

Génétique et adaptation chez les poissons : domestication, résistance au stress et adaptation aux conditions de milieu

Parmi les animaux d'élevage, les poissons ont une place originale car leur domestication est très récente et leurs caractéristiques sont restées probablement proches de l'état sauvage. En outre, ces animaux sont soumis à de nombreux stress liés à l'élevage (par exemple, le tri) et à des variations souvent non maîtrisées du milieu. Pour répondre aux inquiétudes du public sur le bien-être des animaux, que l'on peut traduire par la recherche d'une bonne adéquation entre l'animal et son environnement d'élevage, la génétique semble avoir un rôle important à jouer, à travers une réelle domestication des espèces, ainsi qu'une meilleure adaptation aux stress et aux variations du milieu d'élevage.

Dans les élevages aquacoles, les poissons sont soumis à des conditions d'élevage souvent intensives et la question de leur bien-être se pose en termes de plus en plus aigus. Une

réponse possible à ces questions est l'étude de l'adaptation des animaux, à travers leurs caractéristiques génétiques, aux milieux et aux pratiques d'élevage. Les poissons sont pour cela un modèle original car un certain nombre des espèces élevées ne sont pas ou peu domestiquées, ce qui donne un potentiel d'adaptation important. La question de la réponse de stress, de sa composante génétique et de son interaction avec l'environnement est également intéressante car bien que l'on retrouve chez les poissons téléostéens, comme chez les vertébrés supérieurs, les principaux mécanismes de réponse de stress permettant le maintien de l'homéostasie, ceux-ci présentent aussi des caractéristiques qui leur sont spécifiques. Ceci est lié à leur mode de vie en milieu aquatique qui conduit à de nombreux échanges entre milieu extérieur et milieu intérieur au niveau de certains épithéliums comme celui des branchies ou de l'intestin. Cette situation impose une gestion équilibrée et parfois contradictoire des

Résumé

Les variations génétiques de l'adaptation au milieu d'élevage chez les poissons sont un objet d'étude important dans le cadre des problématiques liées au bien-être en élevage. Trois aspects principaux sont distingués. Tout d'abord la question de la domestication, importante car encore en cours ou à faire sur beaucoup d'espèces : les poissons domestiqués se montrent mieux adaptés à l'élevage (plus aptes à se nourrir, moins stressables), mais perdent des comportements utiles en milieu naturel (fuite devant les prédateurs). Ensuite la sélection pour la résistance aux conditions stressantes : cette sélection est efficace et semble avoir au moins pour partie des effets comparables à la domestication. Enfin, l'adaptation aux conditions de milieu et d'élevage, dont la composante génétique semble relativement importante. Il semble possible d'après l'ensemble de ces données de sélectionner des animaux qui seront mieux adaptés à leur milieu d'élevage. Cependant, la sensibilité des poissons à leur milieu et la variabilité de ces milieux impliquent des approches intégrant les interactions génotype-milieu dans l'étude de l'effet des pratiques d'élevage sur l'adaptation des animaux.

échanges d'eau, de gaz et d'ions qui dépendent à la fois de mécanismes biologiques internes, mais aussi des caractéristiques physico-chimique du milieu externe. L'impact d'une situation de stress dépend donc à la fois de l'intensité des facteurs de stress et des conditions environnementales dans lesquelles il est appliqué. Ainsi, par exemple, les poissons sont des animaux poïkilothermes : la température constitue donc un facteur important pour la régulation de nombreuses réactions biologiques du poisson. Les poissons vivent dans un milieu (aquatique) pauvre en oxygène, quand on le compare au milieu aérien. L'obligation d'extraire l'oxygène nécessaire au métabolisme de l'animal (par exemple en situation de fuite) conduit le poisson à se mettre en déséquilibre pour les échanges d'eau et d'ions (balance hydrominérale). La gestion de ce compromis osmo-respiratoire sera donc dépendante du taux d'oxygène et de la composition ionique de l'eau.

Comparés aux souches sauvages, les poissons domestiqués accèdent plus rapidement à la nourriture et sont moins stressables, mais perdent des comportements utiles en milieu naturel, comme la fuite devant un prédateur ou l'aptitude à se reproduire en compétition avec d'autres.

