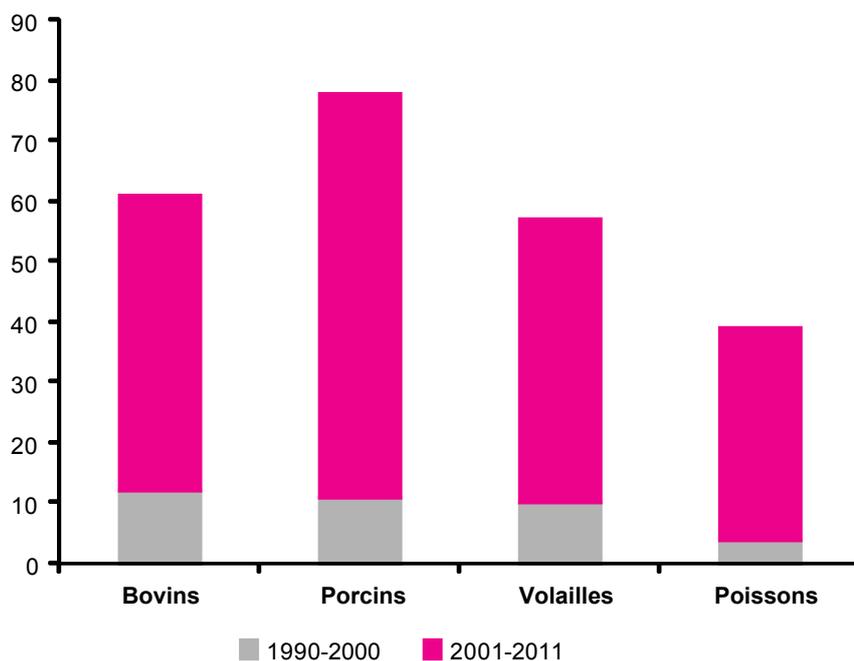
nelles d'amélioration génétique combinées à des améliorations des conduites d'élevage ne peuvent pas résoudre.

Ces études se sont beaucoup développées depuis le début des années 2000 (figure 1). Le nombre de publications a augmenté chez les bovins et les porcins, mais dans une moindre proportion que chez les poissons et les volailles. Il y a une dizaine d'années, plusieurs synthèses sur la génétique de l'adaptation des bovins (Boissy *et al* 2002), porcins (Mercat et Mormède 2002), volailles (Mignon-Grasteau et Faure 2002) et des poissons (Vandeputte et Prunet 2002) ont souligné l'existence d'une variation importante de la réponse comportementale entre races et intra-race. Les connaissances génétiques sur ces caractères (héritabilité, corrélations génétiques) ont beaucoup progressé. La détection de régions du génome associées à l'expression du comportement (« *Quantitative Trait Loci* » – QTL) est potentiellement une approche puissante pour comprendre la génétique de l'adaptation, mais la proportion de QTL détectés pour des caractères de comportement est encore faible ; elle représente moins de 3% des QTL détectés dans chacune de ces quatre productions (<http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index>).

Cet article fait la synthèse de l'avancée des connaissances sur les compo-

Figure 1. Nombres de publications scientifiques en génétique du comportement appliquée aux productions bovines, porcines, avicoles et aquacoles.

Source : Web of Science <http://apps.webofknowledge.com/> - accès le 15/02/12.



santes génétiques de caractères associés à l'adaptation comportementale des animaux dans les principales productions animales, en se référant aux travaux cités dans Canario *et al* (2013). L'accent est mis sur les résultats analogues entre les quatre productions citées ci-dessus. Les héritabilités pertinentes pour la comparaison sont résumées dans le tableau 1. Les corrélations mentionnées sont génétiques, c'est-à-dire qu'elles se rapportent à l'association génétique estimée entre un caractère de production et un caractère comportemental.

La première partie de cet article décrit les modifications observées du comportement en réponse à la sélection, puis dans la deuxième partie, nous traiterons des aspects génétiques de l'adaptation comportementale en distinguant l'activité globale, la sensibilité au stress et les relations sociales avec les congénères, les jeunes et l'homme. Dans la troisième partie, nous formulerons des recommandations sur l'intégration de caractères comportementaux dans les schémas d'amélioration génétique dans ces quatre productions.

1 / Sélection et évolution du comportement des animaux de production

La domestication et la sélection génétique ont conduit à des modifications du comportement des animaux dans des proportions variables selon le nombre

de caractères sélectionnés et la pression de sélection exercée sur chacun d'eux. Certaines caractéristiques comportementales, si elles sont favorisées de façon extrême, peuvent réduire la capacité d'adaptation des animaux. Par exemple, la taille et la densité des groupes ont été augmentées à outrance chez les poules pondeuses qui présentent désormais des difficultés d'adaptation à la socialité, mesurées par une diminution de la motivation à rejoindre des congénères suite à une disruption du lien social, voire par une tendance à les agresser (Väisänen *et al* 2005). Dans ce chapitre, nous présenterons les évolutions de comportement observées en réponse à la domestication, puis à la sélection génétique des caractères de production, en soulignant le cas particulier de l'efficacité alimentaire, un critère phare dont l'amélioration génétique peut être préjudiciable au bien-être animal du fait de son impact négatif attendu sur la capacité de réaction au stress.

Les espèces domestiquées ont de moindres niveaux d'activité que leurs ancêtres, mis à part les poissons dont la récente domestication semble néanmoins diminuer la réponse de peur. Celle-ci peut être mesurée par la distribution des poissons dans la colonne d'eau, soit leur répartition entre le fond et la surface du bassin dans lequel ils sont testés, et leur réaction locomotrice face à un risque simulé de prédation (Einum et Fleming 1997, Johnsson *et al* 2001 chez le saumon ; Lepage *et al* 2000, Sundstrom *et al* 2004 chez la truite). Chez le poulet

de chair, la dinde et la vache laitière, la sélection génétique provoque des modifications de l'activité globale et du système musculo-squelettique qui engendrent une prédisposition génétique accrue aux troubles locomoteurs ; troubles dont l'ampleur ne cesse de s'accroître avec le progrès génétique réalisé sur la croissance (Le Bihan-Duval *et al* 1996, Løvendhal et Munksgaard 2005, Nestor *et al* 2008) en interaction avec des facteurs environnementaux tels que la qualité des sols. Sur le plan génétique, les difficultés de locomotion sont corrélées négativement avec la croissance chez le porc ($r_g = -0,12 / -0,24$; Serenius *et al* 2001) et avec la production laitière chez les bovins laitiers ($r_g = -0,24 / -0,48$; revue de Ingvarsen *et al* 2003), mais positivement avec la vitesse de croissance chez des poulets de chairs issus de populations sélectionnées intensément pour cette performance ($r_g = 0,31 / 0,37$; Quinton *et al* 2011).

Les animaux de production sélectionnés pour la croissance ont une consommation alimentaire supérieure. Les poulets de chair de race pure illustrent un cas extrême où la sélection a augmenté l'appétit dans de telles proportions que les reproducteurs doivent être restreints en alimentation pour préserver leur capacité de reproduction (Beaumont *et al* 2010). Cette sélection est sans doute associée à une modification du comportement alimentaire des mammifères, avec une accélération de la vitesse d'ingestion et une augmentation de la durée des repas (figure 2a). Zhang *et al* (2009) ont identifié un QTL pour le nombre de visites à l'automate d'alimentation qui serait co-localisé avec un QTL de croissance chez le porc. Mambrini *et al* (2004) ont mis en évidence chez la truite fario une augmentation de l'activité alimentaire avec une modification du rythme journalier en réponse à la sélection pour la croissance. En revanche, les corrélations génétiques entre croissance et comportement alimentaire sont faibles chez le poulet de chair.

Les corrélations génétiques entre durée d'alimentation et consommation alimentaire sont nulles à positives chez les mammifères (Labroue *et al* 1997, Nkrumah *et al* 2007). Chez le porc, Zhang *et al* (2009) ont montré que le comportement et la consommation alimentaires sont associés à des régions différentes du génome. Par ailleurs, chez les bovins et les porcins, la vitesse d'ingestion est corrélée positivement avec la croissance (figure 2b), mais est défavorablement associée à la qualité de la viande. La durée d'alimentation et la vitesse d'ingestion sont faiblement et négativement corrélées à l'état d'engraissement dans ces deux espèces (Labroue *et al* 1997, Robinson et Oddy 2004). Notons que la

Tableau 1. Comparaison entre espèces des héritabilités et régions du génome identifiées (QTL) pour l'activité générale en ferme et la réponse comportementale des animaux à des modifications de l'environnement (d'après Canario et al 2013). Les numéros entre crochets se rapportent aux références citées en Annexe 1. Les valeurs séparées par / indiquent une gamme de variation entre les 2 valeurs extrêmes d'héritabilité. Celles séparées par un tiret indiquent que seulement 2 estimations sont rapportées.

SITUATION	Comportement		Bovins A : Allaitants L : Laitiers	Porcins	Volailles P : Poules pondeuses C : Poulets de chair
	CLASSE	Mesure / Précision			
Réaction à l'isolement en environnement nouveau					
OPEN-FIELD	LOCOMOTION	déplacement	A : 0,23 [1] L : QTL [2]	QTL [3]	C : 0,36 [4] P : 0,49 [5]
	EXPLORATION	environnement objet nouveau		QTL [3] 0 [7]	P : QTL [6] C : 0,18 [8] P : QTL [6]
Activité générale en ferme					
ACTIVITE EN FERME	POSTURE	coucher	L : 0,01 [9]	QTL [10]	
		assis/debout	L : 0,14 - 0,23 [9]	0,43 [11]	P : 0,33 [12]
	LOCOMOTION	allure ou boiterie	A : 0,14 [13]	0,01 - 0,40 [14 15 16 17]	C : 0,25 [21]
			L : 0,01 - 0,22 [18 19 20]	QTL [10]	
	EXPLORATION	environnement		QTL [10]	P : 0,13/ 0,30 [4]
	ALIMENTATION	durée		A : 0,28 - 0,36 [22 23]	0,36 - 0,44 [24 25]
			L : 0,14 [9]	QTL [10]	
fréquence			A : 0,38 [22]	0,43 [24 25] QTL [27 28]	C : 0,54 - 0,58 [26]
	vitesse	A : 0,51 [23]	0,44/0,50 [25 29]	0,44 - 0,58 [26]	
Interactions sociales avec les congénères					
2 A 2	DOMINANCE	score	A : 0,20 - 0,36 [13 30]	0,12 [7]	
EN FERME [GROUPE]	AGRESSION	attaque non violente		0,09 - 0,32 [31 32]	C : 0,19 [8] P : QTL [33]
		être attaqué		0,02 [34]	P : 0,08 - 0,18 [5 34 35] C : 0,25 [8] P : 0,02 [5]
Comportement maternel					
SEPARATION	REACTIVITE	déplacement	A : 0,32 - 0,36 [1 36]	0,08 - 0,16 [32 37 38]	
ACTIVITE EN FERME	APTITUDE MATERNELLE	protection	A : 0,09 - 0,42 [39 40]		
Réactivité vis-à-vis d'une contrainte exercée par l'homme					
EN CAGE	LOCOMOTION		A : 0,14 - 0,36 [41]	0,23/ 0,30 [42]	
SUR LE DOS	FUITE		A : QTL 6 [41]		
	IMMOBILITE		A : 0 - 0,33 [43 45]	0,49 [7]	P : 0,28 [44]
	FUITE			0,53 [7]	P : QTL 2 [46]
TRAITE EN FERME	FUITE	temps vitesse	L : 0,49 [22]	0,14 - 0,17 [47]	
			L : 0,11 - 0,44 [48 43]		

fréquence des visites/repas et la vitesse d'ingestion ont une héritabilité supérieure à celle de la durée des visites/repas (min $h^2 = 0,38$; max $h^2 = 0,58$; tableau 1).

