

¹ INRA, Station de Recherches Avicoles,
37380 Tours

² INRA, Laboratoire de Génétique
Cellulaire, 31326 Castanet-Tolosan

³ INRA, Laboratoire de Neurogénétique
et Stress, Institut F. Magendie,
33077 Bordeaux Cedex

⁴ INRA SCRIBE, Campus de Beaulieu,
35042 Rennes Cedex

⁵ INRA Institut de Neurosciences
Physiologiques et Cognitives;
INPC.CNRS 31 Chemin Joseph-Aiguier,
13402 Marseille Cedex 20

Génétique et adaptation des animaux d'élevage : introduction

Dans le débat actuel sur le bien-être animal, la question du rôle de la génétique est souvent évoquée. Mais il est d'autant plus difficile d'apprécier son importance que la notion de bien-être recouvre à la fois des composantes comportementales, physiologiques et pathologiques. Les études éthologiques permettent d'évaluer le répertoire comportemental de l'animal et de repérer d'éventuelles perturbations. Les critères physiologiques d'évaluation du bien-être sont basées sur les réponses des systèmes endocriniens et neurovégétatifs. Enfin les paramètres pathologiques portent sur la fréquence et la nature des maladies et blessures. Le choix de ces critères reposant sur la notion d'adaptation, il est possible d'apporter un premier élément de réponse à la question du rôle de la génétique dans le bien-être en étudiant la génétique des capacités d'adaptation. En conséquence le but de ce dossier, rédigé dans le cadre du réseau Agri Bien-être animal et avec le soutien financier de la Direction générale de l'Alimentation, est d'établir le bilan des données existantes sur la génétique des capacités d'adaptation des principales espèces d'animaux d'élevage.

Les capacités d'adaptation de l'animal ont été définies comme son aptitude à s'ajuster, que ce soit en réponse à un stress particulier ou dans

les conditions normales d'élevage. Cette définition inclut les comportements alimentaires, relationnels et locomoteurs, ainsi que la réactivité au stress, appréciée par l'étude des comportements et des marqueurs biochimiques et endocriniens (Dantzer 2001). Cependant, pour limiter notre propos, nous avons écarté de ce dossier, malgré leur importance, l'étude des aptitudes maternelles, de la résistance aux maladies et des facilité de vêlage.

Résumé

Face à la complexité de la mesure du bien-être des animaux, étudier la génétique des capacités d'adaptation des animaux à leurs conditions d'élevage ou leurs réponses de stress dans diverses situations peut apporter un premier élément de réponse à la question de l'importance de la génétique dans le bien-être des animaux. Mais ce type d'études soulève de nombreuses questions : les capacités d'adaptation ne peuvent se résumer à une seule mesure, le choix et l'interprétation des tests comportementaux et physiologiques sont délicats, notamment parce que les facteurs de variation des résultats sont très nombreux (milieu d'élevage, environnement social, expérience de l'animal, nature des stimuli...). De plus l'analyse génétique des données soulève souvent des questions méthodologiques. Les développements de la génomique permettront de préciser le rôle de la génétique dans ces caractères ainsi que de mieux comprendre la nature des liaisons entre différentes mesures des capacités d'adaptation. Mais elle ne permettront de s'affranchir ni de la question de l'interprétation des résultats ni de la prudence à avoir sur leur portée.

Pour étudier les relations entre génétique et capacités d'adaptation, il faut remonter aux débuts de la domestication des animaux. Celle-ci a en effet été définie par Price (1999) comme « le processus par lequel une population animale devient adaptée à l'homme et à un environnement de captivité par des changements génétiques intervenant au cours des générations et des étapes de développement renouvelées à chaque génération ». Les prin-