Les possibilités de contrôle des caractéristiques physico-chimiques du milieu d'élevage sont limitées et portent principalement sur le taux d'oxygène et la concentration de composés azotés toxiques (ammoniac, nitrites) issus du catabolisme. Dans ce contexte, les différentes situations de stress liées aux conduites des élevages conditionnent les performances du poisson de manière variable suivant les sites. Une variation génétique de la capacité d'adaptation à un milieu particulier peut exister et avoir des répercussions non négligeables sur les performances en élevage. Cependant, la sélection de souches présentant des caractéristiques d'adaptation particulières favorables à l'élevage dans un milieu donné n'est pas encore une stratégie fréquemment utilisée par les professionnels. Toutefois, un certain nombre de travaux de recherche indique clairement qu'une telle approche est possible et peut-être utilisable d'ici quelques années. Dans cet article, nous étudierons en premier lieu les effets de la domestication sur les performances en élevage et dans le milieu naturel, puis les effets de la sélection pour la réponse de stress, qui représente vraisemblablement une part non négligeable de l'adaptation des animaux à l'élevage. Nous soulignerons enfin l'importance des facteurs environnementaux, qu'ils soient liés au milieu lui-même ou au système d'élevage, et des adaptations qu'ils engendrent.

Effets comportementaux de la domestication

D'une manière générale, si l'on excepte la carpe, domestiquée par les Romains et pour laquelle les formes sauvages d'origine européenne ont presque disparu (Balon 1995), la plupart des espèces de poissons élevées sont encore très proches de l'état sauvage et il existe encore de nombreuses ressources génétiques dans la nature. Dans de nombreux cas, les géniteurs utilisés en aquaculture sont d'ailleurs d'origine sauvage, le cycle biologique n'étant pas fermé en élevage (en particulier chez les poissons marins – bar, daura-

de, turbot). Par ailleurs, pour les animaux d'élevage, un marché important est constitué par le repeuplement des eaux libres pour faire face à la pression de la pêche commerciale et de loisir. Une sélection de domestication involontaire est donc attendue lorsque les stocks sont fermés et entretenus avec des géniteurs d'élevage, et ceci d'autant plus qu'en règle générale, les conditions de l'élevage sont très différentes des conditions du milieu naturel (sauf peut-être dans le cas de l'élevage en étangs). Ainsi, la sélection involontaire représente près du tiers du gain obtenu dans une population de saumon sélectionnée pour la croissance à partir d'une souche sauvage (Hershberger *et al* 1990).

Dans ce cadre, de nombreuses études comparant souches domestiques et sauvages ont été faites. Elles portaient soit sur leur adaptation au contexte de l'élevage, soit sur leur comportement et leurs performances dans le milieu naturel. Une telle comparaison a mis en évidence des différences significatives de comportement alimentaire ou du comportement de fuite. Ainsi, chez le saumon masou, les individus d'élevage ont tendance à se nourrir plus haut dans la colonne d'eau que les sauvages, qui se nourrissent plutôt sur le fond (Reinhardt 2001). On voit de plus une capacité des poissons d'élevage à consommer leurs repas dans un temps plus court. On retrouve une telle différence de localisation dans une colonne d'eau entre poissons domestiques et poissons sauvages dans des études réalisées sur l'omble de fontaine (Vincent 1960, Moyle 1969). Quand les animaux sont soumis à une attaque de prédateur simulé (en général une marionnette de héron ou une silhouette de poisson carnassier), on montre que les sauvages ont un comportement de fuite et une élévation du rythme cardiaque supérieurs à ceux des domestiques (Johnsson *et al* 2001). Cependant, si cette réponse s'observe sur de jeunes animaux, elle diminue et s'annule après 2 ans d'élevage, ce qui peut correspondre soit à une acclimatation à l'environnement d'élevage, soit à un effet de l'âge ou de la taille. Par ailleurs, un traitement à l'hormone de croissance peut donner des résultats allant dans le même sens, les animaux traités étant peu perturbés par le prédateur simulé (Jönsson *et al* 1996). Des saumons sélectionnés pour leurs performances en élevage (croissance, maturation,...) sur 7 générations, comparés à la population sauvage d'origine, se montrent eux aussi moins sensibles aux attaques de prédateurs simulés, mais présentent également une croissance plus rapide et sont plus agressifs (Einum et Fleming 1997). Il semble toutefois que la sélection d'animaux plus ou moins agressifs dépende beaucoup des conditions d'élevage (favorables ou non aux interactions sociales) et ne soit pas nécessairement corrélée aux performances de croissance. Ainsi, chez le médaka (*Oryzias latipes*), les animaux ayant la croissance la plus rapide sont aussi les moins agressifs (Ruzzante et Doyle 1991) et, chez la truite commune, on n'observe aucune différence d'agressivité entre domestique et sauvage (Johnsson *et al* 1996). Dans un autre test sur la même espèce, après 4 générations de sélection sur la crois-

sance, l'écart témoin/sélectionné, qui va pour tant du simple au double, est identique en compétition ou en isolement, montrant l'absence de surcroît d'agressivité chez les sélectionnés (B. Chevassus, comm. pers.). Parallèlement, on montre une augmentation de l'appétit chez les sélectionnés, sans modification de l'efficacité alimentaire (Sanchez *et al* 2002). Chez la truite arc-en-ciel, il semble que l'agressivité et la dominance sociale des individus domestiques soit en grande partie liée à la taille au stade larvaire, dès la fin de résorption vitelline (Berejikian *et al* 1996)