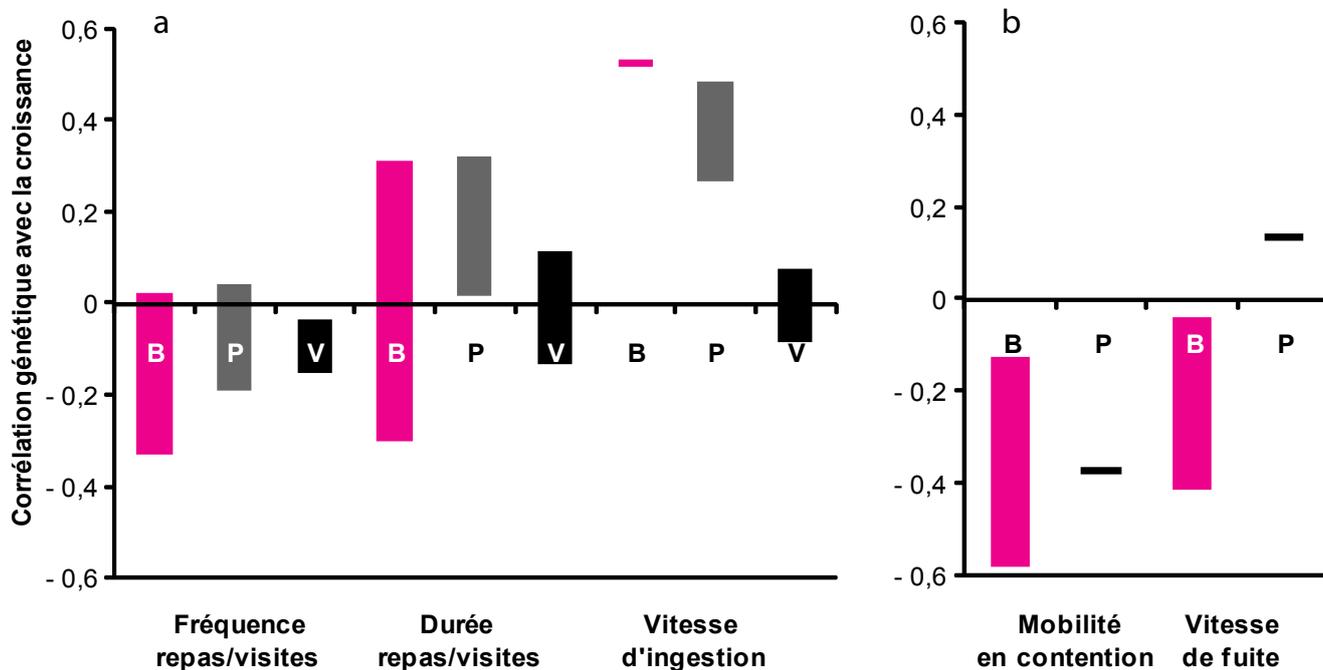
Les corrélations génétiques avec l'efficacité alimentaire, mesurée par l'indice de consommation, à savoir la quantité d'aliment ingérée par rapport au gain de poids, indiquent que la sélection pour une diminution de cet indice tend à

diminuer la durée des repas dans les 3 espèces terrestres (figure 3). La prise en compte concomitante de caractères associés à la vitesse de croissance et à l'efficacité alimentaire dans les programmes d'amélioration génétique tendrait à limiter les modifications du comportement alimentaire, comme Howie *et al* (2011) l'ont montré en comparant des lignées de poulet de chair ayant subi différentes intensités de sélection.

Bien que les relations génétiques soient encore assez mal connues entre les comportements sociaux et les caractères de production (Canario *et al* 2013), il est établi que la sélection génétique qui vise à améliorer les performances zootechniques des animaux a des répercussions, favorables ou défavorables, sur ces comportements. Ainsi, la sélection pour une maturité sexuelle précoce et une plus grande production d'œufs augmente

Figure 2. Gamme de corrélations génétiques (min-max) estimées dans la littérature entre la croissance des animaux et leur comportement alimentaire (a) et leur peur de l'homme (b) chez les bovins (B), porcins (P) et volailles (V ; poulet de chair). Données fournies dans Canario et al (2013).

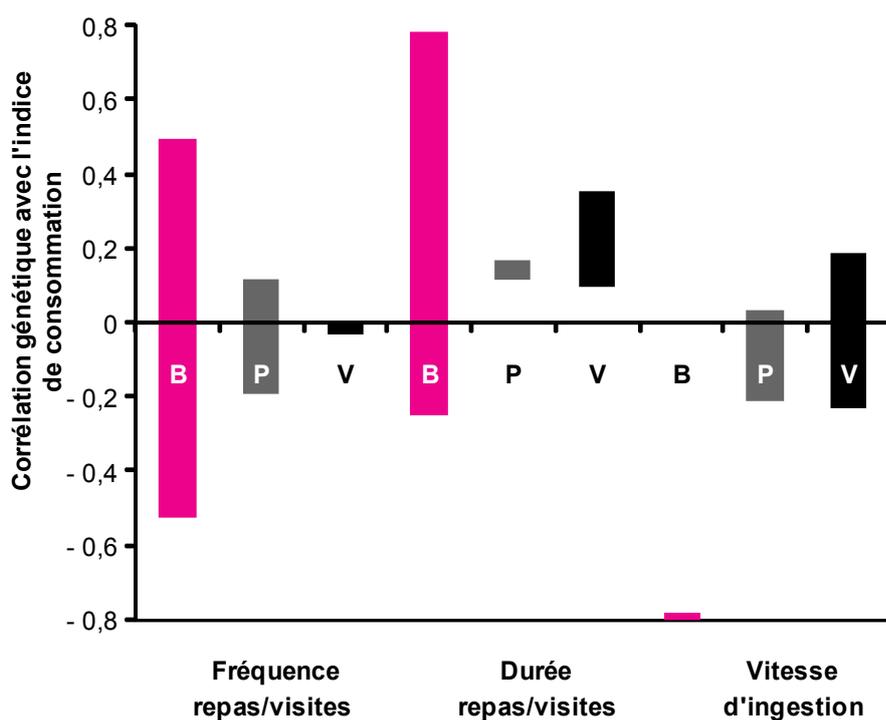
Nombre d'estimations et références : (a) B : N = 1 ou 2 (Robinson et Oddy 2004, Nkrumah et al 2007) ; P : N = 3 (von Felde et al 1996, Labroue et al 1997) ; V : N = 4 (Howie et al 2011). (b) B : mobilité N = 5 vitesse N = 4 (Nkrumah et al 2007, Hoppe et al 2010) ; P : N = 1 mobilité (Holl et al 2010), vitesse (Jones et al 2009).



l'agressivité des poules qui se traduit par davantage de picage des congénères et de cannibalisme (Craig et al 1975, Kjaer et Mench 2003). C'est ce qui a conduit à généraliser l'époinçage du bec pour limiter les dommages causés, mais pour des raisons éthiques évidentes, cette solution n'est pas acceptable à long terme. De même, chez les poissons, on observe parfois une corrélation positive entre croissance et agressivité (e.g. Hutingford et al 1990), mais l'expérience menée par Boujard et al (2006) sur des lignées sélectionnées de truites fario n'a pas montré d'augmentation de la compétition pour l'aliment en réponse à la sélection pour la croissance. La sélection génétique qui vise à réduire l'adiposité pour produire une viande maigre aurait augmenté l'excitabilité et la sensibilité générale des animaux au stress (Grandin et Deesing 1998 chez les bovins ; Väisänen et Jensen 2003, Huff et al 2007, Mormède et al 2011 chez les porcins). La sélection génétique ne semble pas avoir de répercussion négative sur l'agressivité des vaches allaitantes (Gauly et al 2001, Phocas et al 2006). Néanmoins, les corrélations génétiques entre croissance et agressivité envers les congénères peuvent varier entre études, selon le caractère mesuré et l'environnement dans lequel évolue l'animal au moment de la mesure (e.g. chez les porcins), (Canario et al 2013). La sélection pour la croissance diminue également la

Figure 3. Gamme de corrélations génétiques (min-max) estimées dans la littérature entre l'indice de consommation des animaux et leur comportement alimentaire, chez les bovins (B), porcins (P) et volailles (V ; poulet de chair). D'après les données fournies dans Canario et al (2013).

Nombre d'estimations et références. B : N = 1 ou 2 (Robinson et Oddy 2004, Nkrumah et al 2007) ; P : N = 3 (von Felde et al 1996, Labroue et al 1997) ; V : N = 4 (Howie et al 2011).



réactivité des bovins allaitants face à l'homme (figure 2b).

En résumé, la sélection génétique conduit à des modifications du comportement qui peuvent être importantes dans certains cas, lorsque l'intensité de sélection est forte et ciblée sur peu de caractères de production. Des différences importantes peuvent être observées entre populations. La prise en compte en sélection de plusieurs caractères peut limiter ces modifications si ces caractères ont des relations génétiques différentes avec le comportement d'intérêt. L'évaluation des conséquences de la sélection génétique sur les caractères comportementaux est limitée par le manque d'enregistrement du comportement au sein des populations animales. A l'avenir, la validation de mesures phénotypiques simples et automatisées sera un atout majeur pour pallier à ce manque d'information.

2 / Etude génétique des caractères comportementaux

Dans cette partie nous présenterons les informations connues sur la variance génétique des caractères de comportement, en termes d'héritabilité estimée et de QTL détectés. Pour pouvoir replacer notre propos dans un cadre plus large de prise en compte du bien-être animal dans les schémas de sélection génétique, il convient de se poser la question de l'interprétation des caractères comportementaux. La sensibilité au stress correspond à la réponse générale de peur de l'animal face à des stimuli perçus comme négatifs. Certaines mises en situation sont par définition potentiellement stressantes pour tous les animaux qui y sont confrontés (par exemple la mise en lot d'animaux, le transport). De plus, des animaux confrontés à la même source de stress peuvent réagir différemment selon leur degré général de sensibilité au stress qui met en jeu la réceptivité individuelle aux facteurs stressants et qui varie donc avec la perception que chaque animal a de son environnement (Dantzer et Mormède 1983), modulée par son tempérament, son expérience, son âge etc. Dans le cadre de tests expérimentaux, la réaction comportementale s'interprète comme une mesure du degré de sensibilité au stress de l'animal ; elle est contexte dépendante (par exemple isolé vs en groupe, cf. Canario *et al* 2013).

2.1 / Activité globale et sensibilité au stress

L'héritabilité du comportement de locomotion est faible à modérée dans les 3 espèces terrestres (min $h^2 = 0,05$; max $h^2 = 0,49$; tableau 1). La facilité de

locomotion des bovins, mesurée selon un score visuel combinant le mouvement des pattes, la longueur des pas et l'allure, est un bon indicateur de la prédisposition génétique des animaux à ne pas développer de problèmes d'onglons (Laursen *et al* 2009). Chez la dinde, Quinton *et al* (2011) ont estimé une héritabilité modérée de la capacité à marcher ($h^2 = 0,25$) et une corrélation génétique positive avec la solidité des hanches et des pattes ($r_g > 0,85$) et la survie ($r_g > 0,60$). Chez le porc, plusieurs QTL associés à l'activité chronique (posture, locomotion, abreuvement) ont été détectés sur les chromosomes SSC5, SSC7 et SSC8 (Reiner *et al* 2009).

A partir d'une expérience de sélection divergente sur l'activité de bain de poussière de la caille ($h^2 = 0,15 - 0,30$), Gerken *et al* (1988) ont observé une réponse de peur accrue chez les individus de la lignée basse qui a été interprétée initialement comme une réponse au stress généré par l'incapacité à réaliser ce comportement naturel. En réalité, cette sélection aurait directement modifié la réponse de peur puisque les bains de poussière ne sont réalisés qu'en absence totale de risque de prédation (Olsson et Keeling 2005). Le comportement de marche avant la ponte de la poule pondeuse est un stéréotype. Une sélection divergente sur ce comportement a montré que le rétablissement du comportement normal, à savoir s'asseoir, serait possible par sélection génétique (Mills *et al* 1985).