cipaux phénomènes génétiques en cause sont la consanguinité, la dérive génétique et la sélection (Ollivier 1981). Les deux premières, qui résultent de la taille limitée des populations, entraînent des variations aléatoires des fréquences géniques. La sélection, qu'elle soit naturelle ou artificielle, va au contraire modifier les caractères de façon directionnelle. Elle intervient au cours de la domestication selon trois modalités. En réduisant la pression de sélection exercée sur des caractères nécessaires à la vie sauvage, la domestication entraîne tout d'abord une relaxation de la sélection naturelle, voire même une contre-sélection sur ces caractères. Tel est notamment le cas de la réaction de retrait face à l'homme chez le mouton (Lankin 1997) ou, chez le rat, de la réticence devant des aliments nouveaux dont l'innocuité n'a pas encore été testée (Kronenberger et Medioni 1985). En modifiant les conditions de milieu, la domestication peut également influencer la sélection naturelle. Ainsi Kawahara (1972, cité par Price 1999) a-t-il observé en trois générations une amélioration nette du taux de fertilité de cailles japonaises après leur capture. La sélection artificielle, enfin, qui s'exerce à travers le choix des reproducteurs, est la seule qui soit spécifique de la domestication. Si elle est à l'origine des races d'animaux, son action a longtemps été limitée par la nécessité de conserver des cheptels de taille suffisante. De ce fait la pression de sélection ne pouvait être que faible d'où le qualificatif d'évolutionniste donné à la domestication par Price et King (1968).

Aujourd'hui, les progrès de la zootechnie, joints aux développements de la génétique quantitative, ont permis d'appliquer une sélection très efficace sur les caractères d'intérêt économique. Mais les conséquences d'une telle sélection sur les capacités d'adaptation des animaux restent encore mal connues. La théorie montre que le risque d'une réduction de ces dernières en réponse indirecte à la sélection existe (Ollivier 1981). Ce risque est d'autant plus élevé que les caractères concernés ont une forte composante génétique (appréciée par l'héritabilité) et présentent une corrélation génétique élevée avec les critères de sélection. Prévenir d'éventuels effets indirects de la sélection sur l'adaptation implique de connaître le déterminisme génétique des caractères d'adaptation. Mais ce type d'étude soulève des difficultés particulières.

1 / Difficultés inhérentes à l'étude génétique de l'adaptation des animaux

L'utilisation des tests permettant de mesurer les capacités d'adaptation des animaux est délicate. La plupart ont été élaborés pour des rongeurs de laboratoire. Or la biologie et les motivations de ces espèces souvent nocturnes et vivant dans des terriers diffèrent de celles des espèces d'élevage. Ainsi les tests de labyrinthe, a fortiori quand ils sont aquatiques, ne peuvent-ils pas être transposés aisément aux espèces domestiques.

De plus, les processus d'adaptation sont des phénomènes dynamiques qui résultent d'une cascade de réactions (Ramos et Mormède 1998) dépendant du stimulus utilisé, de la sensibilité de l'animal à ce stimulus, de la réactivité de son système nerveux central et du mode d'expression de la réponse adaptative, biologique ou comportementale. L'expression des capacités d'adaptation dépend non seulement du milieu dans lequel est placé l'animal mais aussi de son expérience passée, même prénatale (Vallee *et al* 1997) puis celle-ci modifie la réaction de l'axe hypothalamo-hypophysaire (Henry *et al* 1994). Le contexte social intervient également : présence ou absence de congénères, interactions avec ces derniers (Boissy et Le Neindre 1997). Il en est de même des motivations de l'animal pour réaliser le test retenu. Il est donc très difficile de standardiser les conditions de test (Boissy et Le Neindre 1997, Boissy *et al* 2002a) et essentiel de définir le caractère (phénotype) étudié aussi précisément que possible. Ainsi Guillot *et al* (1995) ont-ils étudié l'agressivité de souris consanguines mâles. Si certaines souches se révèlent toujours agressives, d'autres ne le sont qu'en présence de certains types génétiques.

Du fait de cette complexité, il est impossible d'évaluer l'ensemble des capacités d'adaptation par une seule mesure. De nombreuses facettes de l'adaptation doivent être étudiées, d'où l'intérêt de réaliser des analyses multivariées pour mieux comprendre les interactions entre caractères (Ramos et Mormède 1998). Ainsi Cruz *et al* (1994) ont-ils identifié les principaux facteurs de variation de la réactivité du rat dans le test du labyrinthe en croix surélevé. Les deux premiers facteurs sont l'anxiété et l'activité locomotrice, tandis que le troisième reflète la capacité à prendre une décision. Ce résultat a ensuite été confirmé par plusieurs études. Il y a donc plusieurs composantes qui sous-tendent la réactivité émotionnelle : l'anxiété et la locomotion sont des facteurs indépendants, la première pouvant elle-même être décomposée plus avant. Des résultats similaires ont été obtenus par Désautés *et al* (1997) chez le porc et, plus récemment, par Mignon-Grasteau *et al* (2003) chez la caille. Si la nécessité de considérer plusieurs mesures apparaît clairement, son application est très délicate. En effet, il s'agit de mesures souvent très lourdes, difficilement compatibles avec les effectifs nécessaires aux études génétiques et avec les contraintes du terrain. Tel est en particulier le cas de l'observation de comportements, même si les méthodes d'analyse d'images peuvent permettre d'automatiser certaines observations.