Pour ce qui est des différences dans le milieu naturel entre sauvages et domestiques, le succès reproducteur du saumon Atlantique domestique dans le milieu naturel ne s'élève qu'à 16% de celui du sauvage, à la fois du fait d'une moindre survie précoce et d'une moins bonne capacité à se reproduire en compétition avec d'autres (Fleming *et al* 2000). Dans une autre étude, des juvéniles domestiques ont montré une moindre aptitude à la compétition que des sauvages en conditions semi-naturelles (Fleming et Einum 1997). Chez la truite, les individus domestiques sont moins effrayés par un prédateur naturel et prennent plus de risques, cependant la mortalité due au prédateur en cas d'attaque est la même chez les domestiques et les sauvages (Johnsson et Abrahams 1991). Avec une autre méthode, on montre toutefois une mortalité due à la prédation nettement supérieure chez les domestiques (Berejikian 1995). Comme on l'a vu précédemment avec les prédateurs simulés, un traitement à l'hormone de croissance donne des résultats similaires à la domestication, c'est-à-dire que les truites traitées, comme les domestiques, sont moins craintives vis-à-vis du prédateur naturel (Johnsson *et al* 1996).

D'une manière générale, on voit donc que les animaux s'adaptent à l'élevage par sélection de comportements favorables (accès rapide à l'alimentation, diminution du stress, comportement plus confiant vis-à-vis des interventions extérieures), et qu'il y a par contre régression sur les caractères utiles dans le milieu naturel mais sans intérêt en élevage (fuite devant les prédateurs, comportement de reproduction). Mais des résultats contradictoires sont observés quant à la plus ou moins grande agressivité des animaux domestiques et/ou sélectionnés. Doyle et Talbot (1986) ont montré, à l'aide de la théorie des jeux, que l'agressivité ne devrait pas en principe être corrélée à la croissance dans la majorité des cas en élevage. On peut toutefois penser que selon les systèmes d'élevage (densité, conditions d'accès à la nourriture), les comportements agressifs peuvent selon les cas représenter ou non un avantage sélectif lors de la sélection de domestication, ce qui pourrait être une explication de ces observations contradictoires.

De tels effets de la domestication sur le comportement du poisson ne sont pas surprenants. En effet, un certain nombre de travaux ont été réalisés en laboratoire sur espèces modèles en vue de montrer que certains comportements, tel l'agressivité, pou-

vaient être des caractères héréditaires (Bakker 1994, Cheverud 1988). Ainsi, les travaux de Csanyi et Gervai (1986) réalisés chez le poisson-paradis montrent-ils des différences génétiques entre lignées dans l'apprentissage du comportement anti-prédateur. Cependant, ces analyses à partir de croisement de lignées sélectionnées suggère, pour l'acquisition de ce caractère au cours du développement, l'implication d'effets épistatiques de différents gènes associés à des effets parentaux (Miklosi *et al* 1997).

Sélection pour la réponse de stress

La réponse de stress, bien que peu étudiée comme cause ou conséquence de la domestication, a certainement un impact considérable sur l'adaptation des animaux à l'élevage. En effet, les poissons en élevage sont soumis d'une part à des manipulations fréquentes, et d'autre part à un confinement (densité d'élevage) bien supérieur à leurs congénères sauvages. L'animal est donc soumis à des situations de stress répétées qui peuvent avoir des conséquences négatives plus ou moins importantes sur les performances du poisson, aussi bien sur la croissance que sur la reproduction ou la résistance aux agents pathogènes (revue de Pickering 1992). La partie centrale de la réponse de stress chez les poissons est constituée par l'activation du système sympathético-chromaffine et la stimulation concomitante de l'axe hypothalamus-hypophyse-interrénale qui conduit à une libération importante de cortisol (Wendelaar Bonga 1997). Cette élévation de cortisol plasmatique est à court terme favorable pour le poisson (mobilisation de l'énergie, rétablissement de l'homéostasie...) mais a par contre des effets négatifs sur différentes fonctions physiologiques (reproduction, croissance, immunité...) lorsqu'elle se maintient dans le temps (stress chroniques ou répétés) (Pottinger et Pickering 1997).