La sensibilité au stress est souvent évaluée par l'activité d'un animal isolé dans un environnement nouveau : c'est le test d'« *open-field* » (Forkman *et al* 2007) dont l'interprétation reste délicate puisqu'une activité comportementale plus élevée en environnement nouveau peut refléter une sensibilité plus importante ou une tendance de réponse plus active (Koolhaas *et al* 1997, cf. Canario *et al* 2013). La locomotion en « *open-field* » est un caractère modérément héritable chez les bovins et les volailles (h^2 de 0,23 à 0,49, tableau 1). Chez les poulets de chair, le comportement d'exploration qui décrit la réaction de l'animal confronté à l'introduction d'un objet nouveau dans cet « *open-field* » présente une héritabilité modérée ($h^2 = 0,18$; Bessei 1995). Quelques QTL de croissance sur GGA1 sont corrélés à des QTL de réaction en « *open-field* » chez la poule pondeuse (Van der Poel *et al* cité dans Buitenhuis *et al* 2005). Chez les porcins, une mutation au niveau du gène récepteur de la ryanodine déclenche un syndrome de stress aigu, également connu sous le nom de syndrome de sensibilité à l'halothane. Les animaux de génotype sensible nn ont été éradiqués de plusieurs populations car ils dévelop-

paient une hyperthermie maligne potentiellement létale face à des stimuli stressants, donc une moindre capacité d'adaptation. Des différences de comportement sont aussi observées entre les 2 autres génotypes par Fabrega *et al* (2004) : les animaux Nn, supposés plus sensibles au stress, sont plus mobiles en « *open-field* » que les animaux NN. Désautés *et al* (2002) ont quant à eux identifié plusieurs QTL associés à la locomotion en « *open field* » sur SSC1 et au comportement d'exploration sur SSC8. Chez les bovins laitiers, des QTL de vocalisation et de locomotion sont localisés sur BTA16 et BTA19 (Gutierrez-Gilt *et al* 2008). Chez le poisson zèbre, plusieurs QTL associés au comportement d'approche d'un objet nouveau ont été identifiés (Wright *et al* 2006).

La réponse comportementale en situation d'« *open-field* » présente de la variabilité génétique qui reste peu évaluée car un tel test est difficile à mettre en œuvre à grande échelle. De plus en plus d'études génétiques s'intéressent à l'activité locomotrice et au comportement alimentaire des animaux en ferme pour traiter des problèmes locomoteurs et de l'efficacité alimentaire, et permettre ainsi une évaluation de la capacité d'ajustement chronique des animaux au stress potentiellement généré par les conditions d'élevage. Les comportements de locomotion et d'alimentation sont d'importants indicateurs de bien-être. Bien que moins héréditaires, ils sont plus faciles à enregistrer et à analyser que des caractères liés à la santé.

2.2 / Socialité et agressivité en groupe

Le regroupement des poissons en banc est interprété comme un comportement anti-prédateur. Cette mesure est utilisée chez le poisson zèbre (Wright *et al* 2003) de façon analogue au test de rétablissement social développé par Mills et Faure (1991) chez la caille japonaise, qui consiste à mesurer la motivation d'un individu à rejoindre un groupe de congénères par la distance qu'il parcourt sur un tapis roulant. Ainsi, les caractères liés à la motivation sociale ont une héritabilité modérée à forte chez la caille (min $h^2 = 0,22$; max $h^2 = 0,66$; Craig *et al* 1965) et chez le poisson zèbre ($h^2 = 0,40$; Wright *et al* 2003). Quelques QTL ont été détectés dans les deux espèces et une association avec un QTL de croissance a été mise en évidence chez la poule pondeuse (Schütz *et al* 2004, Wright *et al* 2006).

Au cours des premières générations de l'expérience de sélection divergente sur la motivation sociale des cailles, les oiseaux de la lignée haute, supposés être les plus sociaux (Mills et Faure 1991),

effectuaient plus de picages non violents sur leurs congénères ; ce type de picages fait partie du répertoire social de l'espèce. Dans les générations suivantes, les individus de la lignée haute étaient plus sensibles à la fois à des stress sociaux aigus (mélange avec des animaux non familiers) et chroniques (élevage en grand groupe). Ils étaient attirés par n'importe quel autre membre de leur groupe tandis que les oiseaux de la lignée basse s'associaient préférentiellement avec des oiseaux familiers (Schweitzer *et al* 2009). Ainsi, une sélection excessive pour la motivation à être en groupe a rendu ces animaux plus sensibles aux altérations de leur environnement social.

Le picage violent du plumage est, comme la caudophagie chez le porc, lié à l'activité de recherche alimentaire. Ce comportement déviant par rapport au répertoire social normal de l'espèce résulte de multiples causes, dont la peur (Keeling et Jensen 1995). Chez les poules pondeuses, il existe ainsi deux niveaux de sévérité du picage selon qu'il implique ou non l'arrachage de plumes. Les picages non violents sont un stéréotype qui ne cause pas de blessure sur la victime et ne la fait pas réagir. En revanche, les picages violents sont problématiques pour le bien-être de ces animaux puisqu'ils impliquent que l'agresseur tire sur le plumage de sa victime, l'arrache voir l'ingère, ce qui la prédispose à devenir victime de cannibalisme (Savory 1995). L'héritabilité du comportement de picage est faible à modérée ($h^2 < 0,20$). Sur le plan génétique, les poules qui réalisent plus de picages non violents ont une capacité génétique supérieure à produire des œufs, mais une moindre capacité génétique à la couvaison (Buitenhuis *et al* 2004, Jensen *et al* 2005). De nombreux gènes à effets mineurs sont impliqués dans l'expression de ce comportement ; les QTL trouvés sont localisés en majorité sur GGA1.

Chez la poule pondeuse, des populations divergentes pour la fréquence du comportement de picage ont été créées avec succès en parallèle à une lignée contrôle (Kjaer *et al* 2001, Su *et al* 2005). Les oiseaux de la lignée haute marchaient plus longtemps en « *open-field* » que les oiseaux de la lignée basse (Jones *et al* 1995), en lien avec des différences de motivation sociale (Kjaer et de Jong 2005). Le même type de sélection a été réalisé sur des poulets de chair de génotype « cou-nu » – des poulets qui présentent une meilleure adaptation à la chaleur mais de moindres performances de croissance – mais avec comme mesure le nombre de coups de becs donnés à un plumeau (Boulay *et al* 2006). Paradoxalement, les oiseaux de la lignée haute réalisaient moins de picage et avaient un

plus beau plumage car ils réagissaient à la modification de leur environnement physique et non à celle de leur environnement social.

L'agressivité envers les congénères peut être évaluée sur des animaux isolés dans un test de résident-intrus. Dans ces conditions, le comportement agressif présente une héritabilité bien plus forte chez les poissons (indice de dominance qui est corrélé à l'agressivité chez le saumon : $h^2 = 0,70$; Riddel et Swain 1991) que chez les mammifères. Chez la truite arc-en-ciel, Ruiz-Gomez *et al* (2008) ont souligné les effets importants d'interactions avec l'environnement mesurées suite à l'exportation vers un autre pays, sur leur comportement de dominance, avec des changements incohérents de comportement chez les individus de lignées divergentes pour le niveau post-stress de cortisol plasmatique. Le score d'agressivité en test résident-intrus est un caractère faiblement héritable chez le porc ($h^2 = 0,12$; Velie *et al* 2009) tandis que le score de dominance évalué pendant des combats organisés lors de tournois chez des bovins de la race Valdostana est modérément héritable ($h^2 = 0,36$; Sartori et Montovani, 2010).

Lorsqu'elle est évaluée au sein d'un groupe d'animaux, l'héritabilité de l'agressivité est un peu plus faible chez le saumon ($h^2 = 0,25$; Vollestad et Quinn 2003) et les volailles ($h^2 = 0,18$; Kjaer et Sorensen, 1997) que chez les porcins ($h^2 = 0,42$; Turner *et al* 2009). Chez les poules pondeuses et les porcins, l'héritabilité de l'agressivité est modérée ($h^2 > 0,20$) et supérieure à celle de l'agressivité reçue par un individu victime. Chez le porc, l'héritabilité associée à la caudophagie est modérée en race Landrace ($h^2 = 0,27$) et nulle en race Large White (Breuer *et al* 2005). Wilson *et al* (2012) ont identifié des régions chromosomiques associées à une caudophagie intense, un comportement génétiquement corrélé à la vitesse de croissance ($rg = 0,27$) et à la maigreur ($rg = 0,28$), ce qui suggère que la sélection pour améliorer la production serait impliquée dans l'expression de ce comportement déviant.

En résumé, l'expérience de sélection divergente sur la motivation sociale a montré comment la sélection intense d'un caractère peut conduire à l'émergence d'un comportement non souhaité. Les comportements sociaux anormaux deviennent problématiques pour le bien-être lorsque leur intensité augmente. Leur déterminisme est complexe : il dépend à la fois de facteurs génétiques et de facteurs environnementaux variables. L'agressivité est un caractère dont l'héritabilité est supérieure lorsqu'elle

est évaluée en groupe, c'est-à-dire en conditions d'élevage classique ; les connaissances génétiques engrangées sur les espèces terrestres peuvent permettre d'appréhender plus efficacement ce problème comportemental s'il affecte les populations de poissons d'élevage.

2.3 / Comportement maternel

Le lien maternel, qui correspond à la relation d'attachement de la mère à sa progéniture, s'exprime intensément s'il est interrompu lors d'une séparation durable de la progéniture et dans une moindre mesure, lors de la manipulation des animaux par l'homme. Le comportement de protection maternelle vis-à-vis de l'homme a été évalué comme un indicateur du lien maternel, à partir des scores mesurant, chez les bovins allaitants et les porcins, les réponses des femelles à des stress aigus (naissance du jeune) et chroniques (séparations pendant la lactation) ; (Grignard 2001, Vangen *et al* 2005, Phocas *et al* 2006). Une plus forte héritabilité de la réaction de la mère au retrait du jeune de la stabulation par l'homme a été mesurée chez les bovins que chez les porcins (Grandinson *et al* 2003, Hoppe *et al* 2008). L'héritabilité du score maternel en lactation, qui mesure ici le niveau de soins alloués aux jeunes, est plus faible chez les truies ($h^2 = 0,02 - 0,08$, Vangen *et al* 2005) que chez les vaches ($h^2 = 0,32$, Le Neindre *et al* 2002). Xu *et al* (2010) ont identifié 3 QTL impliqués dans le comportement de couvaison des poules pondeuses qui a été réduit indirectement par la sélection.

Un comportement maternel anormal comme l'écrasement des porcelets ou l'infanticide dépend de la peur de la nouveauté. L'héritabilité du comportement d'écrasement des nouveau-nés par la truie est plus faible ($h^2 = 0,06 - 0,08$; Grandinson *et al* 2002, 2003) que celle associée à l'infanticide ($h^2 = 0,20 - 0,90$; Knap et Merks 1987, Van der Steen *et al* 1988). Plusieurs QTL associés à l'infanticide ont été trouvés, dont un très intéressant sur le chromosome X (Quilter *et al* 2007, Chen *et al* 2009). Mais l'infanticide est maintenu à des niveaux faibles dans les populations d'élevage car l'éleveur réforme les animaux qui répètent ce comportement sur plusieurs portées.

La réaction maternelle au cri d'un porcelet peut être mesurée par le changement de posture de la truie. Cette réaction pourrait indiquer une capacité génétique des truies à réagir à un écrasement involontaire de porcelets. L'héritabilité de ce caractère est faible à modérée ($h^2 = 0,10 - 0,16$; Grandinson *et al* 2002, Hellbrügge *et al* 2008).

Chez les porcins, le comportement maternel correspond à une catégorie de caractères dont la variabilité génétique estimée en élevages est souvent faible. Il est modérément héritable chez les bovins allaitants. La capacité maternelle est corrélée génétiquement à une moindre mortalité des jeunes chez les porcs (Grandinson *et al* 2003, Hellbrügge *et al* 2008), mais pas chez les bovins (Hoppe *et al* 2008). Selon Phocas *et al* (2006), les vaches allaitantes les plus maternelles ont une meilleure aptitude laitière. Cependant, Hoppe *et al* (2008) ont obtenu une corrélation génétique proche de zéro entre la croissance du veau et la réactivité de sa mère mesurée par un score de protection maternelle lors de la capture du veau par l'homme.

2.4 / Docilité et peur vis-à-vis de l'homme ou d'un prédateur

Chez le porc, la peur peut-être mesurée par la réaction de l'animal tandis qu'il approche volontairement de l'homme. Cette réponse est héritable lorsqu'elle est estimée sur des animaux isolés, ($h^2 = 0,38$; Hemsworth *et al* 1990) mais ne l'est plus lorsque les animaux sont en groupe ($h^2 = 0 - 0,03$; Velie *et al* 2009). L'héritabilité du comportement de fuite à l'approche de l'homme est modérée chez les bovins allaitants ($h^2 = 0,21 - 0,26$; Phocas *et al* 2006). Dans les deux espèces, les animaux qui ont une plus courte distance de fuite suite à l'enfermement en cage de contention, ont une capacité génétique supérieure pour la croissance.