Enfin, l'analyse génétique de ces caractères soulève des difficultés particulières. Comme pour tout caractère, il est nécessaire de faire des mesures sur plusieurs centaines d'animaux pour pouvoir estimer l'importance relative des capacités génétiques de l'animal, des effets du milieu et de leur interaction. Mais, dans ce cas, c'est non seulement l'environnement physique (alimentation, température, éclairage...) qui va intervenir, mais aussi

l'environnement social, la nature du stimulus utilisé ou encore l'ontogenèse de l'animal. Ce problème est particulièrement important pour les animaux domestiques, en particulier pour ceux de grande taille, répartis dans différents élevages. De ce fait, les héritabilités des caractères de comportements sont le plus souvent plus faibles lorsqu'elles sont estimées sur des animaux de rente que sur ceux de laboratoire. Les relations avec l'expérimentateur sont également importantes. Cela peut expliquer que, à l'inverse de ce que l'on observe généralement pour les performances économiques, la note de comportement donnée par l'éleveur puisse se révéler plus héritable que la même appréciation réalisée de façon ponctuelle par un technicien parcourant différents élevages (Network for swine breeding and ethology, 2002).

De plus l'analyse des données de comportement soulève souvent des problèmes méthodologiques, car les méthodes les plus couramment utilisées sont fondées sur l'hypothèse d'une distribution normale des caractères. Or cette distribution est très rarement observée pour les données de comportement. Celles-ci sont en effet souvent des comptages de séquences d'activités ou des rangs, dont l'analyse va nécessiter le recours à des méthodes non-paramétriques. Les mesures effectuées peuvent être, de plus, pour des contraintes de temps évidentes, limitées dans le temps. Des méthodes spécifiques d'analyse de ces données dites censurées sont désormais disponibles (Ducrocq *et al* 1989).

L'ensemble de ces difficultés explique que les données disponibles sur la génétique des capacités d'adaptation soient encore limitées. L'identification des gènes en cause permettrait de suggérer de nouvelles mesures ou des critères de sélection originaux.

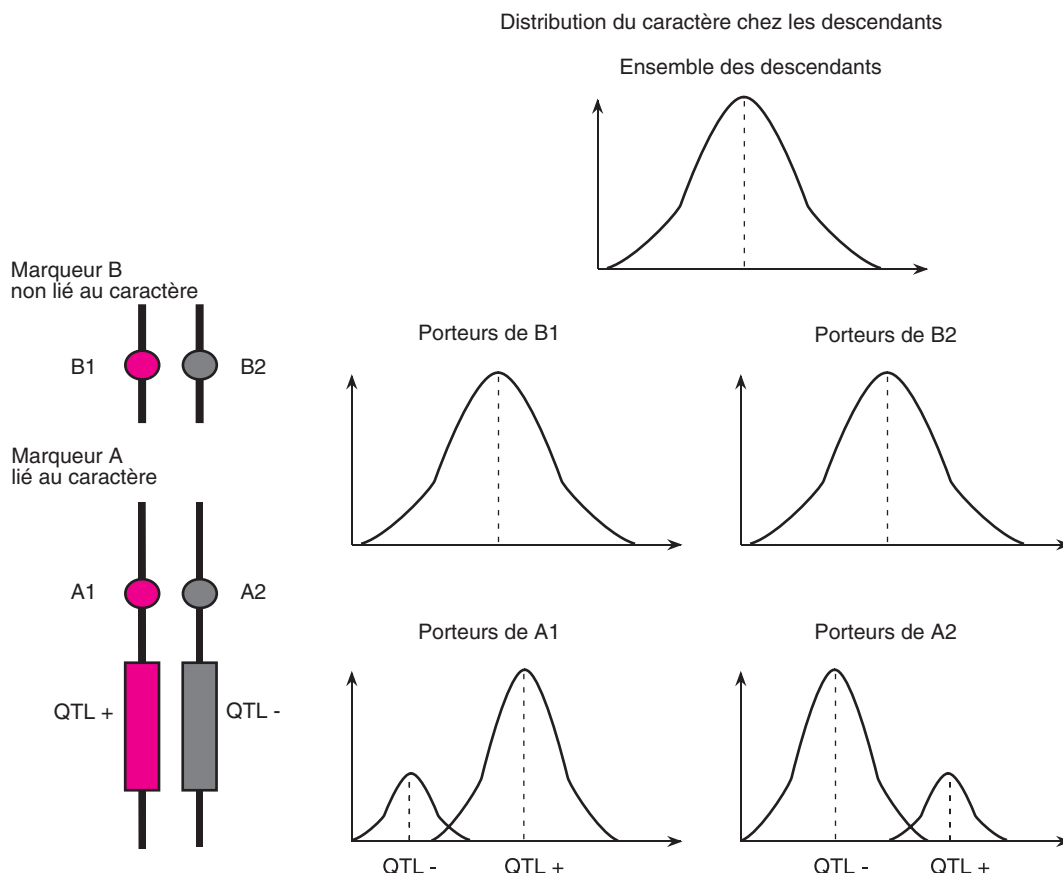
2 / Perspectives ouvertes par les développements de la génomique