La caractérisation des composantes génétiques de ces réponses de stress chez les salmonidés a fait l'objet de plusieurs études ces dernières années. Ainsi, à partir de travaux montrant des différences entre souches de poisson en terme de réponse en cortisol à un agression donnée (Pickering et Pottinger 1989) et sur la base de la stabilité de l'amplitude de cette réponse en cortisol mesurée chez différents individus au sein d'une population (Pottinger *et al* 1992), un programme de sélection génétique divergente fondé sur la réponse en cortisol suite à un confinement de courte durée a été mis en place chez la truite et chez le saumon (Fevolden *et al* 1993 et 1999, Pottinger et Carrick 1999). Ces études ont montré que l'indicateur primaire de réponse de stress, à savoir l'augmentation du cortisol plasmatique, répond à la sélection et est donc un caractère héréditaire chez les Salmonidés (héritabilité estimée par régression parents-descendants : $h^2=0,41$; Pottinger et Carrick 1999 ; héritabilité réalisée : $h^2r=0,50$; Fevolden *et al* 2002). Des essais de sélection divergente basée sur la mesure de l'activité du lysozyme ont aussi été réalisés en parallèle-

L'augmentation de la cortisolémie est un indicateur de la réponse de stress. Ce caractère est héréditaire et a fait l'objet d'essais de sélection chez les salmonidés.

le chez le saumon mais les résultats obtenus (héritabilité réalisée : $h^2r=0,32$; Fevolden *et al* 2002) indiquent que ce critère est légèrement moins héritable que le cortisol en condition de stress et ne semble pas corrélé significativement avec ce dernier paramètre (Fevolden *et al* 1999 et 2002). Des études similaires ont été aussi réalisées chez la carpe soumise à un stress de température (choc froid) : en utilisant des groupes de descendants androgénétiques, Tanck *et al* (2001) ont montré que le taux de cortisol en réponse au confinement était aussi un caractère héritable chez ce poisson.

L'analyse des réponses corrélées sur des truites sélectionnés pour leur réponse en cortisol à un stress de confinement (Pottinger et Carrick 1999) a montré que les individus mâles ou femelles 'fortement répondeurs' sont plus petits que les individus 'faiblement répondeurs' à la première génération. Cette sélection sur la réponse de stress n'a pas d'effet sur les performances de reproduction des animaux (Pottinger et Carrick 2000) mais a en revanche induit des modifications du comportement. Ainsi, les femelles de la population 'fortement répondante' présentent une activité de déplacement en présence d'un intrus conspécifique plus forte que les femelles de la population 'faiblement répondante'. Celles-ci présentent également une meilleure reprise de l'alimentation après transfert dans un bac d'observation (Overli *et al* 2002). Dans une étude utilisant des juvéniles de troisième génération de sélection, les poissons 'faiblement répondeurs' deviennent dominants sur des poissons 'fortement répondeurs' dans un test de combat entre deux individus (Pottinger et Carrick 2001). Parmi les différents mécanismes pouvant expliquer ces différences de comportement, l'analyse des systèmes monoaminergiques cérébraux indiquent des différences significatives entre les deux populations de truites divergentes pour la réponse de stress (Overli *et al* 2001). De façon tout à fait intéressante, on retrouve d'ailleurs le même type de différences entre truites sauvages et domestiques (Lepage *et al* 2000). C'est sur la base de ces premiers résultats qu'un projet de génomique expressionnelle destiné à identifier de manière exhaustive les gènes impliqués dans la réponse de stress est en cours de développement chez la truite arc-en-ciel (projet européen Stressgenes). Ce projet s'intéresse à différentes situations de stress, confinement, salinité mais aussi exposition à des agents pathogènes, choc thermique et hypoxie.

L'ensemble des travaux confirme les potentialités d'une sélection génétique sur des critères de réponse de stress et, de façon intéressante, les réponses corrélées sont du même type que celles observées lors de la domestication (moindre sensibilité aux perturbations, meilleure position sociale en élevage). Cependant, sur la base de travaux réalisés sur des familles de saumons du Pacifique et visant à analyser l'interaction des effets génétiques et environnementaux sur la réponse de stress (Heath *et al* 1993), on peut raisonnablement penser que les résultats de ces protocoles de sélection ne seront pas

nécessairement identiques lorsqu'on les appliquera à des populations différentes, dans d'autres conditions d'élevage. La prise en compte des facteurs environnementaux sera aussi importante dans la réussite de tels programmes de sélection, d'autant plus que, comme nous allons le voir, des capacités génétiques d'adaptation à différents environnements existent chez les poissons.