La docilité correspond à la facilité d'acceptation des manipulations par l'homme, ce qui sous-entend, pour être

efficace, un faible niveau de sensibilité au stress. Chez les bovins allaitants, l'héritabilité du score de docilité est modérée à forte ($h^2 = 0,11 - 0,64$) ; elle varie entre races (Gauly *et al* 2001) et entre populations selon le dispositif mis en œuvre pour la mesurer. Quelques QTL qui influencent la distance de fuite d'une mangeoire à l'approche par l'homme et l'habituation à des répétitions de ce même comportement ont été détectés, avec co-localisation et des effets pléiotropiques entre eux (Gutierrez-Gil *et al* 2008). Schmutz *et al* (2001) ont trouvé des QTL co-localisés pour le score de mobilité en cage et l'habituation à la manipulation forcée. Mais des interactions génotype - milieu influencent l'analyse génétique de la peur de l'homme : si les vaches de la race Limousine sont plus peureuses que les Jersey quand elles sont élevées dans leur environnement naturel, ces différences disparaissent lorsqu'elles sont élevées dans les mêmes conditions (Fisher *et al* 2001). Chez les bovins laitiers, l'héritabilité du comportement (nervosité) pendant la traite est faible à modérée ($h^2 = 0,07$ pour la docilité et $h^2 = 0,10 - 0,29$ pour la vitesse de traite). La vitesse de traite est utilisée comme mesure de la sensibilité de l'animal au stress, et des QTL ont été identifiés dans plusieurs régions du génome (Hiendleder *et al* 2003). Sur la base d'enregistrements répétés en ferme, l'héritabilité de la réponse des truies à la manipulation par l'homme est faible à modérée (min $h^2 = 0$, max $h^2 = 0,22$; Vangen *et al* 2005). L'agressivité vis-à-vis de l'homme a été évaluée en ferme chez des truies ; le score général établi pendant la lactation est faiblement héritable ($h^2 = 0,11$; Vangen *et al* 2005). Chez les bovins, l'index d'agressivité vis-à-vis de l'homme pen-

dant la manipulation est modérément héritable ($h^2 = 0,20$; Phocas *et al* 2006).

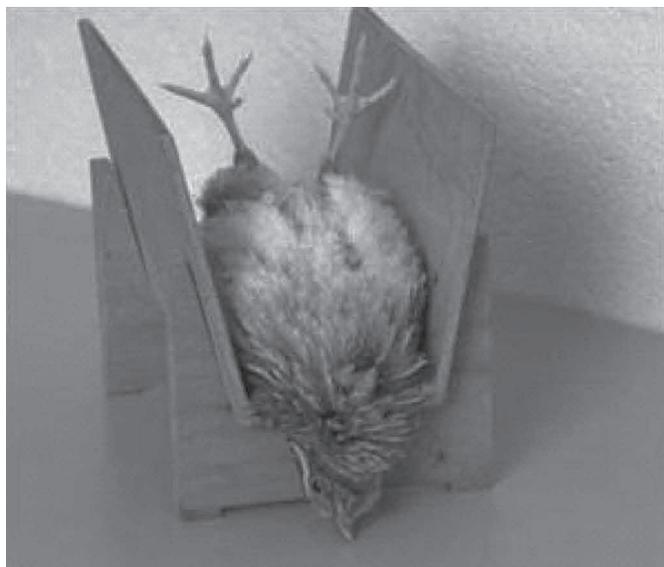
L'immobilité tonique est une réponse passive de défense des animaux qui se figent après avoir été soumis à un stress. Elle correspond à une réponse anti-prédateur innée uniquement chez les oiseaux. Ce caractère présente une héritabilité faible à modérée chez les poules pondeuses et la caille japonaise ($h^2 = 0,12 - 0,23$; Mills et Faure 1991). Chez les porcs, le test d'immobilisation sur le dos indique la réactivité au stress de la contention par l'homme et permet de définir des stratégies de réponse proactive vs réactive (tableau 1 ; photo 1).

Une sélection divergente sur la durée d'immobilité tonique a été réalisée sur la caille japonaise par Mills et Faure (1991) et Jones *et al* (1994), et chez les poules pondeuses par Campo et Carnicer (1993). Les cailles de la lignée haute (longue durée d'immobilité) avaient des réponses de peur plus fortes face à différents stimuli, y compris vis-à-vis de l'homme (Minvielle *et al* 2002; Faure *et al* 2006). Chez les poules pondeuses, des QTL différents influencent la peur de l'homme à des âges différents et sont co-localisés avec des QTL pour l'exploration d'objets nouveaux (Schütz *et al* 2004).

La réponse de peur de l'homme présente de la variabilité génétique. Les résultats génétiques se rapportent surtout à la docilité des bovins et des porcins lorsque les animaux sont évalués dans des dispositifs où la contrainte exercée par l'homme est forte. L'animal est alors dans l'incapacité de se mouvoir et donc de s'ajuster à la situation et l'héritabilité associée est parfois forte. Le

Photo 1. Le test d'immobilisation sur le dos est communément utilisé pour analyser la réponse de peur chez la caille et le porc, bien que l'immobilité tonique en découle ne constitue une réponse anti-prédateur innée que chez la caille. Ce test permet d'évaluer la réactivité émotionnelle qui influence la facilité de manipulation des animaux par l'homme.

Sources : Mills A.D., Faure J.M., Canario L.



test de contention sur le dos mesure la réaction défensive des volailles et le type de réactivité (passive/active) chez les porcins : les caractères comportementaux associés sont héréditaires.

3 / Intégration de la capacité d'adaptation comportementale dans les schémas de sélection génétique

La relation entre comportement, stress et bien-être est complexe. Les recommandations éthiques vont souvent dans le sens de la liberté des animaux à exprimer un comportement dit « normal ou naturel », mais ces définitions sont problématiques lorsque l'on se place dans un contexte d'élevage à des fins de production animale. Elles ne prennent pas en compte l'évolution adaptative des animaux à la domestication, à la sélection et aux conditions d'élevage. Des comportements naturels ne sont pas nécessairement des comportements synonymes de bien-être en conditions d'élevage moderne. A terme, seule la prise en compte conjointe des réponses comportementales et physiologiques et de leurs interactions nous permettra de comprendre dans leur globalité les processus adaptatifs et de bien-être.

Dans cette dernière partie, nous discuterons autour de quelques pistes génétiques pressenties pour sélectionner des comportements de façon à accroître la capacité d'adaptation des animaux aux conditions d'élevage. Ces propositions s'appuient sur les résultats décrits précédemment et des relations connues avec des caractères de production.

3.1 / Réduire la sensibilité au stress et augmenter l'adaptabilité des animaux

La sélection génétique utilisée pour atteindre de hauts niveaux de production a probablement contribué à une réduction de l'activité de l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien, et par conséquent de la capacité des animaux modernes à faire preuve de robustesse (Mormède *et al* 2011). Il est important de limiter la sensibilité au stress des animaux tout en favorisant leur capacité d'adaptation pour permettre de concilier l'efficacité de production et le bien-être. De plus, les caractéristiques intrinsèques des espèces d'élevage doivent être conservées. Parmi celles-ci, la capacité exploratoire nous paraît être un élément moteur de l'adaptation comportementale à une situation nouvelle. Une sélection qui viserait à accroître l'exploration en « open-field » tout en limitant les réactions de fuite pourrait permettre d'augmenter la capacité d'adaptation et les performances de production, comme le montrent les

corrélations génétiques défavorables entre temps de course et tentatives de fuite avec la croissance et la production laitière chez les bovins allaitants (Phocas *et al* 2006). Cette stratégie semble également appropriée chez les volailles, là aussi sous réserve qu'une valeur optimale de comportement soit recherchée, que les corrélations génétiques soient estimées avec les caractères de production, que la réponse individuelle soit peu affectée par la présence de congénères, et que les conditions d'élevage soient améliorées conjointement pour éviter que les animaux ne soient placés dans des conditions de stress.

L'objectif est d'accroître l'adaptabilité des animaux, c'est-à-dire le niveau jusqu'auquel ils réussissent à s'adapter à différents environnements (Barker 2009), pour favoriser une production durable véhiculée par la capacité des animaux à promouvoir leur « fitness » quelque soit l'environnement et ses contraintes. L'adaptabilité représente ici la facilité avec laquelle un animal parvient à modifier son comportement en réponse à un changement de l'environnement ; ce qui suppose une sensibilité aux influences du milieu ainsi qu'une plasticité comportementale importante comme mécanisme de résilience. Dans ce domaine nous avons beaucoup à apprendre de l'évaluation des émotions chez les animaux domestiques (Boissy *et al* 2007). Face à des sources de stress chroniques ou bien des modifications répétées d'environnement, les animaux ayant une représentation moins négative de leur environnement pourraient être plus robustes (Forkman *et al* 2007).

Certains comportements anormaux (par exemple la marche avant la ponte et le picage non-violent des poules) ne sont pas contre sélectionnés car ils n'indiquent pas nécessairement une dégradation du bien-être ; ils peuvent aider l'animal à s'adapter à son environnement. Dans le premier cas, Beaumont *et al* (2010) considèrent que d'un point de vue éthique, une telle amélioration génétique n'est pas justifiable, d'autant plus que ces animaux sont désormais élevés au sol et non en cages.

Chez les poulets de chair et les bovins laitiers la prise en compte de la facilité de locomotion dans les schémas de sélection est prioritaire. L'activité chronique doit être étudiée sur des génotypes à haut niveau de production voués à l'exportation vers des pays chauds, en interaction avec la température, car leur capacité de résistance à la chaleur est réduite par rapport à celle d'animaux moins productifs. Par ailleurs, la diminution des pondérations attribuées aux caractères de production dans les programmes de sélection, qui revient à réduire l'intensité de sélection sur ces

caractères, pourrait améliorer la robustesse et donc faciliter l'élevage sous des climats chauds (Bessei 2006).

La consommation alimentaire résiduelle est envisagée comme mesure de l'efficacité alimentaire dans les programmes de sélection des différentes espèces. Sur le plan génétique, les animaux qui ont une moindre consommation résiduelle sont aussi moins actifs (volailles : Luiting *et al* 1991 ; bovins : Richardson *et al* 1999 ; porcs : Sadler *et al* 2011) et ont une activité alimentaire réduite (ex. $r_g = 0,44$ von Felde *et al* 1996, Young *et al* 2011 chez le porc ; $r_g = 0,35$ Robinson *et al* 2004 chez les bovins, avec la durée des repas). L'intégration en sélection de ce type de caractère devra être raisonnée de façon à ne pas altérer la capacité de réponse au stress des animaux et ne pas engendrer chez eux de la frustration (Luiting *et al* 1991). De plus, au sein d'une lignée ou d'un groupe, les animaux peuvent présenter des stratégies alimentaires différentes qui conduisent à la même quantité ingérée (Tolkamp *et al* 1998). Cette flexibilité comportementale pourrait être utilisée en sélection dans des environnements spécifiques, notamment chez les poulets de chair en conditions alimentaires sub-optimales, pour améliorer leur efficacité alimentaire.

3.2 / Réduire les interactions sociales négatives

Les travaux sur le modèle « caille » soulignent qu'une sélection pour la motivation sociale est possible mais qu'une trop forte pression de sélection peut accroître l'agressivité (Richard *et al* 2008) et réduire la sociabilité. Dans une lignée sélectionnée pour la production d'œufs, la corrélation génétique entre immobilité tonique et performance était proche de zéro, ce qui tend à contredire l'hypothèse d'un lien entre peur et sélection génétique (Minvielle *et al* 2002). De la même façon, les QTL associés à l'intensité de la réponse à cette contention forte ne sont pas co-localisés avec des QTL de croissance (Beaumont *et al* 2005, Minvielle *et al* 2005). Chez les poissons, la seule référence existante suggère l'absence de relation génétique entre peur des prédateurs et croissance : le QTL détecté chez le poisson zèbre pour la tendance au regroupement social n'est pas lié à des QTL de croissance ou d'engraissement (Wright *et al* 2006). La corrélation génétique de l'agressivité avec les caractères de production est défavorable chez le saumon (Vollestad *et al* 2003) et d'importantes interactions génotype – milieu contrôlent l'expression de ce comportement en conditions d'élevage (Vandeputte *et al* 2002).