La recherche des gènes contrôlant les capacités d'adaptation a débuté chez les animaux d'élevage. Elle devrait permettre de mieux comprendre les mécanismes adaptatifs et, par suite, d'identifier de nouveaux indicateurs du bien-être des animaux.

2.1 / Génomique positionnelle ou recherche de locus à effets quantitatifs

L'approche positionnelle (Le Roy et Elsen 2000) vise à identifier les zones du génome impliquées dans le contrôle du caractère. Le principe général est de rechercher s'il existe, dans la descendance de parents hétérozygotes, des différences de performances moyennes selon l'allèle au marqueur transmis (associations entre marqueurs et caractère, figure 1), et ce pour un grand nombre de marqueurs répartis sur l'ensemble du génome. Elle implique donc des moyens conséquents, pour pouvoir mesurer des effectifs impor-

Figure 1. Principe de la détection de QTL.



tants d'animaux et les géotyper pour un nombre suffisant de marqueurs.

Des locus à effets quantitatifs, ou QTL pour *Quantitative Trait Loci*, contrôlant certaines capacités d'adaptation ont déjà été identifiés, en particulier chez les rongeurs utilisés en laboratoire ; ils faciliteront sans doute l'identification des zones du génome intervenant sur les capacités d'adaptation des animaux, et ce d'autant plus probablement que les caractères étudiés sont voisins. Si plusieurs QTL concernant la dépendance à la drogue ou l'alcool (voir par exemple Melo *et al* 1996) ou la réaction à l'administration de différentes drogues ont déjà été identifiés (voir par exemple Mogil *et al* 1997 ou Gershenfeld *et al* 1999), la plupart interviennent dans le contrôle des réactions de peur (Plomin *et al* 1991, Neiderhiser *et al* 1992, Désautés *et al* 1997, Gershenfeld et Paul 1997, Gershenfeld *et al* 1997, Valentinuzzi *et al* 1998, Ramos *et al* 1999, Talbot *et al* 1999, Fernandez-Teruel *et al* 2002, Yoshikawa *et al* 2002). Les résultats de Gershenfeld et Paul (1997) illustrent en particulier à la fois l'intérêt de cette démarche et la complexité du contrôle des capacités d'adaptation. En effet ces auteurs ont identifié plusieurs QTL intervenant sur deux mesures de tendance à la peur (comportement en open field et test de transition entre lumière et obscurité) mais aucun d'entre eux n'intervient sur les deux mesures à la fois. A l'inverse, Fernandez-Teruel *et al* (2002) observent un QTL situé sur le chromosome 5 du rat qui influence plusieurs comportements de peur.