Adaptation aux conditions de milieu

Dans le contexte des travaux qui vont être discutés, l'adaptation doit être comprise comme la capacité à supporter des modifications du milieu d'élevage. On parlera de résistance pour la réaction à une modification brusque et intense, et de tolérance pour l'adaptation à des modifications durables des caractéristiques du milieu. La température joue un rôle essentiel dans l'élaboration des performances des poissons du fait de la poikilothermie, mais ce facteur n'est le plus souvent pas maîtrisé en élevage. La tolérance aux températures extrêmes présente donc un intérêt pour l'élevage. Des souches ayant une meilleure survie hivernale existent ainsi chez la carpe, et l'une d'entre elles, la souche « Ropsha » est largement utilisée en Europe du Nord (Babouchkine 1987). Chez la truite à gorge coupée, on observe une variation intersouches, mais cette fois pour la résistance aux chocs chauds (Wagner *et al* 2001), et on observe par ailleurs une interaction souche-température pour la vitesse de croissance chez la truite arc-en-ciel (Wangila et Dick 1988). Au niveau familial, il existe une interaction entre génotype et température sur des caractères morphologiques et méristiques chez le saumon keta, expliquant jusqu'à 30 % de la variation phénotypique (Beacham 1990). Enfin, des QTLs de résistance aux chocs chauds ont été identifiés chez la truite arc-en-ciel, dans des lignées divergentes pour ce caractère comme dans une lignée « outbred » (Jackson *et al* 1998, Perry *et al* 2001). Certains de ces QTLs peuvent avoir une action épistatique, avec des effets parfois opposés selon le fond génétique (Danzmann *et al* 1999).

L'adaptation à la salinité peut aussi être un paramètre important pour les espèces d'eau douce susceptibles d'être élevées en mer ou en eau saumâtre. Des différences entre souches ont ainsi été trouvées chez le tilapia rouge (Romana-Eguia et Eguia 1999) et chez la truite à gorge coupée (Wagner *et al* 2001). Chez le saumon Atlantique ou chez la truite steelhead, il existe des différences entre souches sur la date de mise en place de la smoltification (passage de l'état de parr - poisson d'eau douce - à l'état de smolt - poisson marin - préalable au passage en mer chez ces espèces), ce qui a des implications sur leur adaptation au milieu marin (Johnsson *et al* 1994, Nielsen *et al* 2001). Au niveau fonctionnel, chez un hybride interspécifique de tilapias, le polymorphisme de longueur d'un microsatellite dans le promoteur de la prolactine prl1 semble être directement responsable d'un polymorphisme d'expression de la prolactine, qui serait lié à la capacité de crois-

Pour une même espèce, il existe des différences génétiques entre souches dans les capacités d'adaptation au milieu, comme la résistance aux températures extrêmes ou la tolérance à la salinité de l'eau.

sance en eau plus ou moins salée (Streelman et Kocher 2002).

Pour ce qui est de la résistance à un choc d'hypoxie, aucune différence n'a été trouvée entre 5 souches sauvages chez la truite à gorge coupée (Wagner *et al* 2001), mais une forte héritabilité (0,51) a été trouvée chez la carpe (Nagy *et al* 1980), avec toutefois un dispositif de petite taille et une confusion possible d'effets d'environnement commun.

Une tolérance aux bas pH est également possible et présente un intérêt en particulier pour le repeuplement d'eaux acides. L'héritabilité de la survie des oeufs en eau acide est estimée à 0,09-0,27 et il existe de fortes variations intersouches chez la truite commune (Gjedrem 1976), tout comme chez la saumon atlantique (Donaghy et Verspoor 1997).

Au-delà de l'adaptation aux caractéristiques physico-chimiques du milieu, on peut par ailleurs observer une variabilité génétique de l'adaptation aux systèmes d'élevage. Chez la carpe, la réponse de la croissance à une intensification de l'élevage varie selon les souches, ceci pouvant aller jusqu'à des inversions de classement entre souches (Moav *et al* 1975, Gross et Wohlfarth 1994). Chez le tilapia, on note aussi des interactions sur la croissance allant jusqu'à l'inversion de classement entre 3 souches soumises à des régimes normaux ou pauvres en protéines (Romana-Eguia et Doyle 1992). La densité d'élevage est aussi un facteur pour lequel une réponse différenciée peut exister entre génotypes, comme le montre une interaction famille-densité sur la croissance chez la truite (Bagley *et al* 1994). A l'inverse, aucune interaction famille-niveau d'alimentation n'est observée sur la croissance chez la truite (Glover *et al* 2001), avec toutefois un dispositif expérimental peu puissant.