Chez les volailles, Craig *et al* (1984) considèrent qu'une sélection

généétique est nécessaire pour réduire le picage et la sensibilité au stress lié à l'isolement des congénères chez les poules pondeuses. Par ailleurs, le picage violent est corrélé défavorablement à la production d'œufs (Buitenhuis *et al* 2004). Une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires des gènes impliqués, qui sont localisés sur GGA1 à proximité du QTL ayant un effet fort sur la croissance, devrait conduire à la mise en place d'une sélection assistée par marqueurs permettant d'améliorer la fois la production et le bien-être (Wiren et Jensen 2011). Chez les porcins, sélectionner de jeunes animaux contre l'agressivité pourrait présenter un double bénéfice car l'agressivité et le comportement maternel sont corrélés de façon négative : les animaux avec une prédisposition génétique à l'agressivité ont une capacité maternelle inférieure (Lovenhdal *et al* 2005). Par ailleurs, la possibilité d'utiliser comme critère de sélection une mesure basée sur l'identification des blessures plutôt que sur une réponse comportementale, est envisagée chez les volailles et étudiée chez les porcins (Turner 2011). Le recours au comptage des blessures simplifierait grandement l'enregistrement de mesures pour la sélection puisqu'il n'y a pas besoin d'identifier l'agresseur. Chez le porc, d'après quelques études génétiques, ce caractère serait associé à la prédisposition à s'impliquer dans les combats, mais il s'agirait avant tout de réduire les blessures sur les victimes plutôt que de réduire le niveau d'agressivité des animaux au sein du groupe. Les travaux de Brunberg (2011) étudient la complexité des relations entre génétique et agressivité chez les porcs et volailles. Outre le rôle important de la sévérité de l'agression, les auteurs ont identifié chez le porc un troisième profil comportemental d'individus qui sont neutres, c'est-à-dire qui ne s'impliquent dans aucune interaction négative, même si le niveau d'agression est élevé dans la population. Ce résultat novateur indique qu'il est nécessaire de progresser dans la compréhension des mécanismes de l'agressivité avant de mettre en œuvre une telle sélection.

La sélection des porcs pour la docilité peut présenter un intérêt vis-à-vis de l'élevage en groupe, mais la stratégie à adopter n'est pas clairement définie. Chez les jeunes porcs, cette mesure de la résistance lors du test d'immobilisation sur le dos est corrélée favorablement à la croissance ($r_g = 0,38$), mais pas à l'adiposité ($r_g = 0,08$; Velie *et al* 2009). Une sélection à la fois contre l'agressivité et pour faciliter la manipulation par l'homme est souhaitée chez les bovins allaitants. Le test à proprement parler de docilité (Le Neindre *et al* 1995) est trop complexe pour une utilisation en sélection en ferme (Benhajali *et al* 2010). L'utilisation d'un

indice qui combine plusieurs comportements est recommandée (Gauly *et al* 2001). La réaction des veaux à la contention dans une cage est évaluée par un test utilisé aux États-Unis et en Australie comme critère de sélection en ferme pour réduire leur peur de l'homme (Fisher *et al* 2001, Beckman *et al* 2005). Bowman *et al* (1996) ont intégré une mesure de docilité et de vitesse de traite dans les programmes de sélection de races laitières. Les vaches laitières avec une capacité génétique à rester calmes lors de la traite ont aussi une capacité génétique supérieure pour la production de lait (Vischer et Goddard 1995).

Dans toutes les espèces sociales élevées en groupes, il existe une relation entre la performance individuelle et la performance du groupe. Le succès d'une sélection pour des comportements sociaux ou des caractères qui s'expriment au travers des interactions sociales est donc limité par l'interdépendance entre les réponses des individus d'un même groupe (Muir 2005). Dans un modèle d'amélioration génétique classique, les performances de l'individu sont maximisées, mais pas nécessairement celles du groupe d'animaux dans lequel il est élevé. Les effets d'interactions sociales peuvent désormais être pris en compte en modélisation génétique, de sorte que deux composantes génétiques sont estimées : un effet génétique direct classique, qui correspond à la prédisposition génétique de l'individu pour une performance élevée et un effet génétique dit « social », qui correspond à l'influence génétique de cet individu sur la performance des autres membres du groupe (Bijma 2011). Les précédentes études montrent que les effets génétiques dits « sociaux » peuvent expliquer jusqu'à 30% de la variabilité génétique des caractères de croissance. Leur prise en compte pourrait grandement améliorer la réponse à la sélection et aussi potentiellement affecter les comportements sociaux. Chez le porc, une expérimentation a démontré que la mise en place d'une sélection sociale pour la croissance permettrait d'obtenir un meilleur progrès génétique que celui atteint avec une sélection classique et affecterait modérément l'agressivité au moment de la mise en lot pour l'engraissement : les bousculades seraient alors plus fréquentes, au bénéfice de la mise en place rapide des relations de hiérarchie entre membres du groupe, tandis que les porcs seraient plus calmes et moins enclins à riposter à une attaque à long terme (Canario *et al* 2012). Une difficulté à la généralisation de tels résultats réside dans le fait que les interactions sociales intra-groupe dépendent de la densité en élevage et de la disponibilité alimentaire. Dans le cas présent, la population étudiée bénéficiait d'une densité relativement faible et d'une disponi-

bilité alimentaire illimitée ; la stabilité de telles conclusions devra être évaluée à partir de populations qui vivent dans des conditions d'élevage différentes. Par ailleurs, Biscarini *et al* (2010) ont montré l'avantage de ce type de modèle génétique pour sélectionner contre le picage des poules pondeuses.

Conclusion

Cette revue de la littérature montre que les caractères de comportement sont aussi héréditaires que des caractères de production. Des groupes de gènes communs peuvent les contrôler, avec des relations favorables ou défavorables entre les caractères, en lien avec l'histoire de sélection de la population. La prise en compte de caractères de comportement dans les programmes d'amélioration génétique pourrait permettre d'accroître le bien-être des animaux, la sécurité des éleveurs et l'efficacité de production. Pour éviter de basculer dans l'expression de comportements aberrants, il est opportun de cibler un optimum et non un maximum de comportements en sélection. Les rares gènes et régions génomiques identifiés comme ayant une incidence sur la réactivité comportementale des animaux à une modification environnementale, sont souvent associés à des processus de motivation (cf. Canario *et al* 2013).

Les productions animales comparées dans cet article doivent s'ajuster à des conditions d'élevage différentes et ne subissent pas les mêmes intensités de sélection sur les caractères de production. Pour une espèce donnée, la variabilité entre populations dans le déterminisme génétique des caractères de comportement et leur relation avec les caractères de production peut être importante. Les dispositifs expérimentaux sont une ressource clé pour évaluer et prédire les conséquences génétiques des choix de sélection. Cependant, bien qu'il soit évident que l'environnement peut avoir une influence importante sur le comportement, les interactions génotype – milieu sont encore peu estimées. La corrélation entre réactivité en condition expérimentale et en élevage commercial est généralement inconnue ; c'est un point qui doit être vérifié avant la mise en place d'une sélection sur des critères comportementaux.

Les stratégies d'amélioration génétique de la capacité d'adaptation comportementale des animaux à leurs conditions d'élevage varient entre productions animales. La priorité concerne les réponses à un stress aigu généré par l'environnement physique chez les poissons et chez les oiseaux et les réponses à un stress

social chronique chez les mammifères. Les réponses à des stress aigus et chroniques sont complémentaires pour la résilience des animaux à des modifications soudaines et pour l'adaptation à des modifications répétées et durables de l'environnement, les deux types de

réponses mettant en jeu des mécanismes d'adaptation différents.

Au final, il devient opportun de définir des objectifs de sélection plus équilibrés (Kanis *et al* 2004, Olsson *et al* 2006), en incluant des caractères de

comportement pour accroître la capacité d'adaptation des animaux, ce qui requiert en amont de s'assurer que les conditions d'élevage répondent aux besoins comportementaux des animaux.

Références

- Barker J.S.F., 2009. Defining fitness in natural and domesticated populations. In: Adaptation and fitness in animal populations: evolutionary and breeding perspectives on genetic resource management. van der Werf J., Graser H.U., Franckham R., Gondro C. (Eds). Springer, New York, 3-14.
- Beaumont C., Roussot O., Feve K., Vignoles F., Leroux S., Pitel F., Faure J.M., Mills A.D., Guémené D., Sellier N., Mignon-Grasteau S., Le Roy P., Vignal A., 2005. A genome scan with AFLPTM markers to detect fearfulness-related QTLs in Japanese quail. *Anim. Genet.*, 36, 401-407.
- Beaumont C., Leblan-Duval E., Mignon-Grasteau S., Leterrier C.D., 2010. The European experience in poultry welfare - a decade ahead. *Poult. Sci.*, 89, 825-831.
- Beckman D., Speilder S., Brigham B., Garrick D., Enns R., 2005. Genetic parameter estimates for docility in Limousin cattle. *Proc., Western Section, American Soc. Anim. Sci.*, 56, 109-111.
- Benhajali H., Boivin X., Sapa J., Pellegrini P., Boulesteix P., Lajudie P., Phocas F., 2010. Assessment of different on-farm measures of beef cattle temperament for use in genetic evaluation. *J. Anim. Sci.*, 88, 3529-3537.
- Bessei W., 1995. Genetics of feather pecking. *Proc. 2nd Eur. Poult. Breeders Roundtable*, Foulum, 6-8 septembre, 73, 9-21.
- Bessei W., 2006. Welfare of broilers: a review. *World's Poult. Sci. J.*, 62, 455-466.
- Bijma P., 2011. Breeding for social interaction, for animal welfare. In: Encyclopedia of sustainability science and technology. Meyers R.A. (Ed). Springer Science and Business Media LLC, New York (in press).
- Biscarini F., Bovenhuis H., van der Poel J.J., Rodenburg T.B., Jungerius A.P., van Aendonk J.A.M., 2010. Across-line SNP association study for direct and associative effects on feather damage in laying hens. *Behav. Genetics*, 40, 715-727.
- Boissy A., Le Neindre P., Gastinel P.L., Bouix J., 2002. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : Perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Prod. Anim.*, 15, 373-382.
- Boissy A., Manteuffel G., Jensen M.B., Moe R.O., Spruijt B., Keeling L.J., Winckler C., Forkman B., Dimitrov I., Langbein J., Bakken M., Veissier I., Aubert A., 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiol. Behav.*, 92, 375-397.
- Boujard T., Cuvier A., Geurden I., Labbe L., Mambrini M., 2006. Selection for growth and feeding hierarchy in brown trout. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 99, 344-356.
- Boulay M., Arnould C., Mignon-Grasteau S., Chapuis H., 2006. Can plumage score be improved using an automatic measurement of pecking at a bunch of feathers? *Proc. 8th World Congr. Genet. Applied Livest. Prod.*, Belo Horizonte, Brazil, 174p.
- Bowman P.J., Visscher P.M., Goddard M.E., 1996. Customized selection indices for dairy bulls in Australia. *Anim. Sci.*, 62, 393-403.
- Breuer K., Sutcliffe M.E.M., Mercer J.T., Rance K.A., O'Connell N.E., Sneddon I.A., Edwards S.A.D., 2005. Heritability of clinical tail-biting and its relation to performance traits. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 87-94.
- Brunberg, E., 2011. Tail biting and feather pecking: using genomics and ethology to explore motivational backgrounds. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Doctoral Thesis no. 2011:76. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden.
- Buitenhuis A.J., Rodenburg T.B., van Hierden Y.M., Siwek M., Cornelissen S.J., Nieuwland M.G., Crooijmans R.P., Groenen M.A., Koene P., Korte S.M., 2003. Mapping quantitative trait loci affecting feather pecking behavior and stress response in laying hens. *Poult. Sci.* 82, 1215-1222.
- Buitenhuis A.J., Rodenburg T.B., Siwek M., Cornelissen S.J., Nieuwland M.G., Crooijmans R.P., Groenen M.A., Koene P., Bovenhuis H., van Der Poel J.J.D., 2004. Identification of QTLs involved in open-field behavior in young and adult laying hens. *Behav Genet*, 34, 325-333.
- Buitenhuis A.J., Rodenburg T.B., Siwek M., Cornelissen S.J.B., Nieuwland M.G.B., Crooijmans R.P.M.A., Groenen M.A.M., Koene P., Bovenhuis H., van der Poel J.J., 2005. Quantitative trait loci for behavioural traits in chickens. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 95-103.
- Campo J.L., Carnicer C., 1993. Realized heritability of tonic immobility in White Leghorn hens: a replicated single generation test. *Poult. Sci.*, 72, 2193-2199.
- Canario L., Turner S.P., Roehle R., Lundheim N., D'Eath R.B., Lawrence A.B., Knol E., Bergsma R., Rydhmer L., 2012. Genetic associations between behavioral traits and direct-social effects of growth rate in pigs. *J. Anim. Sci.*, 90, 4706-4715.
- Canario L., Mignon-Grasteau S., Dupont-Nivet M., Phocas F., 2013. Genetics of behavioural adaptation of livestock to farming conditions. *Animal*, 7, 357-377.
- Chen C., Guo Y., Yang G., Yang Z., Zhang Z., Yang B., Yan X., Perez-Enciso M., Ma J., Duan Y., Brenig B., Huang L.D., 2009. A genome wide detection of quantitative trait loci on pig maternal infanticide behavior in a large scale White Duroc x Erhualian resource population. *Behav. Genet.*, 39, 213-219.
- Craig J.V., Ortman L.L., Guhl A.M., 1965. Genetic selection for social dominance ability in chickens. *Anim. Behav.*, 13, 114-131.
- Craig J.V., Jan M.L., Polley C.R., Bhagwat A.L., Dayton A.D.D.S., 1975. Changes in relative aggressiveness and social dominance associated with selection for early egg production in chickens. *Poult. Sci.*, 54, 1647-1658.
- Craig J.V., Adams A.W., 1984. Behaviour and well-being of hens (*Gallus Domesticus*) in alternative housing environments. *World's Poult. Sci. J.*, 40, 221-240.
- Dantzer R., Mormède P., 1983. Stress in farm animals: a need for reevaluation. *J. Anim. Sci.*, 57, 6-18.
- Désautés C., Bidanel J.P., Milan D., Iannucelli N., Amigues Y., Bourgeois F., Caritez J.C., Renard C., Chevalet C., Mormède P., 2002. Genetic linkage mapping of quantitative trait loci for behavioral and neuroendocrine stress response traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, 80, 2276-2285.
- Einum S., Fleming I.A., 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *J. Fish Biol.*, 50, 634-651.
- Fabrega E., Diestre A., Font J., Carrion D., Velarde A., Ruiz-de-la-Torre J.L., Manteca X., 2004. Differences in open field behavior between heterozygous and homozygous negative gilts for the RYR(1) gene. *J. Appl. Anim. Welf. Sci.*, 7, 83-93.
- FAO (Food and Agriculture Organization), 2006. Livestock's long shadow: environmental issues and options, LEAD, FAO, Rome, Italy, 390p.
- Faure J.M., Arnould C., Beaumont C., Guemene D., Leterrier C., Mills A.D., Richard S., 2006. Consequences of selection for fear in Japanese quail. *Arch. Geflügelkd*, 70, 216-222.
- Fisher A.D., Morris C.A., Matthews L.R., Pitchford W.S., Bottema C.D.K., 2001. Handling and stress response traits in cattle: identification of putative genetic markers. In: Proc. 35th Int. Congr. ISAE Center Anim. Welfare. Garner J.P., Mench J.A., Heekin S.P. (Eds). University of California, Davis, USA, p100.
- Forkman B., Boissy A., Meunier-Salaun M.C., Canali E., Jones R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiol. Behav.*, 92, 340-374.
- Gauly M., Mathiak H., Hoffmann K., Kraus M., Erhardt G.D., 2001. Estimating genetic variability in temperamental traits in German Angus and Simmental cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 74, 109-119.
- Gerken M., Bamberg H., Petersen J., 1988. Studies of the relationship between fear related responses and production traits in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) bidirectionally selected for dustbathing activity. *Poult. Sci.*, 67, 1363-1371.