Malgré son efficacité, cette approche ne permet pas de s'abstraire du problème des définitions des caractères comportementaux. Ainsi, dans l'étude menée par Guillot *et al* (1995) sur le comportement agressif de la souris, le temps de latence du combat ainsi que le nombre d'attaques sont contrôlés par plusieurs QTL dont l'un, situé sur le chromosome Y, est proche de la zone portant le gène codant la stéroïde sulfatase (STS). La concentration de cette enzyme dans le foie est très fortement corrélée avec les comportements agressifs mesurés dans ces conditions, ce qui en fait un gène candidat très intéressant (Le Roy *et al* 1999). Mais cette corrélation disparaît totalement si l'on modifie les conditions de mesure, ce qui illustre à nouveau l'importance de la définition des caractères et la prudence à avoir sur la portée des résultats.

Les gènes expliquant ces QTL peuvent contrôler des mécanismes de régulation très généraux et agir ainsi sur de nombreux caractères, adaptatifs ou non. Ainsi, une recherche de QTL a été menée sur un croisement entre les races porcines Meishan et Large White, qui ont un comportement différent en open field (Désautés *et al* 1997). Elle a permis de mettre en évidence l'effet de plusieurs régions chromosomiques, dont la plus importante, située sur le chromosome 7, est impliquée dans le contrôle du taux de cortisol après stress (Désautés *et al* 2002). Cette même région de génome est d'ailleurs significativement liée à la composition de la carcasse (taux de viande maigre). Le gène codant la protéine appelée

transcortine (ou CBG pour Corticosteroid-binding globulin), responsable du transport plasmatique des corticostéroïdes correspond sans doute à ce QTL. Ce gène, qui apparaît très polymorphe, serait donc responsable d'une partie de la variabilité des concentrations circulantes de cortisol et des caractères associés (Ousova *et al* 2002). Ces résultats ont fait l'objet d'un dépôt de brevet (31/10/2001).

Mais si, dans ce cas, le gène responsable du QTL a très probablement été identifié, il sera le plus souvent nécessaire de mettre en place de nouveaux dispositifs expérimentaux pour affiner la position du QTL (Bidanel et Genêt 2001) et, si possible, identifier le gène sous-jacent. Les données récemment acquises sur la génomique de différentes espèces (notamment chez la souris et l'homme) peuvent faciliter cette étape (Mulsant 2001)

2.2 / Génomique fonctionnelle

La génomique fonctionnelle vise à identifier les gènes dont l'expression est liée à une fonction ou à un caractère (Hatey 2000). Elle s'intéresse en particulier à l'expression des ARN messagers, première étape de la cascade menant des gènes aux protéines puis aux caractères phénotypiques (Douaire *et al* 2001) et ne s'applique donc qu'aux gènes dont le niveau et non le type d'expression varie. Face aux nombreuses perspectives ouvertes par cette démarche, s'est imposée l'importance d'une étude systématique de l'ensemble des ARN exprimés par un tissu ou un type cellulaire donné (transcriptome). Cette démarche bénéficiera largement des avancées actuelles : le séquençage de certains génomes peut en effet permettre d'identifier les gènes homologues des autres espèces, ce qui souligne l'intérêt à la fois de la génomique comparée et des analyses comparatives entre espèces. L'étude systématique des protéines sécrétées, ou protéome, permet de plus la recherche de variants protéiques. L'ensemble de ces études permettra d'identifier de nouveaux gènes, de mieux comprendre les interactions entre gènes et d'approfondir l'étude de la variabilité génétique.

Les applications aux capacités d'adaptation seront sans aucun doute nombreuses. Ainsi le projet européen Stressgenes (www.irisa.fr/stressgenes), en cours de réalisation, a pour but d'analyser de façon aussi exhaustive que possible l'ensemble du génome en comparant le niveau d'expression des gènes de poissons soumis à différents stress. Ce projet s'appuie sur trois séries de modèles génétiques de sensibilité à un stress :

- des familles de truites arc-en-ciel sélectionnées de manière divergente sur la mesure du cortisol plasmatique en réponse à un stress aigu ;
- des familles de truites arc-en-ciel sélectionnées pour leur performances de croissance en eau douce ;
- des familles de truites Fario susceptibles ou non de s'adapter à l'eau de mer (euryhalinité).

Quelle que soit l'approche génétique retenue, le choix et l'interprétation des caractères

mesurés resteront primordiaux. La variabilité du caractère est également à considérer, de même que les éventuels modèles animaux disponibles, d'où l'importance d'un bilan approfondi des connaissances disponibles.