On voit donc que les poissons sont à même de s'adapter à la grande variété de conditions de milieu auxquelles ils peuvent être soumis, que ces variations soient liées au milieu naturel ou aux techniques d'élevage. La sélection pour l'adaptation à des milieux particuliers n'a pour l'instant pas été pratiquée, au moins consciemment (à l'exception de la carpe « Ropsha » résistante au froid, et d'expériences en cours sur la sélection de tilapias résistants à la salinité).

Conclusion et perspectives

Les données présentées permettent de penser qu'il existe des réserves de variabilité génétique chez les poissons pour permettre une meilleure adaptation aux structures d'élevage, à travers des comportements appropriés, une plus faible réactivité aux agres-

sions du milieu et une meilleure adaptation au milieu physico-chimique. Pour ce qui est du stress, il semble clair qu'il sera nécessaire de prendre en compte à la fois les réponses biologiques et les conditions environnementales d'exposition. Ce type d'approche intégrée n'a pas encore été véritablement mis en place, mais il est vraisemblable que les prochaines décennies verront un fort développement des études sur l'amélioration génétique de la réponse de stress en relation avec les capacités adaptatives du poisson. Par ailleurs, la question de la domestication et de l'adaptation des animaux à différents systèmes d'élevage mérite d'être posée, mieux comprise et améliorée, là aussi dans le cadre d'une approche globale permettant de disposer de véritables animaux d'élevage ayant des performances et un comportement satisfaisants dans différents types de systèmes. Ceci est lié à la fois à une demande forte de la filière aquacole pour une meilleure maîtrise des conditions de production de poissons dans des structures d'élevage intensif visant à limiter les situations de mal-être (concept 'd'aquaculture durable'), mais aussi aux progrès importants qui seront réalisés dans le domaine de la génétique des poissons. Il faut en effet savoir que chez les poissons, il est impossible de marquer les jeunes individus, leur poids à l'éclosion variant de 0,5 à 500 mg ; de plus il existe un effet d'environnement (effet « bassin ») non négligeable même avec des enceintes d'élevage standardisées. De ce fait, il était jusqu'à présent difficile d'étudier finement les réactions des poissons de génotypes différents en réponse à des variations de l'environnement. La disponibilité chez la plupart des espèces d'intérêt de marqueurs microsatellites permettant une réassignation *a posteriori* des descendants à leurs parents devrait permettre, dans les prochaines années, une approche beaucoup plus fine des interactions génotype-milieu et donc de l'adaptation des génotypes aux conditions d'élevage. Ces études pourront alors être réalisées sur de nombreuses familles élevées dans une même enceinte d'élevage. De plus, les récents développements des outils de la génomique vont permettre une analyse exhaustive des réseaux de gènes impliqués dans les réponses biologiques à des changements de milieu ou à des situations de stress. Enfin, et sans doute de manière plus générale, mais particulièrement intéressante dans le cas de caractères difficiles à mesurer comme l'état de stress ou la sensibilité au stress d'un animal, la combinaison de la génétique quantitative classique et des approches QTL et gènes candidats devrait permettre de grands progrès dans la compréhension des bases de la génétique de l'adaptation, et dans la mise en place de programmes de sélection conduisant à de nouvelles souches d'élevage.