- Grandin T., Deesing M.J., 1998. Genetics and animal welfare. In *Genetics and the behaviour of domestic animals*. Grandin T. (Ed). Academic Press, San Diego, CA, USA, 113-144.
- Grandinson K., Lund M.S., Rydhmer L., Strandberg E., 2002. Genetic parameters for the piglet mortality traits crushing, stillbirth and total mortality, and their relation to birth weight. *Acta Agric. Scand. Section A, Anim. Sci.*, 52, 167-173.
- Grandinson K., Rydhmer L., Strandberg E., Thodberg K.D., 2003. Genetic analysis of on-farm tests of maternal behaviour in sows. *Livest. Prod. Sci.*, 83, 141-151.
- Grignard L., 2001. Variabilité génétique des comportements sociaux chez les bovins domestiques. *Bos taurus L.* (PhD thesis), University Rennes I, France, 147p.
- Gutierrez-Gil B., Ball N., Burton D., Haskell M., Williams J.L., Wiener P., 2008. Identification of quantitative trait loci affecting cattle temperament. *J. Hered.*, 99, 629-638.
- Hellbrügge B., Tölle K.H., Bennewitz J., Henze C., Presuhn U., Krieter J., 2008. Genetic aspects regarding piglet losses and the maternal behaviour of sows. Part 2. Genetic relationship between maternal behaviour in sows and piglet mortality. *Animal*, 2, 1281-1288.
- Hemsworth P.H., Barnett J.L., Treacy D., Madgwick P., 1990. The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 85-95.
- Hiendleder S., Thomsen H., Reinsch N., Bennewitz J., Leyhe-Horn B., Looft C., Xu N., Medjugorac I., Russ I., Kuhn C., Brockmann G.A., Blumel J., Brenig B., Reinhardt F., Reents R., Averdunk G., Schwerin M., Forster M., Kalm E., Erhardt G., 2003. Mapping of QTL for Body Conformation and Behavior in Cattle. *J. Hered.*, 94, 496-506.
- Holl J.W., Rohrer G.A., Brown-Brandt T.M., 2010. Estimates of genetic parameters among scale activity scores, growth, and fatness in pigs. *J. Anim. Sci.*, 88, 455-459.
- Hoppe S., Brandt H.R., Erhardt G., Gaulty M., 2008. Maternal protective behaviour of German Angus and Simmental beef cattle after parturition and its relation to production traits. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 114, 297-306.
- Hoppe S., Brandt H.R., König S., Erhardt G., Gaulty M., 2010. Temperament traits of beef calves measured under field conditions and their relationships to performance. *J. Anim. Sci.*, 88, 1982-1989.
- Howie J.A., Avendano S., Tolkamp B.J., Kyriazakis I., 2011. Genetic parameters of feeding behavior traits and their relationship with live performance traits in modern broiler lines. *Poult. Sci.*, 90, 1197-1205.
- Huff G., Huff W., Rath N., Donoghue A., Anthony N., Nestor K., 2007. Differential effects of sex and genetics on behavior and stress response of turkeys. *Poult. Sci.*, 86, 1294-1303.
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B., Thorpe J.E., Graham W.D., Adams C.E., 1990. Social dominance and body size in Atlantic parr, *Salmo salar L.* *J. Fish Biol.*, 36, 877-881.
- Ingvartsen K.L., Dewhurst R.J., Friggens N.C., 2003. On the relationship between lactational performance and health: is it yield or metabolic imbalance that cause production diseases in dairy cattle? *Livest. Prod. Sci.*, 83, 277-308.
- Jensen P., Keeling L., Schutz K., Andersson L., Mormede P., Brandstrom H., Forkman B., Kerje S., Fredriksson R., Ohlsson C., Larsson S., Mallmin H., Kindmark A., 2005. Feather pecking in chickens is genetically related to behavioural and developmental traits. *Physiol. Behav.*, 86, 52-60.
- Johnsson J.I., Höjesjö J., Fleming I.A., 2001. Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 788-794.
- Jones R.J., Mills A.D., Faure J., Williams J.B., 1994. Restraint, fear, and distress in Japanese quail genetically selected for long or short tonic immobility reactions. *Physiol. Behav.*, 56, 529-534.
- Jones R.B., Blokhuis H.J., Beuving G., 1995. Open-field and tonic immobility responses in domestic chicks of two genetic lines differing in their propensity to feather peck. *Br. Poult. Sci.*, 36, 525-530.
- Jones R.M., Hermesesch S., Crump R.E., 2009. Evaluation of pig flight time, average daily gain and backfat using random effect models including growth group. *Proc. Assoc. Adv. Anim. Breed. Genet.*, 18, 199-202.
- Kanis E., Belt H.v.d., Groen A.F., Schakel J., de Greef K.H., 2004. Breeding for improved welfare in pigs: a conceptual framework and its use in practice. *Anim. Sci.*, 78, 315-329.
- Keeling L., Jensen P., 1995. Do feather pecking and cannibalistic hens have different personalities? *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 44, 257-281.
- Kjaer J.B., Sorensen P., 1997. Feather pecking behaviour in White Leghorns, a genetic study. *Br. Poult. Sci.*, 38, 333-341.
- Kjaer J.B., Sorensen P., Su G., 2001. Divergent selection on feather pecking behaviour in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 71, 229-239.
- Kjaer J.B., Mench J.A., 2003. Behaviour problems associated with selection for increased production. In: *Poult. Genet. Breed. Technol.*, Muir W.M., Aggrey S.E. (Eds). CABI I, Wallingford, U.K., 67-82.
- Kjaer J.B., de Jong I., 2005. Substrate preferences in chickens selected for and against feather pecking behaviour. In: *Proc. 7th Europ. Symp. Poult. Welfare*, Lublin, Poland, June 15-19, Polish Acad. Sci., 23, 299-300.
- Knap P.W., 2005. Breeding robust pigs. *Aust. J. Exp. Agric.*, 45, 763-773.
- Knap P.W., Merks J.W.M., 1987. A note on the genetics of aggressiveness of primiparous sows towards their piglets. *Livest. Prod. Sci.*, 17, 161-167.
- Koolhaas J.M., de Boer S.F., Bohus B., 1997. Motivational systems or motivational states: behavioural and physiological evidence. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 53, 131-143.
- Labroue F., Gueble R., Sellier P., 1997. Genetic parameters of feeding behaviour and performance traits in group-housed Large White and French Landrace growing pigs. *Genet. Sel. Evol.*, 29, 451-468.
- Laursen M.V., Boelling D., Mark T., 2009. Genetic parameters for claw and leg health, foot and leg conformation, and locomotion in Danish Holsteins. *J. Dairy Sci.*, 92, 1770-1777.
- Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau J.J., 1996. Genetic parameters of the twisted legs syndrome in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.*, 28, 177-195.
- Le Neindre P., Trillat G., Sapa J., Méniessier F., Bonnet J.N., Chupin J.M., 1995. Individual differences in docility in Limousin cattle. *J. Anim. Sci.*, 73, 2249-2253.
- Le Neindre P., Grignard L., Trillat G., Boissy A., Méniessier F., Sapa J., Boivin X., 2002. Docile Limousin cows are not poor mothers. *Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 19-23 August, 2002, Montpellier, France, comm. 14-13.
- Lepage O., Overli O., Petersson E., Jarvi T., Winberg S., 2000. Differential Stress Coping in Wild and Domesticated Sea Trout. *Brain Behav. Evol.*, 56, 259-268.
- Løvendahl P., Munksgaard L., 2005. Are time-budgets of dairy cows affected by genetic improvement of milk yield? *J. Dairy Sci.*, 88, 231.
- Luiting P., Urff E.M., 1991. Optimization of a model to estimate residual feed consumption in the laying hen. *Livest. Prod. Sci.*, 27, 321-338.
- Mambrini M., Sanchez M.P., Chevassus B., Labbé L., Quillet E., Boujard T., 2004. Selection for growth increases feed intake and affects feeding behaviour of brown trout. *Livest. Prod. Sci.*, 88, 85-98.
- Mercat M.J., Mormède P., 2002. Influences génétiques sur les processus d'adaptation et le comportement alimentaire chez le porc. *INRA Prod. Anim.*, 15, 349-356.
- Mignon-Grasteau S., Faure J.M., 2002. Génétique et adaptation : le point des connaissances chez les volailles. *INRA Prod. Anim.*, 15, 357-364.
- Mills A.D., Wood-Gush D.G., Hughes B.O., 1985. Genetic analysis of strain differences in pre-laying behaviour in battery cages. *Br. Poult. Sci.*, 26, 187-197.
- Mills A.D., Faure J.M., 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psych.*, 105, 25-38.
- Minvielle F., Mills A.D., Faure J.M., Monvoisin J.L., Gourichon D., 2002. Fearfulness and performance related traits in selected lines of Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Poult. Sci.*, 81, 321-326.
- Minvielle F., Kayang B.B., Inoue-Murayama M., Miwa M., Vignal A., Gourichon D., Neau A., Monvoisin J.L., Ito S., 2005. Microsatellite mapping of QTL affecting growth, feed consumption, egg production, tonic immobility and body temperature of Japanese quail. *BMC Genomics*, 6, 87.
- Mormède P., Foury A., Terenina E., Knap P.W., 2011. Breeding for robustness: the role of cortisol. *Animal*, 5, 651-657.
- Muir, W.M., 2005. Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs. *Genetics*, 170, 1247-1259.
- Nestor K.E., Anderson J.W., Patterson R.A., Velleman S.G., 2008. Genetics of growth and reproduction in the turkey. 17. Changes in genetic parameters over forty generations of selection for increased sixteen-week body weight. *Poult. Sci.*, 87, 1971-1979.
- Nkrumah J.D., Crews D.H., Basarab J.A., Price M.A., Okine E.K., Wang Z., Li C., Moore