Conclusions

L'objectif de ce dossier est de réaliser un inventaire des données existantes sur l'importance de la génétique dans les capacités d'adaptation des principales espèces domestiques, afin de fournir les éléments techniques et scientifiques utiles aux discussions (en particulier réglementaires) sur ce thème. Pour chacune de ces espèces, ont été abordées les comparaisons de génotypes puis les estimations de paramètres génétiques (héritabilités et corrélations génétiques) réalisées intra-génotype. Les comparaisons de génotypes sont plus faciles à réaliser car elles nécessitent des effectifs plus réduits et sont de ce fait souvent utilisées pour comparer notamment des animaux de types extrêmes (animaux sauvages ou domestiques, races rustiques ou performantes,...) élevés dans les mêmes conditions. Si les différences observées sont probablement d'origine génétique, elles ne signalent pas nécessairement une association inévitable entre les capacités d'adaptation et les caractéristiques pour lesquelles les souches diffèrent. La dérive génétique peut en effet suffire à expliquer ces différences. C'est la valeur des paramètres génétiques estimés dans la population concernée qui permet de préciser l'importance de la liaison génétique entre caractères. Ainsi, le rapport européen sur le bien-être du poulet (Anonyme 2000) note que les troubles locomoteurs sont plus fréquents chez les poulets de type lourd destinés à la production de viande. Si cette obser-

vation suggère fortement une relation entre capacité de croissance et sensibilité aux troubles locomoteurs, les faibles estimations des corrélations génétiques entre ces deux caractères obtenues par Le Bihan-Duval *et al* (1996) ne renforcent pas du tout cette hypothèse.

Les bilans ont été dressés espèce par espèce car les situations et les caractères étudiés varient dans de larges proportions entre espèces. Le degré de domestication intervient : si l'effet de la domestication reste à préciser chez les espèces de poissons, pour la plupart encore proches de l'état sauvage (Vandeputte et Prunet 2002, ce numéro), il apparaît désormais nécessaire de mieux prendre en compte l'autonomie potentielle des ruminants domestiques (bovins, ovins ou caprins) du fait de la moindre disponibilité des éleveurs et de l'accroissement de la taille des troupeaux (Boissy *et al* 2002b, ce numéro). Les modes d'élevage conditionnent également le choix des caractères étudiés : ainsi, après de nombreuses études menées sur les critères d'adaptation des poules à l'élevage en cage, le développement d'élevages de poudeuses en plein air suscite de nouveaux travaux sur l'importance de la génétique dans la tendance au picage et au cannibalisme (Mignon-Grasteau et Faure 2002, ce numéro). La sensibilité du porc au stress subi à l'abattage et ses conséquences en terme de qualité de la viande ont été à l'origine de nombreuses études (Mercat et Mormède 2002, ce numéro). Chez le Cheval (Hausberger et Ricard 2002, ce numéro), le choix des tests est encore en discussion et les caractéristiques biologiques de cette espèce compliquent les analyses. Mais, dans tous les cas, l'intérêt pour ce domaine est clair et les perspectives de recherche nombreuses.