Références

- Babouchkine Y.P., 1987. La sélection d'une carpe résistante à l'hiver. In : Tiews K. (ed), Proc. World Symp. On Selection, Hybridization, and Genetic Engineering in Aquaculture, Bordeaux 27-30 May, 1986. Heenemann Verlagsgesellschaft mbH, Berlin, Vol. 1, 447-454
- Bagley M.J., Bentley B., Gall G.A.E., 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 121, 313-326.
- Bakker T.C.M., 1994. Genetic correlations and the control of behavior, exemplified by aggressiveness in sticklebacks. Adv. Stud. Behav., 23, 135-171.
- Balon E.K., 1995. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. Aquaculture, 129, 3-48.
- Beacham T.D., 1990. A genetic analysis of meristic and morphometric variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at three different temperatures, Can. J. Zool., 68, 225-229.
- Berejikian B.A., 1995. The effects of hatchery and wild ancestry and experience on the relative ability of steelhead trout fry (*Oncorhynchus mykiss*) to avoid a benthic predator. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 52, 2476-2482.
- Berejikian B.A., Mathews S.B., Quinn T.P., 1996. Effects of hatchery and wild ancestry and rearing environments on the development of agonistic behaviour in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 53, 2004-2014.
- Cheverud J.M., 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. Evolution, 42, 958-968.
- Csanyi V., Gervai J., 1986. Behavior-genetic analysis of the paradise fish, *Macropodus opercularis*. II. Passive avoidance learning in inbred strains. Behav. Genet., 16, 553-557.
- Danzmann R.G., Jackson T.R., Ferguson M.M., 1999. Epistasis in allelic expression at upper temperature tolerance QTL in rainbow trout. Aquaculture, 173, 45-58.
- Donaghy M.J., Verspoor E., 1997. Egg survival and timing of hatch in two Scottish Atlantic salmon stocks. J. Fish Biol., 51, 211-214.
- Doyle R.W., Talbot A.J., 1986. Artificial selection on growth and correlated selection on competitive behaviour in fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43, 1059-1064.
- 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.
- Fevolden S.E., Refsle T., Gjerde B., 1993. genetic and phenotypic parameters for cortisol and glucose stress response in Atlantic salmon and rainbow trout. Aquaculture, 118, 205-216.
- Fevolden S.E., Roed K.H., Fjalestad K.T., Stien J., 1999. Post-stress levels of lysozyme and cortisol in adult rainbow trout: heritabilities and genetic correlations. J. Fish Biol. 54, 900-910.
- Fevolden S.E., Roed K.H., Fjalestad K.T., 2002. Selection response of cortisol and lysozyme in rainbow trout and correlation to growth. Aquaculture 205, 61-75.
- Fleming I.A., Einum S., 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. ICES J. Mar. Sci., 54, 1051-1063.
- Fleming I.A., Hindar K., Mjølnerod I.B., Jonsson B., Balstad T., Lamberg A., 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. Proc. R. Soc. (B), 267, 1517-1523.
- Gjedrem T., 1976. Genetic variation in tolerance of brown trout to acid water. SNSF Project, Norway, FR5/76, 11 pp.
- Glover K.A., Taggart J.B., Skaala O., Teale A.J., 2001. Comparative performance of juvenile sea trout families in high and low feeding environments. J. Fish. Biol., 59, 105-115.
- Gross R., Wohlfarth G.W., 1994. Use of genetic markers in growth testing of common carp, *Cyprinus carpio* L., carried out over 2 or 3 year cycles. Aquac. Fish. Manag., 25, 585-599.
- Heath D.D., Bernier N.J., Heath J.W., Iwama G.K., 1993. Genetic, environmental and interaction effects on growth and stress response of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) fry. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 50, 435-442.
- Hershberger W.K., Myers J.M., Iwamoto R.N., Mcauley W.C., Saxton A.M., 1990. Genetic changes in the growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in marine-net pens, produced by ten years of selection. Aquaculture, 85, 187-197.
- Jackson T.R., Ferguson M.M., Danzmann R.G., Fishback A.G., Ihssen P.E., O'Connell M., Crease T.J., 1998. Identification of two QTL influencing upper thermal tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Heredity, 80, 143-151.
- Johnsson J.I., Abrahams M.V., 1991. Interbreeding with domestic strain increases foraging under threat of predation in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): an experimental study. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48, 243-247.
- Johnsson J.I., Clarke W.C., Blackburn J., 1994. Hybridization with domesticated rainbow trout reduces seasonal variation in seawater adaptability of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 121, 73-77.
- Johnsson J.I., Petersson E., Jönsson E., Björnsson B.T., Järvi T., 1996. Domestication and growth hormone alter antipredator behaviour and growth pattern in juvenile brown trout, *Salmo trutta*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 53, 1546-1554
- Johnsson J.I., Höesjö 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.
- Jönsson E., Johnsson J.I., Björnsson B.T., 1996. Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout. Proc. R. Soc. (B), 263, 647-651.
- Lepage O., Øverli Ø., Petersson E., Järvi T., Winberg S., 2000. Differential stress coping in wild and domesticated sea trout. Brain Behav. Evol., 56, 259-268.
- Miklosi A., Csanyi V., Gervai R., 1997. Antipredator behavior in Paradise fish (*Macropodus opercularis*) larvae: The role of genetic factors and paternal influence. Behav. Genet., 27, 191-200.
- Moav R., Wohlfarth G.W., Hulata G., 1975. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp I : Analysis of genotype-environment interactions for growth rate. Heredity, 34, 323-340.
- Moyle P.B., 1969. Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin. Prog. Fish Cult., 31, 61-66.
- Nagy A., Csanyi V., Bakos J., Horvath L., 1980. Development of a short-term laboratory system for the evaluation of carp growth in ponds. Bamidgeh, 32, 6-15.
- Nielsen C., Holdensgaard G., Petersen H.C., Björnsson B.T., Madsen S.S., 2001. Genetic differences in physiology, growth hormone levels and migratory behaviour of Atlantic salmon smolts. J. Fish Biol., 59, 28-44.
- Øverli Ø., Pottinger T.G., Carrick T.R., Øverli E., Winberg S., 2001. Brain monoaminergic activity in rainbow trout selected for high and low stress responsiveness. Brain Behav. Evol. 57, 214-224.
- Øverli Ø., Pottinger T.G., Carrick T.R., Øverli E., Winberg S., 2002. Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness. J. Exp. Biol. 205, 391-395.
- Perry G.M.L., Danzmann R.G., Ferguson M.M., Gibson J.P., 2001. Quantitative trait loci for upper thermal tolerance in outbred strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Heredity, 86, 333-341.
- Pickering A.D., 1992. Rainbow trout husbandry: management of the stress response. Aquaculture 100, 125-139.
- Pickering A.D., Pottinger T.G., 1989. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: effects of chronic elevation of plasma cortisol. Fish Physiol. Biochem. 7, 253-258.
- Pottinger T.G., Carrick T.R., 1999. Modification of plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding. Gen. Comp. Endocrinol. 116: 122-132.
- Pottinger T.G., Carrick T.R., 2000. Indicators of reproductive performance in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) selected for high and low responsiveness to stress. Aquaculture Res. 31, 367-375.
- Pottinger T.G., Carrick T.R., 2001. Stress responsiveness affects dominant-subordinate relationships in rainbow trout. Horm. Behav. 40, 419-427.