- S.S., 2007. Genetic and phenotypic relationships of feeding behavior and temperament with performance, feed efficiency, ultrasound, and carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 85, 2382-2390.
- Olsson I.A.S., Keeling L.J., 2005. Why in earth? Dustbathing behaviour in jungle and domestic fowl reviewed from a Tinbergian and animal welfare perspective. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 93, 259-282.
- Olsson I., Gamborg C., Sandoe P., 2006. Taking ethics into account in farm animal breeding: What can the breeding companies achieve? *J. Agri. Environ. Ethic.*, 19, 37-46.
- Phocas F., Boivin X., Sapa J., Trillat G., Boissy A., Le Neindre P., 2006. Genetic correlations between temperament and breeding traits in Limousin heifers. *Anim. Sci.*, 82, 805-811.
- Quilter C.R., Blott S.C., Wilson A.E., Bagga M.R., Sargent C.A., Oliver G.L., Southwood O.I., Gilbert C.L., Mileham A., Affara N.A., 2007. Porcine maternal infanticide as a model for puerperal psychosis. *Am. J. Med. Genet., Part B Neuropsychiatric Genetics*, 144B, 862-868.
- Quinton C.D., Wood B.J., Miller S.P., 2011. Genetic analysis of survival and fitness in turkeys with multiple-trait animal models. *Poult. Sci.*, 90, 2479-2486.
- Rauw W.M., 2007. Physiological consequences of selection for increased performance. *Proc. Conf. Ass. Adv. Anim. Breed. Genet., Armidale, NSW, Australia*, 17, 240-247.
- Reiner G., Kohler F., Berge T., Fischer R., Hubner-Weitz K., Scholl J., Willems H., Mapping of quantitative trait loci affecting behaviour in swine. *Anim. Genet.*, 40, 366-376.
- Richard S., Arnould C., Guemene D., Leterrier C., Mignon-Grasteau S., Faure J.M., 2008. Etude de la réactivité émotionnelle chez la caille : une approche intégrée du bien-être animal. In : Numéro spécial, «20 ans de recherches en productions animales à l'INRA». Charley B., Herpin P., Perez J.M. (Eds). *INRA Prod. Anim.*, 21, 71-77.
- Richardson E.C., Kilgour R.J., Archer J.A., Herd R.M., 1999. Pedometers measure differences in activity in bulls selected for high or low net feed efficiency. *Proc. Australian Soc. Study Anim. Behav.*, vol. 26.16
- Riddell B.E., Swain D.P., 1991. Competition between hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): genetic variation for agonistic behaviour in newly-emerged wild fry. *Aquaculture*, 98, 161-172.
- Robinson D.L., Oddy V.H., 2004. Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. *Livest. Prod. Sci.*, 90, 255-270.
- Ruiz-Gomez M.d.L., Kittilsen S., Höglund E., Huntingford F.A., Sorensen C., Pottinger T.G., Bakken M., Winberg S., Korzan W.J., Overli O., 2008. Behavioral plasticity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with divergent coping styles: when doves become hawks. *Horm. Behav.*, 54, 534-538.
- Sadler L.J., Johnson A.K., Lonergan S.M., Nettleton D., Dekkers J.C.M., 2011. The effect of selection for residual feed intake on general behavioral activity and the occurrence of lesions in Yorkshire gilts. *J. Anim. Sci.*, 89, 258-266.
- Sartori C., Mantovani R., 2010. Genetics of fighting ability in cattle using data from the traditional battle contest of the Valdostana breed. *J. Anim. Sci.*, 88, 3206-3213.
- Savory C.J., 1995. Feather pecking and cannibalism. *World's Poult. Sci. J.*, 51, 215-219.
- Schmutz S.M., Stookey J.M., Winkelmann-Sim D.C., Waltz C.S., Plante Y., Buchanan F.C., 2001. A QTL study of cattle behavioral traits in embryo transfer families. *J. Hered.*, 92, 290-292.
- Schütz K.E., Kerje S., Jacobsson L., Forkman B., Carlborg O., Andersson L., Jensen P., 2004. Major growth QTLs in fowl are related to fearful behavior: possible genetic links between fear responses and production traits in a Red Junglefowl x White Leghorn intercross. *Behav. Genet.*, 34, 121-130.
- Schweitzer C., Poindron P., Arnould C.S., 2009. Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Dev. Psychobiol.*, 51, 311-321.
- Serenius T., Sevón-Aimonen M.L., Mäntysaari E.A., 2001. The genetics of leg weakness in Finnish Large White and Landrace populations. *Livest. Prod. Sci.*, 69, 101-111.
- Su G., Kjaer J.B., Sorensen P., 2005. Variance components and selection response for feather-pecking behavior in laying hens. *Poult. Sci.*, 84, 14-21.
- Sundstrom L.F., Petersson E., Hojesjo J., Johnsson J.I., Järvi T., 2004. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. *Behav. Ecol.*, 15, 192-198.
- Tolkamp B. J., Allcroft D.J., Austin E.J., Nielsen B.L., Kyriazakis I., 1998. Satiety splits feeding behavior into bouts. *J. Theor. Biol.*, 194, 235-250.
- Turner S.P., 2011. Breeding against harmful social behaviours in pigs and chickens: State of the art and the way forward. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 134, 1-9.
- Turner S.P., Roehe R., D'Eath R.B., Ison S.H., Farish M., Jack M.C., Lundeheim N., Rydhmer L., Lawrence A.B., 2009. Genetic validation of postmixing skin injuries in pigs as an indicator of aggressiveness and the relationship with injuries under more stable social conditions. *J. Anim. Sci.*, 87, 3076-3082.
- Väisänen J., Jensen P., 2003. Social versus exploration and foraging motivation in young red junglefowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 84, 139-158.
- Väisänen J., Lindqvist C., Jensen P., 2005. Co-segregation of behaviour and production related traits in an F3 intercross between red junglefowl and white leghorn laying hens. *Livest. Prod. Sci.*, 94, 149-158.
- van der Steen H.A.M., Schaeffer L.R., de Jong H., de Groot P.N., 1988. Aggressive behavior of sows at parturition. *J. Anim. Sci.*, 66, 271-279.
- Vandeputte M., Prunet P., 2002. Génétique et adaptation chez les poissons : domestication, résistance au stress et adaptation aux conditions de milieu. *INRA Prod. Anim.*, 15, 365-371.
- Vangen O., Holm B., Valros A., Lund M.S., Rydhmer L., 2005. Genetic variation in sows' maternal behaviour, recorded under field conditions. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 63-71.
- Velie B.D., Maltecca C., Cassady J.P., 2009. Genetic relationships among pig behavior, growth, backfat, and loin muscle area. *J. Anim. Sci.*, 87, 2767-2773.
- Visscher P.M., Goddard M.E., 1995. Genetic parameters for milk yield, survival, workability, and type traits for Australian dairy cattle. *J. Dairy Cattle*, 78, 205-220.
- Vollestad L.A., Quinn T.P., 2003. Trade-off between growth rate and aggression in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Anim. Behav.*, 66, 561-568.
- Von Felde A., Roehe R., Looft H., Kalm E., 1996. Genetic association between feed intake and feed intake behaviour at different stages of growth of group-housed boars. *Livest. Prod. Sci.*, 47, 11-22.
- Wilson K., Zanella R., Ventura C., Johansen H., Framstad T., Janczak A., Zanella A.J., Neibergs H.L., 2012. Identification of chromosomal locations associated with tail biting and being a victim of tail-biting behaviour in the domestic pig (*Sus scrofa domestica*). *J. Appl. Genet.*, 53, 449-456.
- Wirén A., Jensen P., 2011. A Growth QTL on chicken chromosome 1 affects emotionality and sociality. *Behav. Genet.*, 41, 303-311.
- Wright D., Nakamichi R., Krause J., Butlin R.K., 2006. QTL analysis of behavioral and morphological differentiation between wild and laboratory zebrafish (*Danio rerio*). *Behav. Genet.*, 90, 374-377.
- Wright D., Rimmer L.B., Pritchard V.L., Krause J., Butlin R.K., 2003. Inter and intra-population variation in shoaling and boldness in the zebrafish (*Danio rerio*). *Naturwissenschaften*, 90, 374-377.
- Xu H.P., Shen X., Zhou M., Luo C.L., Kang L., Liang Y., Zeng H., Nie Q.H., Zhang D.X., Zhang X.Q., 2010. The dopamine D2 receptor gene polymorphisms associated with chicken broodiness. *Poult. Sci.*, 89, 428-438.
- Young J.M., Cai W., Dekkers J.C.M., 2011. Effect of selection for residual feed intake on feeding behavior and daily feed intake patterns in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.*, 89, 639-647.
- Zhang Z.Y., Ren J., Ren D.R., Ma J.W., Guo Y.M., Huang L.S., 2009. Mapping quantitative trait loci for feed consumption and feeding behaviors in a White Duroc x Chinese Erhualian resource population. *J. Anim. Sci.*, 87, 3458-3463.