Références

- Anonyme, 2000. The welfare of chickens kept for meat production (broilers). Report from the European committee on animal health and animal welfare.
- Bidanel J.P., Genêt C., 2001. Plans d'expérience pour la localisation fine de QTL. In : QTL : de la détection à l'utilisation, Batz sur Mer, 24-26 Septembre 2001, 37-44.
- Boissy A., Le Neindre P., 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology and Behavior*, 61, 693-699.
- Boissy A., Fisher A., Bouix J., Boivin X., Le Neindre P., 2002a. Genetics of fear and fearfulness in domestic herbivores. In : Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Montpellier, 23-30 Août, INRA-CIRAD.
- Boissy A., Le Neindre P., Gastinel P.L., Bouix J., 2002b. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Prod. Anim.*, 15, 373-382.
- Cruz A.P.M., Frei F., Graeff F.G., 1994. Ethopharmacological analysis of rat behavior on the elevated plus-maze. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 49, 171-176.
- Dantzer R., 2001. Comment les recherches sur la biologie du bien-être animal se sont-elles construites ? In : F. Burgat, R. Dantzer (eds) Les animaux d'élevage ont-ils droit au bien-être?, 85-104. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Désautés C., Bidanel J.P., Mormède P., 1997. Genetic study of behavioural and pituitary-adrenocortical reactivity in response to an environmental challenge in pigs. *Livestock Production Science*, 72, 185-198.
- Désautés C., Bidanel J.P., Milan D., Iannuccelli 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. *Journal of Animal Science*, 80, 2276-2285.
- Douaire M., Vignal A., Duclos M., Dambrine, G., 2001. Les outils de la génomique et leurs applications en génétique avicole. In : Quatrièmes journées de la Recherche Avicole, 357-364. INRA-ITAVI-AFSSA, Paris.
- Ducrocq V., Quaas R.L., Pollak, E.J., Casella G., 1989. Length of productive life of dairy cows. 2. Variance component estimation and sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, 71, 3071-3079.
- Fernandez-Teruel A., Escorihuela R.M., Gray J.A., Aguilar R., Gil L., Gimenez-Llort L., Tobena A., Bhomra A., Nicod A., Mott R., Driscoll P., Dawson G.R., Flint J., 2002. A quantitative trait locus influencing anxiety in the laboratory rat. *Genetical Research*, 12, 618-626.
- Gershenfeld H.K., Paul S.M., 1997. Mapping quantitative trait loci for fear-like behaviors in mice. *Genomics*, 46, 1-8.
- Gershenfeld H.K., Neumann P.E., Mathis C., Crawley J.N., Li X., Paul S.M., 1997. Mapping quantitative trait loci for open-field behavior in mice. *Behavior Genetics*, 27, 201-210.
- Gershenfeld H.K., Neumann P.E., Li X., St Jean P.L., Paul S.M., 1999. Mapping quantitative trait loci for seizure response to a GABA receptor inverse agonist in mice. *Journal of Neuroscience*, 19, 3731-3738.