Pottinger T.G., Pickering A.D., 1997. Genetic basis to the stress response: selective breeding for stress-tolerant fish. In : Fish stress and health in aquaculture, G.K. Iwama, A.D. Pickering, J.P. Sumpter, C.B. Schreck (eds), 171-193. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Pottinger T.G., Pickering A.D., Hurley M.A., 1992. Consistency in the stress response of individuals of two strains of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. Aquaculture 103, 275-289.

Reinhardt U.G., 2001. Selection for surface feeding in farmed and sea-ranched masu salmon juveniles. Trans. Am. Fish. Soc., 130, 155-158.

Romana-Eguia M.R.R., Doyle R.W., 1992. Genotype-environment interaction in the response of three strains of Nile tilapia to poor nutrition. Aquaculture, 108, 1-12.

Romana-Eguia M.R.R., Eguia R.V., 1999. Growth of five Asian red tilapia strains in saline environments. Aquaculture, 173, 161-170.

Ruzzante D.E., Doyle R.W., 1991. Rapid behavioural changes in medaka (*Oryzias latipes*) caused by selection for competitive and noncompetitive growth. Evolution, 45, 1936-1946.

Sanchez M.P., Chevassus B., Labbé L., Quillet E., Mambrini M., 2002. Selection for growth of brown trout

(*Salmo trutta*) affects feed intake but not feed efficiency. Aquat. Liv. Resour., 14, 41-48.

Siitonen L., 1986. Factors affecting growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) stocks. Aquaculture, 57, 185-191.

Streelman J.T., Kocher T.D., 2002. Microsatellite variation associated with prolactin expression and growth of salt-challenged tilapia. Physiol. Genomics, 9, 1-4.

Tanck M.W.T., Vermeulen K.J., Bovenhuis H., Komen H., 2001. heredity of stress-related cortisol response in androgenetic common carp (*Cyprinus carpio*). Aquaculture 199, 283-294.

Vincent R.E., 1960. Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). Trans. Am. Fish. Soc., 89, 35-52.

Wagner E.J., Arndt R.E., Brough M., 2001. Comparative tolerance of four stocks of cutthroat trout to extremes in temperature, salinity, and hypoxia. West. N. Am. Naturalist, 61, 434-444.

Wangila B.C.C., Dick T.A., 1988. Influence of genotype and temperature on the relationship between specific growth rate and size of rainbow trout. Trans. Am. Fish. Soc., 117, 560-564.

Wendelaar Bonga S.E., 1997. The stress response in fish. Physiol. Rev. 77, 501-625.

Abstract

Genetics of adaptation in fish: effects of domestication, stress resistance and adaptation to the environment

The genetic variation of the adaptation of fish to their farm environment is an important topic in the question of farm animal welfare. Three main aspects are studied: (i) the question of domestication, which is ongoing or to be done in many fish species; domesticated fish are better adapted to farming (better access to feed, less stress-sensitive), but lose some behaviours which are useful in the wild (predator avoidance); (ii) selection for stress resistance, which is efficient and seems to have some effects quite similar to those of

domestication; (iii) adaptation to the environment, the genetic component of which seems quite important. From all the data studied, it seems possible to select fish which will be better adapted to farming. However, the high environmental sensitivity of fish will make the integration of the genotype by environmental interactions necessary when studying the effects of breeding practices on adaptation.

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.