Annexe 1

- [1] Phocas F., Boivin X., Sapa J., Trillat G., Boissy A., Le Neindre P., 2006. Genetic correlations between temperament and breeding traits in Limousin heifers. *Anim. Sci.*, 82, 805-811.
- [2] Gutierrez-Gil B., Ball N., Burton D., Haskell M., Williams J.L., Wiener P., 2008. Identification of quantitative trait loci affecting cattle temperament. *J. Hered.*, 99, 629-638.
- [3] Désautés C., Bidanel J.P., Milan D., Iannuccelli N., Amigues Y., Bourgeois F., Caritez J.C., Renard C., Chevalet C., Mormede P., 2002. Genetic linkage mapping of quantitative trait loci for behavioral and neuroendocrine stress response traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, 80, 2276-2285.
- [4] Mignon-Grasteau S., Faure J.M., 2002. Génétique et adaptation : le point des connaissances chez les volailles. *INRA Prod. Anim.*, 15, 357-364.
- [5] Rodenburg T.B., Buitenhuis A.J., Ask B., Uitdehaag K.A., Koene P., van der Poel J.J., van Arendonk J., Bovenhuis H., 2004. Genetic and phenotypic correlations between feather pecking and open-field response in laying hens at two different ages. *Behav. Genet.* 34, 407-415.
- [6] Buitenhuis A.J., Rodenburg T.B., Siwek M., Cornelissen S.J.B., Nieuwland M.G.B., Crooijmans R.P.M.A., Groenen M.A.M., Koene P., Bovenhuis H., van der Poel J.J., 2005. Quantitative trait loci for behavioural traits in chickens. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 95-103.
- [7] Velie B.D., Maltecca C., Cassady J.P., 2009. Genetic relationships among pig behavior, growth, backfat, and loin muscle area. *J. Anim. Sci.*, 87, 2767-2773.
- [8] Bessei W., 1995. Genetics of feather pecking. *Proc. 2nd Europ. Poult. Breed. Roundtable*, Foulum, 6-8 septembre 73, 9-21.
- [9] Løvendahl P., Munksgaard L., 2005. Are time-budgets of dairy cows affected by genetic improvement of milk yield? *J. Dairy Sci.* 88, 231.
- [10] Reiner G., Kohler F., Berge T., Fischer R., Hubner-Weitz K., Scholl J., Willems H., 2009. Mapping of quantitative trait loci affecting behaviour in swine. *Anim. Genet.*, 40, 366-376.
- [11] McGlone J.J., Akins C.K., Green R.D., 1991. Genetic variation of sitting frequency and duration in pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 30, 319-322.
- [12] Heil G., Simianer H., Dempfle L., 1990. Genetic and phenotypic variation in prelaying behavior of Leghorn hens kept in single cages. *Poult. Sci.* 69, 1231-1235.
- [13] Silva B., Gonzalo A., Canon J., 2006. Genetic parameters of aggressiveness, ferocity and mobility in the fighting bull breed. *Anim. Res.*, 55, 65-70.
- [14] Grindflek E., Sehested E., 1996. Conformation and longevity in Norwegian pigs. In: *Proc. Nordiska Jordbruksforskarens Forening Seminar 265-Longevity of Sows*. Research Centre Foulum, Denmark, 77-83.
- [15] Stalder K.J., Knauer M., Baas T.J., Rothschild M.F., Mabry J.W., 2004. Sow longevity. *Pig News Info.* 25, 53N-74N.
- [16] Lundeheim N., 1987. Genetic analysis of osteochondrosis and leg weakness in the Swedish pig progeny testing scheme. *Acta Agric. Scand.*, 37, 159-173.
- [17] Fan B., Onteru S.K., Mote B.E., Serenius T., Stalder K.J., Rothschild M.F., 2009. Large-scale association study for structural soundness and leg locomotion traits in the pig. *Gen. Sel. Evol.*, 41, 14.
- [18] Laursen M.V., Boelling D., Mark T., 2009. Genetic parameters for claw and leg health, foot and leg conformation, and locomotion in Danish Holsteins. *J. Dairy Sci.*, 92, 1770-1777.
- [19] Boelling D., Fogh A., Nielsen U.S., 2007. Locomotion as a new trait: first results from Denmark. *Interbull Bulletin*, 37, 175-178.
- [20] Boettcher P.J., Dekkers J.C., Warnick L.D., Wells S.J., 1998. Genetic analysis of clinical lameness in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 81, 1148-1156.
- [21] Quinton C.D., Wood B.J., Miller S.P., 2011. Genetic analysis of survival and fitness in turkeys with multiple-trait animal models. *Poult. Sci.*, 90, 2479-2486.
- [22] Nkrumah J.D., Crews D.H., Basarab J.A., Price M.A., Okine E.K., Wang Z., Li C., Moore S.S., 2007. Genetic and phenotypic relationships of feeding behavior and temperament with performance, feed efficiency, ultrasound, and carcass merit of beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 85, 2382-2390.
- [23] Robinson D.L., Oddy V.H., 2004. Genetic parameters for feed efficiency, fatness, muscle area and feeding behaviour of feedlot finished beef cattle. *Livest. Prod. Sci.*, 90, 255-270.
- [24] von Felde A., Roehe R., Looft H., Kalm E., 1996. Genetic association between feed intake and feed intake behaviour at different stages of growth of group-housed boars. *Livest. Prod. Sci.*, 47, 11-22.
- [25] Labroue F., Gueble R., Sellier P., 1997. Genetic parameters of feeding behaviour and performance traits in group-housed Large White and French Landrace growing pigs. *Genet. Sel. Evol.*, 29, 451-468.
- [26] Howie J.A., Avendano S., Tolkamp B.J., Kyriazakis I., 2011. Genetic parameters of feeding behavior traits and their relationship with live performance traits in modern broiler lines. *Poult. Sci.*, 90, 1197-1205.
- [27] Houston R.D., Haley C.S., Archibald A.L., Rance K.A., 2005. A QTL affecting daily feed intake maps to chromosome 2 in pigs. *Mamm. Genome* 16, 464-470.

- [28] Zhang Z.Y., Ren J., Ren D.R., Ma J.W., Guo Y.M., Huang L.S., 2009. Mapping quantitative trait loci for feed consumption and feeding behaviors in a White Duroc x Chinese Erhualian resource population. *J. Anim. Sci.*, 87, 3458-3463.
- [29] Gilbert H., Al Aïn S., Bidanel J.P., Lagant H., Billon Y., Guillouet P., Noblet J., Sellier P., 2009. Divergent selection for residual feed intake in the growing pig: correlated effects on feeding behavior. In: *Research Swine Days, France*, 41, 31-32.
- [30] Sartori C., Mantovani R., 2010. Genetics of fighting ability in cattle using data from the traditional battle contest of the Valdostana breed. *J. Anim. Sci.*, 88, 3206-3213.
- [31] Løvendahl P., Damgaard L.H., Nielsen B.L., Thodberg K., Su G., Rydhmer L., 2005. Aggressive behaviour of sows at mixing and maternal behaviour are heritable and genetically correlated traits. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 73-85.
- [32] Hellbrügge B., Tölle K.H., Bennewitz J., Henze C., Presuhn U., Krieter J., 2008. Genetic aspects regarding piglet losses and the maternal behaviour of sows. Part 2. Genetic relationship between maternal behaviour in sows and piglet mortality. *Animal*, 2, 1281-1288.
- [33] Buitenhuis A.J., Rodenburg T.B., van Hierden Y.M., Siwek M., Cornelissen S.J., Nieuwland M.G., Crooijmans R.P., Groenen M.A., Koene P., Korte S.M., 2003. Mapping quantitative trait loci affecting feather pecking behavior and stress response in laying hens. *Poult. Sci.*, 82, 1215-1222.
- [34] Kjaer J.B., Sorensen P., 1997. Feather pecking behaviour in White Leghorns, a genetic study. *Br. Poult. Sci.*, 38, 333-341.
- [35] Su G., Kjaer J.B., Sorensen P., 2005. Variance components and selection response for feather-pecking behavior in laying hens. *Poult. Sci.*, 84, 14-21.
- [36] Le Neindre P., Grignard L., Trillat G., Boissy A., Menissier F., Sapa J., Boivin X., 2002. Docile Limousin cows are not poor mothers. *Proc. 7th World Congress Genet. Appl. Livest. Prod.*, 19-23 August, 2002, Montpellier, France, 14-13.
- [37] Grandinson K., Rydhmer L., Strandberg E., Thodberg K.D., 2003. Genetic analysis of on-farm tests of maternal behaviour in sows. *Livest. Prod. Sci.*, 83, 141-151.
- [38] Vangen O., Holm B., Valros A., Lund M.S., Rydhmer L., 2005. Genetic variation in sows' maternal behaviour, recorded under field conditions. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 63-71.
- [39] Morris C.A., Cullen N.G., Kilgour R., Bremner K.J., 1994. Some genetic-factors affecting temperament in bos-taurus cattle. *New Zeal. J. Agric. Res.*, 37, 167-175.
- [40] Hoppe S., Brandt H.R., Erhardt G., Gauly M., 2008. Maternal protective behaviour of German Angus and Simmental beef cattle after parturition and its relation to production traits. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 114, 297-306.
- [41] Schmutz S.M., Stookey J.M., Winkelman-Sim D.C., Waltz C.S., Plante Y., Buchanan F.C., 2001. A QTL study of cattle behavioral traits in embryo transfer families. *J. Hered.*, 92, 290-292.
- [42] Holl J.W., Rohrer G.A., Brown-Brandl T.M., 2010. Estimates of genetic parameters among scale activity scores, growth, and fatness in pigs. *J. Anim. Sci.*, 88, 455-459.
- [43] Hoppe S., Brandt H.R., König S., Erhardt G., Gauly M., 2010. Temperament traits of beef calves measured under field conditions and their relationships to performance. *J. Anim. Sci.*, 88, 1982-1989.
- [44] Craig J.V., Muir W.M., 1989. Fearful and associated responses of caged White Leghorn hens: genetic parameter estimates. *Poult. Sci.*, 68, 1040-1046.
- [45] Gauly M., Mathiak H., Hoffmann K., Kraus M., Erhardt G.D., 2001. Estimating genetic variability in temperamental traits in German Angus and Simmental cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 74, 109-119.
- [46] Schütz K.E., Kerje S., Jacobsson L., Forkman B., Carlborg O., Andersson L., Jensen P., 2004. Major growth QTLs in fowl are related to fearful behavior: possible genetic links between fear responses and production traits in a Red Junglefowl x White Leghorn intercross. *Behav. Genet.*, 34, 121-130.
- [47] Jones R.M., Hermesch S., Crump R.E., 2009. Evaluation of pig flight time, average daily gain and backfat using random effect models including growth group. *Proc. Assoc. Adv. Anim. Breed. Genet.*, 18, 199-202.
- [48] Burrow H.M., 2001. Variances and covariances between productive and adaptative traits and temperament in a composite breed of tropical beef cattle. *Livest. Prod. Sci.*, 70, 213-233.

Résumé

L'amélioration génétique des caractères de production peut engendrer des modifications du comportement des animaux. La capacité d'adaptation des animaux aux changements qui s'opèrent dans leur environnement peut contribuer au maintien de hauts niveaux de production dans une large gamme de conditions d'élevage. Il pourrait donc être opportun d'intégrer des critères de comportement dans les programmes d'amélioration génétique. Cette synthèse fait le point sur les connaissances génétiques (héritabilités et gènes ou QTL) du comportement des bovins, porcins, volailles et des poissons, ainsi que sur les corrélations génétiques connues avec les caractères de production. Les stratégies d'amélioration génétique diffèrent entre ces quatre productions. Il est nécessaire d'enregistrer l'activité alimentaire dans toutes les productions, d'améliorer la capacité de locomotion des poulets de chair et des bovins laitiers, d'améliorer la docilité des bovins allaitants et éventuellement de réduire l'agressivité des porcins, tout en favorisant le comportement maternel des animaux. Chez les poules pondeuses, l'amélioration doit concerner en priorité la sensibilité face à des modifications soudaines de l'environnement physique car des comportements sociaux mal adaptés peuvent en résulter. Les difficultés associées à la mise en œuvre de telles stratégies relèvent du fait que de la variabilité entre populations ou entre lignées existe et que la relation entre réactivité en conditions expérimentales et en conditions d'élevage commercial est généralement inconnue. Des interactions génotype – milieu influencent l'expression du comportement, mais elles sont très rarement évaluées. Ces points doivent être étudiés avant la prise en compte de caractères comportementaux dans les programmes d'amélioration génétique.

Abstract

Genetics of behavioural adaptation of livestock to farming conditions: the case of cattle, pig, poultry and fish productions

The genetic improvement of production traits induces modifications in the behaviour of livestock. The capacity of adaptation of animals to environmental changes contributes to high levels of production under a wide range of farming conditions. Including behavioural criteria in selective breeding programmes could become appropriate. This review summarizes the knowledge on genetic parameters (heritability values, genes and QTL) for behaviour in cattle, pigs, poultry and fish, and genetic correlations with production traits. The genetic strategies to improve the behavioural capacity for adaptation differ between these livestock productions. Feeding activity has to be recorded. The locomotor capacity of broilers and dairy cattle, and the docility of beef cattle need to be improved. In Pigs, aggressiveness could be reduced and maternal behaviour should be enhanced. There is a greater emphasis on acute sensitivity to environmental stress in laying hens because maladaptive social behaviour can arise. Difficulties to develop such strategies refer to variability between populations or lines, and the correlation between reactivity in an experimental environment and in commercial farming conditions is generally unknown. There should be important interactions between genetics and the environment that are seldom assessed. These questions should be addressed before integrating behavioural traits in selective breeding programs.

CANARIO L., MIGNON-GRASTEAU S., DUPONT-NIVET M., PHOCAS F., 2013. Génétique de l'adaptation comportementale des animaux aux conditions d'élevage : le cas des productions bovines, porcines, avicoles et aquacoles. INRA Prod. Anim., 26, 1, 35-50.