- Guillot P.V., Carlier M., Maxson S.C., Roubertoux P.L., 1995. Internale aggression tested in two procedures, using four inbred strains of mice and their reciprocal congenics : Y chromosomal implications. *Behavior Genetics*, 25, 357-360.
- Hatey F., 2000. Recherche de gènes associés à des fonctions : L'approche fonctionnelle. INRA Productions Animales, hors série "Génétique moléculaire : principes et application aux populations animales", 153-160.
- Hausberger M., Ricard A., 2002. Génétique et comportement chez le cheval. INRA Prod. Anim., 15, 383-389.
- Henry C., Kabbaj M., Simon H., Moal M.L., Maccari S., 1994. Prenatal stress increases the hypothalamo-pituitary-adrenal axis response in young and adult rats. *Journal of Neuroendocrinology*, 6, 341-345.
- Kronenberg J.P., Medioni J., 1985. Food neophobia in wild and laboratory mice (*mus musculus domesticus*). *Behavioral Processes*, 11, 53-59.
- Lankin V., 1997. Factors of diversity of domestic behaviour in sheep. *Genetics Selection Evolution*, 29, 73-92.
- Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau J.J., 1996. Genetic parameters of the twisted legs syndrome in broiler chickens. *Genetics Selection Evolution*, 28, 177-195.
- Le Roy I., Mortaud S., Tordjman S., Donsez-Darcel E., Carlier M., Degrelle H., Roubertoux P.L., 1999. Genetic correlation between steroid sulfatase concentration and initiation of attack behavior in mice. *Behavior Genetics*, 29, 131-136.
- Le Roy P., Elsen J.M., 2000. Principes de l'utilisation des marqueurs génétiques pour la détection des gènes influençant les caractères quantitatifs. INRA Productions Animales, hors série "Génétique moléculaire : principes et application aux populations animales", 211-215.
- Melo J.A., Shendure J., Pociask K., Silver L.M., 1996. Identification of sex-specific quantitative trait loci controlling alcohol preference in C57BL/6J mice. *Nature Genetics*, 13, 147-153.
- Merzat 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.
- Mignon-Grasteau S., Roussot O., Delaby C., Faure J.M., Mills A., Leterrier C., Guéméné D., Constantin P., Mills M., Lepape G., Beaumont C., 2003. Factorial correspondence analysis of fear-related behaviour traits in japanese quail. Accepted for publication in *Behavioral Processes*.
- Mogil J.S., Richards S.P., O'Toole L.A., Helms M.L., Mitchell S.R., Kest B., Belknap J.K., 1997. Identification of a sex-specific quantitative trait locus mediating nonopioid stress-induced analgesia in female mice. *Journal of Neuroscience*, 17, 7995-8002.
- Mulsant P., 2001. Données génomiques et identification de QTL. In : QTL : de la détection à l'utilisation, Séminaire du département de génétique animale de l'INRA, Batz sur Mer, 24-26 Septembre 2001.
- Network for swine breeding and ethology, 2002. The influence of maternal traits on piglet production, <http://www-NordicNetworkSow.slu.se/>
- Neiderhiser J.M., Plomin R., McClearn G.E., 1992. The use of CXB recombinant inbred mice to detect quantitative trait loci in behavior. *Physiology and Behavior*, 52, 429-439.
- Ollivier L., 1981. *Eléments de génétique quantitative*, Masson, Paris, 151 p.
- Ousova O., Milan D., Genêt C., Iannucelli N., Yerle M., Gellin J., Chardon P., Bidanel J.P., Emptoz-Bonneton A., Pugeat M., Mormède P., Moisan M.P., 2002. Corticosteroid binding globulin : a strong positional candidate for a QTL associated with cortisol levels in pigs. In : Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Montpellier, 23-30 Août, INRA-CIRAD.
- Plomin R., McClearn G.E., Gora-Maslak G., Neiderhiser J.M., 1991. Use of recombinant inbred strains to detect quantitative trait loci associated with behavior. *Behavior Genetics*, 21, 99-116.
- Price E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, 65, 245-271.
- Price E.O., King, J.A., 1968. Domestication and adaptation. In : E.S.E. Hafez (ed), *Adaptation of domestic animals*, 34-45. Lea and Febiger, Philadelphie.
- Ramos A., Mormède P., 1998. Stress and emotionality: A multidimensional and genetic approach. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 22, 33-57.
- Ramos A., Moisan M.P., Chaouloff F., Mormède C., Mormède P., 1999. Identification of female-specific QTLs affecting an emotionality-related behavior in rats. *Molecular Psychiatry*, 4, 453-462.
- Talbot C.J., Nicod A., Cherny S.S., Fulker D.W., Collins A.C., Flint J., 1999. High-resolution mapping of quantitative trait loci in outbred mice. *Nature Genetics*, 21, 305-308.
- Valentinuzzi V.S., Kolke D.E., Vitaterna M.H., Shimomura K., Whiteley A., Low-Zeddies S., Turek F.W., Ferrari E.A., Paylor R., Takahashi J.S., 1998. Automated measurement of mouse freezing behavior and its use for quantitative trait locus analysis of contextual fear conditioning in (BALB/CJ x C57BL/6J)F2 mice. *Learning and Memory*, 5, 391-403.
- Vallee M., Mayo W., Dellu F., Moal M.L., Simon H., Maccari S., 1997. Prenatal stress induces high anxiety and postnatal handling induces low anxiety in adult offspring : Correlation with stress induced corticosterone secretion. *Journal of neuroscience*, 17, 2626-2636.
- 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.
- Yoshikawa T., Watanabe A., Ishitsuka Y., Nakaya A., Nakatani N., 2002. Identification of multiple genetic loci linked to the propensity for "behavioral despair" in mice. *Genome Research*, 12, 357-366.

Abstract

Genetics and adaptation: introduction

Because of the complexity of the measurement of animal welfare, studying genetics of animals' potential of adaptation to their environment or to different stresses would contribute to appreciate the contribution of genetics to the control of animal welfare. However, such studies address many questions : the animals' potential of adaptation cannot be summarised in one measurement, the choice and interpretation of the tests are difficult, partly because many factors interfere (rearing conditions, social environment, the animal's

experience, nature of stimuli...). Moreover, the genetic analysis of the data often leads to methodological problems. Genomics will help to better understand the contribution of genetics as well as the genetic relationships between traits. But it will neither solve the question of the interpretation of results nor that of their importance.

BEAUMONT C., ROUSSOT O., MARISSAL-AVRY N., MORMEDE P., PRUNET P., ROUBERTOUX P., 2002. Génétique et adaptation des animaux d'élevage : introduction. INRA Prod. Anim., 15, 343-348.